

Министерство образования и науки Российской Федерации  
ФГАОУ ВО «Волгоградский государственный университет»

На правах рукописи



Зенкина Татьяна Евгеньевна

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

Специальность 03.02.08 экология (биология)

Диссертация на соискание ученой степени  
кандидата биологических наук

Научный руководитель  
доктор биологических наук,  
доцент В. А. Сагалаев

Волгоград, 2016

## СОДЕРЖАНИЕ

Введение	4
Глава 1. Литературный обзор	9
Глава 2. Физико-географическая характеристика района исследований	20
2.1. Географическое положение, рельеф и геологическое строение	20
2.2. Климатические особенности	22
2.3. Почвенный и растительный покров	23
Глава 3. Материалы и методы исследования	27
Глава 4. Особенности биологии и онтоморфогенеза исследуемых видов	40
4.1. Особенности биологии и онтоморфогенеза сарсазана шишковатого ( <i>Halocnemum strobilaceum</i> (Pall.) Vieb.	40
4.2. Особенности биологии и онтоморфогенеза полыни сантонийской ( <i>Artemisia santonica</i> L.)	47
4.3. Особенности биологии и онтоморфогенеза полыни крымской ( <i>Artemisia taurica</i> Willd.)	55
Глава 5. Онтогенетическая структура ценопопуляций исследуемых видов	63
5.1. Онтогенетическая структура ценопопуляций <i>Halocnemum strobilaceum</i>	63
5.2. Онтогенетическая структура ценопопуляций <i>Artemisia santonica</i>	68
5.3. Онтогенетическая структура ценопопуляций <i>Artemisia taurica</i>	72
Глава 6. Пространственная структура ценопопуляций исследуемых видов	77
6.1. Пространственная структура ценопопуляций <i>Halocnemum strobilaceum</i>	79
6.2. Пространственная структура ценопопуляций <i>Artemisia santonica</i>	101
6.3. Пространственная структура ценопопуляций <i>Artemisia taurica</i>	117
Глава 7. Анализ особенностей ценопопуляционной стратегии изученных видов-эдификаторов, в зависимости от положения на катене и факторов окружающей среды	133
7.1. Особенности ценопопуляционной стратегии сарсазана шишковатого ( <i>Halocnemum strobilaceum</i> (Pall.) Vieb.)	133

7.2.	Особенности ценопопуляционной стратегии полыни сантонийской ( <i>Artemisia santonica</i> L.)	134
7.3.	Особенности ценопопуляционной стратегии полыни крымской ( <i>Artemisia taurica</i> Willd.)	135
	Выводы	138
	Литература	140
Приложение 1.	Ареалы исследуемых видов	173
Приложение 2.	Биоморфологические особенности <i>Halocnemum strobilaceum</i>	175
Приложение 3.	Биоморфологические особенности <i>Artemisia santonica</i>	182
Приложение 4.	Биоморфологические особенности <i>Artemisia taurica</i>	186
Приложение 5.	Исследованные ценопопуляции <i>Halocnemum strobilaceum</i>	191
Приложение 6.	Исследованные ценопопуляции <i>Artemisia santonica</i> и <i>Artemisia taurica</i>	192
Приложение 7.	Графическое изображение типов ценопопуляций по критерию дельта-омега для видов <i>H.strobilaceum</i> , <i>A. santonica</i> и <i>A. taurica</i>	194
Приложение 8.	Значения коэффициентов дисперсии для ценопопуляций видов <i>H.strobilaceum</i> , <i>A. santonica</i> и <i>A. taurica</i>	197
Приложение 9.	Характеристика фитогенного поля ценопопуляций видов <i>H.strobilaceum</i> , <i>A. santonica</i> и <i>A. taurica</i>	200
Приложение 10.	Характеристика сопряженности ценопопуляций видов <i>H.strobilaceum</i> , <i>A. santonica</i> и <i>A. taurica</i>	202
Приложение 11.	Списки изученных гербарных образцов	205
Приложение 12.	Карты-схемы локальной плотности и типы поведения функции Рипли, выполненные для ценопопуляций исследуемых видов	228

## ВВЕДЕНИЕ

В настоящее время Республика Калмыкия является одним из регионов, осуществляющих активную разработку и эксплуатацию нефтегазовых месторождений. Участки добычи углеводородного сырья подвергаются интенсивной антропогенной нагрузке, в том числе нарушению целостности почвенно - растительного покрова.

Тем не менее, влияние производственной деятельности на состояние растительности на территории хозяйственного освоения является недостаточно изученным.

Основой для понимания процессов, происходящих с флорой, находящейся в условиях антропогенного стресса 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 ценопопуляций – необходимая основа для прогноза возможных реакций растений на факторы среды обитания (Работнов, 1950; Уранов, 1975; Ценопопуляции растений, 1976, 1988; Смирнова, 1987; Заугольнова, 1994; Жукова, 1995).

В условиях аридного Юго-Востока европейской России, а именно на территории Черноземельского района Республики Калмыкия заметную роль играют галофитные сообщества. Одним из доминантов таких группировок является сарсазан шишковатый (*Halocnemum strobilaceum* (Pall.) Bieb.) (Растительность европейской части..., 1980; Храмцов, 2003; Рухленко, 2011).

Также 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 обладают высоким хозяйственным значением. Полынь сантонийская (*Artemisia 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 (*Artemisia taurica* Willd.) используется в качестве сырья для производства препарата тауремизина, кардиотонического и тонизирующего средства (Буданова, 1976; Уничев, 1957).

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

Все виды являются сильнейшими аллелопатами, выделяющими водорастворимые и газообразные физиологические вещества фенольной природы (Симагина, 2006, 2008).

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

#### ***Цель и задачи исследования:***

**Цель работы** – исследование ценопопуляций видов - доминантов галофитных сообществ в Кумо-Маньчской впадине (Республика Калмыкия).

Для достижения цели решались следующие **задачи**:

1. уточнить биоэкологические, фитоценоотические 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.** В ходе проведения работ впервые изучена демографическая и пространственная структура ценопопуляций видов *Halocnemum strobilaceum*, *Artemisia santonica*, *A. taurica* на территории Черноземельского района Республики Калмыкия. Исследован онтоморфогенез данных видов, описаны возрастные состояния и выделены их характерные признаки. Определены жизненные стратегии вышеуказанных видов, находящихся под воздействием производственной деятельности.

**Теоретическое значение работы.** Результаты исследований дополняют имеющуюся базу данных о состоянии ценопопуляций видов растительного покрова, Республики Калмыкия. 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. Результаты работ могут применяться в процессе обучения студентов в Волгоградском государственном университете. Информация, полученная в ходе исследований, может быть использована для составления рекомендаций по охране данных видов растений.

**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.

**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.

**Структура и объем** диссертации. Диссертация состоит из введения, 7 глав, выводов, списка литературы и 12 приложений. Общий объем работы 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.** Выражаю благодарность своему научному руководителю Сагалаеву Вадиму Александровичу за время и силы, вложенные в работу, за идеи, критику и поддержку.

Благодарю первого заместителя генерального директора ООО «Волгограднефтепроект» В. В. Калинина и генерального директора ЗАО «Калмтатнефть» В. С. Булатого за возможность проведения полевых работ, всестороннее содействие, и помощь в осуществлении натурного обследования.

Большое спасибо Г. А. Фирсову (Ботанический сад БИН РАН), Е. А. Архиповой (Саратовский государственный университет), В. Н. Ильиной (Самарский государственный социально-педагогический университет), Е. С. Корчикову (Самарский государственный университет), В. М. Васюкову (Институт экологии Волжского бассейна РАН) за возможность работы с гербарными образцами.

Большое спасибо Б. М. Кондратенку (ФГБУН Институт биологии Коми научного центра Уральского отделения РАН) и сотрудникам Марийского государственного университета за внимание и оперативную помощь в получении необходимой информации.

Благодарю Н. М. Бакташеву (Калмыцкий государственный университет) и сотрудников кафедры ботаники и зоологии Калмыцкого государственного университета за сотрудничество и консультацию.

Большое спасибо сотрудникам кафедры биологии Волгоградского государственного университета за конструктивную критику; Н. Н. Вехову за помощь в сборе материала и поддержку, Л. В. Поляковой за участие в обработке собранных образцов, Э. Б. Урубжурову за помощь в выполнении полевых работ.

Большое спасибо моим родным и близким людям за помощь, поддержку и терпение.



## ГЛАВА 1. ЛИТЕРАТУРНЫЙ ОБЗОР

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.

### 1) Анатомия, морфология, генеративная сфера

Значительная часть изысканий разных лет была направлена на изучение особенностей генеративной сферы, анатомического и морфологического строения исследуемых видов полыней и сарсазана.

Так, особенностями цветения и плодоношения полыней подрода *Seriphidium* на территории Таджикской ССР занималась Л. И. Носова (1972), описание клейстогамного типа цветения полыней этого подрода выполнено в работах П. П. Полякова (1958, 1961а, 1961б), Е. А. Беловой (1963). Исследованиям ветроопыляемости данных растений и особенностям раскрытия протерандрических цветков посвящен ряд работ – З. Г. Беспалова (1956, 1959, 1960), А. Я. Бутков (1962), В. О. Коньчева (1966).

Эволюция соцветий описываемого подрода анализировалась в работе И. М. Крашенинникова, в которой отмечался ксероморфизм видов и «завоевывание аридных территорий», также автором выделялись типы соцветий в зависимости от климатических зон (Крашенинников, 1921).

Подробным исследованием строения цветка, периодизацией и особенностями цветения полыней занималась З. Г. Беспалова (1965).

Анатомии и морфологии полыней подрода *Seriphidium* в том числе *A. santonica* и *A. taurica* посвящены исследования А. С. Беэра (Беэр, 2005). Автор отмечал высокую степень побеговой дифференциации у изучаемых видов, а также наличие каудекса, базисимподиального возобновления, неопробковевающих на значительном расстоянии генеративных побегов.

Вопросами морфологии сарсазана занимались (Ильин, 1936а, 1936б; Ломоносова, 1992; Ball, 1993; Hedge, 1997), в том числе описанием генеративных и вегетативных побегов (Беспалова, 1959). Описание структуры вертикальной и корневой системы ее функционирования и захвата горизонтов питания других

видов растений представлено в работах Lingshao M. и Hosseini S. (Lingshao, 1995; Hosseini, 2011).

Подробная характеристика вида *Halocnemum strobilaceum* дана Т. А. Прозоровой. Автор описывает сарсазан как кустарник 5-40 см высотой. Побеги деревянистые, годовалые, прямостоячие, цилиндрические, сочные, членистые. Листья в виде супротивных чешуек. Семена длиной 0,5-0,75 мм, сжатые с боков, буроватые, с пузырчатым краем. Цветет и плодоносит в августе-сентябре. Широко распространен по мокрым и пухлым солончакам, сорам, берегам соленых озер. Осенью и зимой является кормом для верблюдов, овец и коз, весной и летом не поедается. Считается нажировочным кормом. В работе приводится химический состав *H. strobilaceum*, в том числе токсические вещества, действующие на вредителей растений, до 23% глауберовой соли. Животными в свежем состоянии не поедается. Однако зимой, после промерзания и выщелачивания, он становится кормом для верблюдов и даже нагульным для этого вида скота. Встречается в степном полупустынном Казахстане (Прозорова, 2004).

Выполнялись исследования биологии прорастания семян исследуемых видов. Так, особенности прорастания семян сарсазана изучались при исследовании возможного выращивания *H. strobilaceum* для повышения продуктивности деградированных пастбищ на засоленных землях мокрых солончаков Марыйского оазиса Туркменистана. Вышеуказанные работы показали, что *H. strobilaceum*, также как и *Salicornia europae*, *Atriplex dimorphostegia*, относятся к группе галофитов обладающих низкой всхожестью из-за низкого качества семян. Наши исследования также подтверждают очень низкий процент всхожести семян данного вида. Исследования показали низкую степень прорастания галофитов в условиях засоления: всхожесть уменьшается с увеличением солености (Khan & Gul, 2006).

Полынь сантонийская (*Artemisia santonica*) изучалась в составе комплексной работы по исследованию эфирноносных видов полыни и особенностей их возделывания в условиях Северо-Западного Прикаспия. Работа была направлена на разработку выращивания видов полыней, как кормовых ресурсов, так и

получения эфирных масел, способных выдерживать засушливый климат. Данные показали низкую энергию прорастания семян, падение качества семян до 44% по прошествии времени (полгода) (Джиргалова, 2006).

2) *Флористические исследования, участие в процессах восстановления растительного покрова*

Изучаемые виды описывались также во флористических исследованиях и в работах, посвященных исследованию восстановления растительного покрова на нарушенных территориях.

Так характеристика сарсазанового зарастания была исследована в контексте сукцессий Аральского и Каспийского побережий (Димеева, 2007а, 2007б). Авторами отмечено появление сарсазана в составе галосерии Аральского побережья на 10 (7)-12 год зарастания, на 17-18 год сарсазан становится субдоминантом, с 21-24 доминирует на значительной части территории. Зафиксирована зависимость продолжительности сарсазановой стадии в зависимости от уровня грунтовых вод, при снижении до 3 м – снижение прироста, до 4-5 м – отмирание (Димеева, 2007а). Таким образом, зарастание сарсазаном происходит на четвертой стадии галосерии именуемой – стадией галомезоксерофильных полукустарничков (*Halocnemum strobilaceum*) на солончаках приморских и приморских почвах. Также данный вид фиксировался в составе третьей стадии псаммосерии при первичных сукцессиях Каспийского побережья в зоне сгонно-нагонных явлений. В шестой стадии псаммосерии – псаммофитнопопынная стадия на незасоленных и слабозасоленных бугристых песках также отмечалась *Artemisia santonica*.

В ходе исследований сукцессий на территории Астраханского газоконденсатного месторождения описано участие *H. strobilaceum* в первой «солянково-кустарниковой» стадии естественного зарастания кучевых песков. Также, сарсазан отмечался на различных стадиях образования солончака: четвертая стадия – «окраина солончака», пятая стадия – «средний пояс солончака» (Мельник, 2008).

Участие сарсазана отмечалось в начальных стадиях формирования экосистем на обсохшем дне северного Арала на этапе закрепления песчаных кос многолетниками (Панкратова, 2013).

Полынь крымская (*Artemisia taurica*) изучалась в рамках флористических исследований каменистых степей мыса Такиль п-ова Крым, измененных под воздействием интенсивного выпаса (Крайнюк, 2013).

При проведении флористических исследований в лесных насаждениях – лесных полосах Ергеней изучались особенности жизненных форм растительности и распределение видов по группам хозяйственной значимости. Так *A. taurica* была отнесена авторами к полукустарничкам, *H. strobilaceum* к кустарничкам, оба вида были классифицированы, как ценные кормовые ресурсы (Бакташева, 2012).

В южной части Самарской области в ходе детальных геоботанических исследований, полынь сантонийская (*Artemisia santonica*) и п. крымская (*A. taurica*) описаны в составе растительных сообществ засоленных почв – солончаков, солонцов и засоленных солонцовых разностей темно-каштановых почв, которые связаны с поймами рек, берегами небольших прудов и равнинными степными участками. К таким сообществам относятся: бескильницево-сантоникополынные (*Artemisia santonica*, *Puccinellia tenuissima*) сантоникополынно-триполиевые (*Tripolium pannonicum*, *A. santonica*), бескильницево-сантоникополынные (*A. santonica*, *P. tenuissima*) сообщества. Описываемые фитоценозы имеют удовлетворительное состояние, и подвергаются незначительному антропогенному воздействию в форме выпаса (Лысенко, 2008б).

Исследуемые галофиты фиксировались в ходе геоботанических исследований выполняемых в 2005, 2007, 2010–2012 гг. в пределах 2-х охраняемых территорий – ГУ «Природный парк «Эльтонский» (озеро Эльтон) и Государственном природном заповеднике «Богдинско-Баскунчакский» (озеро Баскунчак). Описания выполнены в рамках естественных контуров растительных сообществ (Лысенко, 2008а, 2013).

Участие *A. santonica* в роли доминанта описывалось при исследовании состава растительных сообществ на засоленных луговых почвах в районе Сарпинских озер (Бембеева, 2013).

### 3) Индикационные особенности

Ряд работ был посвящен изучению индикационных свойств исследуемых видов.

Изучением сарсазана (*Halocnemum strobilaceum*) с позиции растения-индикатора занимались С. В. Викторов, Г. Л. Ремезова (1988). Авторами было зафиксировано следующее: появление пятен сарсазана среди тростника говорит об осолонении водоема, в солончаковых пустынях наличие сарсазана демонстрирует хлоридное засоление. При этом сарсазан образует плоские прижатые к субстрату куртины; там, где образуются приподнимающиеся кустики – хлоридное засоление является непостоянным, с преобладанием сульфатов кальция.

Сарсазан используется для индикации подземных вод в пустыне – так зона разгрузки линз подземных вод покрыта зарослями сарсазана, в связи с тем, что на данных участках происходит испарение воды и выход солей.

При исследовании индикационных связей растений с геолого-геоморфологическими условиями, вид *H. strobilaceum* был определен как индикатор сильнозасоленных илистых отложений. Также, сарсазан описывается как индикатор нефти и газа – в условиях повышенной битуминозности у вида отмечается угнетенность и карликовость (Каплин, 2001).

Сарсазан шишковатый, как облигатный галофит, имеющий оптимум развития при засолении почв свыше 0,6-1,0% является постоянным индикатором засоленных почв (Туровцев, 2004).

Бугристые солончаки с изучаемыми галофитами являются индикаторами форм рельефа, геоморфологических процессов и четвертичных отложений, полосы, где падение уровня моря началось 150 лет назад (Раменский, 1938, 1956).

#### 4) Экологические особенности, химический состав

Выполнялись также работы, направленные на характеристику экологических особенностей изучаемых видов. Вопросами экологических особенностей сарсазана (*Halocnemum strobilaceum*), выделение его в экологические группировки по отношению к засоленности и кислотности занимался ряд авторов (Акжигитова, 1982; Акопян, 2013).

Химический состав сарсазана и направления его использования охарактеризован в работах (Васина, 1972; Растительные ресурсы, 1985). Также изучались аллелопатические свойства данного вида (Симагина, 2008а, 2009).

Полынь сантонийская (*Artemisia santonica*) и сарсазан шишковатый (*H. strobilaceum*) являлись объектами исследования для изучения процессов интенсивности перекисного окисления липидов (ПОЛ) – механизм регуляции внутриклеточного метаболизма в районе Приэльтонья Волгоградской области. Интенсивность ПОЛ изучалась в листьях и корнях данных видов (Нестеров, 2014). Также данные виды исследовались в контексте изучения специфичности состава мембранных липидов галофитов, обитающих в естественных условиях (Розенцвет, 2013) и изучения фотосинтетического аппарата (ФА), особенности функционирования которого, лежат в основе деления галофитов по соленакапливающему признаку (Нестеров, 2013).

Исследовалась способность полыни сантонийской (*A. santonica*) оказывать кардиотропное воздействие на сердце хладнокровных животных – т.е. выступать как  $\beta\beta$ -адреноблокатор (Кокшунова, 2003).

Выполнялись работы по оценке влияния многолетника *Halocnemum strobilaceum* на численность, жизненность и ростовые процессы однолетнего галофита *Salicornia perennans* в районе Северо-Западного Крыма с почвой засоленной хлоридами, не затронутой антропогенным воздействием. Авторы описывают *H. strobilaceum* как вид-доминант, обладающий сильным средообразующим эффектом.

Установлено влияние многолетнего галофита *H. strobilaceum* на численность, жизненность и продуктивность однолетника *Salicornia perennans*. С удалением от

особей *H. strobilaceum* увеличивается численность и улучшается жизненность *S. perennans*. Авторами высказано предположение о корневой конкуренции за элементы минерального питания и воду, в ходе которой снижается жизненность однолетника (Котов, 2014).

Полынь сантонийская (*Artemisia santonica*) изучалась в составе растительности охранной зоны Ростовского природного заповедника в рамках исследований влияния выпаса на растительные сообщества. Авторами данный вид отмечался в качестве доминанта на территории подверженной умеренной степени пастбищной нарушенности и характеризующейся засоленностью почв (Булгаков, 2011).

В ходе работ в Крыму по изучению галофильных комплексов Опукского природного заповедника Керченского причерноморского района выполнялись исследования полыни крымской (*Artemisia taurica*) по следующим параметрам: видовая насыщенность, проективное покрытие, средняя высота генеративных побегов, встречаемость по классам (Кобечинская, 2013).

Исследование динамики сарсазановых сообществ на солончаках, используемых в качестве пастбищных угодий, осуществлялось с позиции продуктивности, проективного покрытия, флористического состава, сохранности травостоя. Изучалась динамика сантоннополынного сообщества на луговых полупустынных почвах, как сенокосных угодиях, с позиции сезонной и многолетней динамики видового состава, продуктивности, структуры укосов, сезонной динамики кормовых качеств (Джапова, 1991а, 1991б; Борликов, 2001). Полынь сантонийская (*Artemisia santonica*) характеризовалась как вид-доминант растительных ассоциаций совместно с п. белой (*A. lerchiana*) на склонах бэровских бугров, на территории Западного ильменно-бугрового ландшафтного района, на светло-бурых полупустынных почвах Северного Прикаспия (Джиргалова, 2006).

Сарсазан (*Halocnemum strobilaceum*) изучался в качестве кормового растения на территории кормовых угодий северо-западной части Таласского района Джамбульской области Республики Казахстан. В ходе геоботанических

исследований осуществлялось описание сообществ, рельефа, почвы, условий увлажнения, проективного покрытия почвы растениями в процентах, высота, фенофаза и жизненность растений. Питательная ценность сарсазана определялась не выше сена низкого качества (поедается овцами и козами) (Назарбекова, 2014).

В Саратовской области проводились морфологические, онтогенетические, демографические исследования галофитных ценопопуляций таких видов, как *Artemisia santonica* и *Halocnemum strobilaceum* – представителей ведущих семейств флоры засоленных местообитаний данного региона (Буланый, 2011; Чеботарева, 2010, 2011).

При изучении флористического состава растительности на территории Алексеевского газоконденсатного месторождения, до начала его освоения, в качестве доминантов на равнинных заросших песках описывалась *Artemisia santonica*, на солончаковых участках месторождения изучался доминант – *Halocnemum strobilaceum*. Автором определялась гемеробность (устойчивость к антропогенному воздействию) исследуемых видов (Frank, 1990). Так полынь сантонийская и сарсазан шишковатый были отнесены к эугемеробным видам – видам, приуроченным преимущественно к антропогенно нарушенным участкам и переносящим высокую интенсивность антропогенного влияния (Лапаева, 2008).

#### 5) Исследования на территории Южного федерального округа

В районе Северо-Западного Прикаспия выполнялись исследования агробиологических особенностей роста, питательной ценности, поедаемости животными в качестве пастбищного осенне-зимнего корма таких видов полыни, как п. белая (*A. lerchiana*), п. чёрная (*A. pauciflora*), п. обыкновенная (*A. vulgaris*), п. солончаковая (*A. nitrosa*), п. горькая (*A. absinthium*), п. австрийская (*A. austriaca*). Работа также была посвящена созданию нового сорта п. эстрагоновой (*A. dracuncululus*) и разработке технологии его возделывания на светло-каштановых солонцеватых почвах данного региона (Янов, 1999, 2002, 2008, 2009).

Комплексному изучению степных и полупустынных ландшафтов посвящены исследования флористического состава на территории Прикаспийской



низменности, Ергенинской возвышенности, Кумо-Манычской впадины (Ташнинова, 2006).

На территории Калмыкии осуществлялся мониторинг флористического состава в границах биосферного заповедника «Черные земли», в том числе и видов семейства *Chenopodiaceae* (Убушаев, 2012).

В Калмыкии проводились работы по изучению процессов опустынивания пастбищных степей и их фитоценоотическому разнообразию (Бананова, 2011, 2012). Выполнялись работы посвященные воздействию нефтяного загрязнения на растительный покров, результатом которого является подавление развития растений и снижение способности их прорастания (Сангаджиева, 2013).

На территории республики проводились работы, посвященные фитомелиорации участков находящихся под воздействием интенсивного выпаса (эффективным для целей мелиорации является ряд видов, в том числе виды семейств *Asteraceae* и *Chenopodiaceae*). Исследования проводились на бурых и полупустынных почвах Черных земель (Аюшева, 2012). Описывались свойства полыни сантонийской (*Artemisia santonica*) для целей мелиорации вторично засоленных земель (Дедова, 2011; Шамсутдинов и др. 2000). В границах Приютненского района Республики Калмыкия осуществлялись исследования флористического состава растительных сообществ (Джапова, 2012).

Выполнялась комплексная работа на территории: Астраханской, Волгоградской, Ростовской областей, республик Дагестан и Калмыкия, Краснодарского и Ставропольского краев, стран Центральной Азии (Казахстан, Киргизстан, Узбекистан, Туркменистан). Исследования были посвящены анализу возможностей использования генетических ресурсов галофитов, изучению их эколого-биологических и физиолого-биохимических особенностей, а также механизмов их устойчивости к засоленности почвенного покрова и засушливому климату. Характеризовались возможности создания генофонда видов галофитов с экономической и экологической точки зрения. Также, в работах автора исследовались биология цветения и особенности плодоношения галофитов, с целью использования данной базы для организации селекции и семеноводства,

для последующего восстановления деградированных пастбищных земель и засоленных почв (Шамсутдинов, 2000).

На территории Республики Калмыкия проводились исследования процессов самовосстановления естественной растительности в ходе борьбы с опустыниванием на территории Черных земель (Чемидов, 2009). В пределах заповедника «Черные земли» проводилась работа, посвященная исследованиям флористического состава сосудистых растений (Куваев, 2010).

Работы, посвященные ценопопуляционным исследованиям видов *Halocnemum strobilaceum*, *Artemisia santonica*, *A. taurica*, в том числе на территории Южного федерального округа, отсутствуют. В южных районах региона работы проводились по исследованию ценопопуляций различных видов овсяниц, житняка, тюльпана, полыней, ириса, ковыля.

Исследования ценопопуляций овсяницы валисийской (*Festuca valesiaca*) включали характеристику численности и возрастной структуры, онтогенеза, эколого-биоморфологических особенностей (Лиджиева, 2009, 2010).

На территории Республики Калмыкия (Ергенинская возвышенность, Прикаспийская низменность, долина Маныча) проводились исследования ценопопуляционных характеристик житняка пустынного (*Agropyron desertorum*) и ж. гребневидного (*A. cristatum*). Так, изучалась онтогенетическая и виталитетная структура ценопопуляций данных видов и негативное влияние на нее пастбищной нагрузки (Сосаева, 2012).

На территории региона проводились работы по исследованию виталитетной структуры двух типов ценопопуляций (мономорфные и полиморфные) тюльпана двуцветкового (*Tulipa biflora*) на территории Кумо-Манычской впадины на участке «Маныч-Гудило» (Лыу, 2013). Виталитетные характеристики ценопопуляций определялись по семи признакам для генеративных особей, при этом индекс виталитета наибольшее значение имел у красно- и желтоцветковых растений, а минимальный у белых (Лыу, 2013). Выполнялись исследования флористического состава ценопопуляций т. двуцветкового (*T. biflora*), сравнительный анализ видового сходства с помощью классических

коэффициентов сходства Жаккара и Серенсена-Чекановского (Очирова, 2015). Авторы занимались также исследованием полиморфизма ценопопуляций *Tulipa gesneriana* в полынно-разнотравном сообществе острова «Тюльпаний», расположенном на участке Маныч-Гудило, в пределах Кумо-Манычской впадины (Лыу, 2013). Отдельные работы посвящены возрастной структуре ценопопуляций *Tulipa biebersteiniana* на территории Ергенинской возвышенности (Кондышев, 2014).

На территории Прикаспийской низменности проводились работы по изучению ценопопуляций полыни белой (*Artemisia lerchiana*) на бурых полупустынных супесчаных почвах и на закрепленных песках. Изучались возрастная и онтогенетическая структура ЦП, исследовалась семенная продуктивность, выполнялось определение видового богатства (Комолова, 2014).

В Азовском районе Ростовской области проводились исследования двух ценопопуляций касатика ненастоящего (*Iris notha*), определялись площадь, численность, плотность, возрастная структура ценопопуляций, семенная продуктивность, лимитирующие факторы (Шмараева, 2014).

На территории Калмыкии проводились исследования возрастной структуры ценопопуляций полыни черной (*Artemisia pauciflora*) и п. белой (*A. lerchiana*) как видов эдификаторов, исследование возрастных спектров ценопопуляций ковыля Лессинга, а также выполнялась оценка устойчивости изучаемых фитоценозов (Джапова, 2001а, 2001б). На территории Волгоградской области проводились работы по выявлению распространения видов полыни белойлочной (*Artemisia hololeuca*) и смолевки меловой (*Silene cretacea*) в пределах региона, а также по исследованию онтогенетических состояний особей данных видов, фаз морфогенеза, исследование пространственной структуры ценопопуляций и выявление факторов, влияющих на состояние ценопопуляций данных видов (Сидорова, 2008).

## ГЛАВА 2. ФИЗИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАЙОНА ИССЛЕДОВАНИЙ

### 2.1. Географическое положение, рельеф и геологическое строение

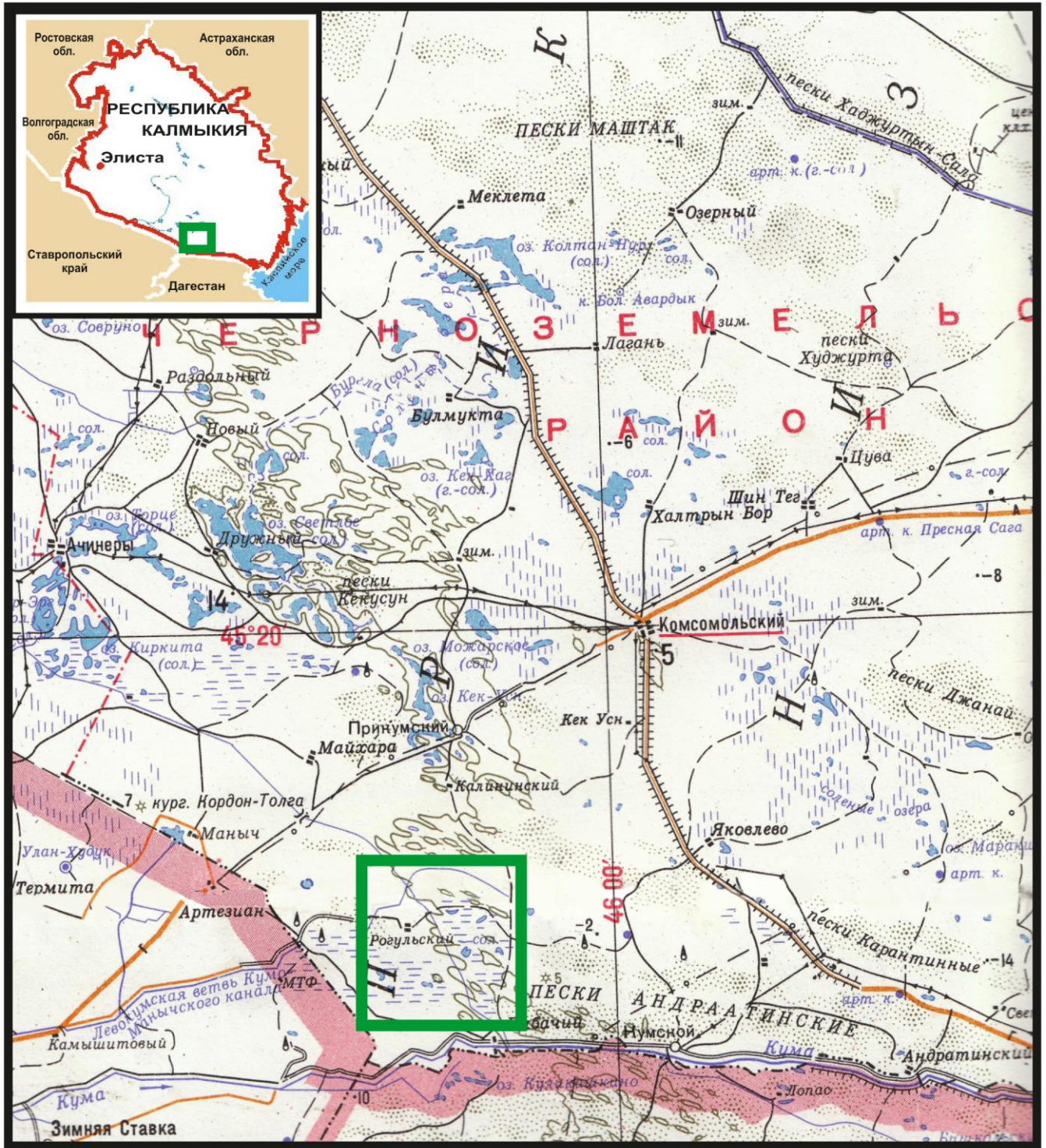
Район исследований располагается на юго-востоке европейской России, в западной части Прикаспийской низменности (Доскач, 1971а). Он приурочен к восточной половине Кумо-Манычской впадины и с административной точки зрения относится к Черноземельскому району Республики Калмыкия, имеет координаты 45° 50' в.д. и 46° 00' с.ш. и располагается в 6 км от пос. Комсомольский и в 65 км от границы заповедника «Черные земли» (рис. 1). Территория, на которой проводились исследования, относится к южной геоморфологической провинции представленной морскими четвертичными молодыми песчано-глинистыми отложениями (Попов, 1955; Доскач и др., 1971б; Сафронов, 1972; Попов, 1983).

Наиболее древними вскрытыми породами на исследуемой территории являются триасовые. Мезозойская группа представлена триасовой, юрской и меловой системой. Кайнозойская группа представлена отложениями палеогеновой, неогеновой и четвертичной систем (Гольинец, 1934; Геологическое строение..., 1975).

Район Кумо-Манычской впадины расположен на стыке Ростовской области, Ставропольского края, Республик Калмыкия и Дагестан, между Азовским и Каспийским морями (Базелюк, 2007).

Формирование рельефа Кумо-Манычской впадины протекало на фоне трансгрессий и регрессий Понто-Каспийского бассейна (Сафронов, 1972; Абрамова, 1974, 1976, 1983; Попов, 1983).

Исследуемая территория представляет собой сеть соленых слабообводненных и пересохших озер со склонами, заросшими галофитной растительностью. Озера не соединяются с современным руслом Маныча и поэтому имеют сильно минерализованную воду (Базелюк, 2007).



**Район проведения исследований**

Рис. 1. Схема размещения района исследований

В 8 км южнее участка работ протекает р. Кума, от которой проложены каналы Кумо-Манычской ирригационной системы. Встречаются солончаковые озера («саги»), обычно пересыхающие летом (Справочник по водным ресурсам СССР, 1934).

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).

По условиям влагообеспеченности район работ можно охарактеризовать, как сухой, по теплообеспеченности – очень жаркий, по условиям суровости зимы – умеренно суровый (Земельные ресурсы..., 1999).

Территория отличается резко континентальным климатом – лето жаркое и очень сухое, зима малоснежная. По многолетним данным метеостанции пос. Комсомольский годовая сумма осадков составляет 259 мм; среднегодовая температура 10°C, сумма температур выше +10°C – 3651°C (Климатическая справка ЦГМС, 2008).

Количество дней с суховеями – 120, средняя глубина промерзания почвы – 34 см, продолжительность безморозного периода составляет 172 дня, значение гидротермического коэффициента – 0,37, биоклиматического потенциала 1,09 (Климатическая справка ЦГМС, 2008).

### 2.3. Почвенный и растительный покров

Прикаспийская низменность характеризуется бурыми полупустынными почвами, которым свойственна солонцовая комплексность (Зонн, 1971; Большев, 1972).

Бурые полупустынные почвы формируются под влиянием солонцового и полупустынного гумусонакопления. Близкое залегание солей к поверхности (80-100 см) проявляется в формировании корково-столбчатых солонцов с солевыми аккумуляциями на глубине 20-30 см. Данные явления неблагоприятно отражаются на солевом режиме почв, которые при дополнительном увлажнении подвергаются дополнительному засолению (Солонцы Прикаспийской низменности..., 1937; Ковда, 1950).

Зональная бурая полупустынная солонцеватая почва отличается повышенным уплотнением (особенно в горизонте В), повышенным содержанием поглощенного натрия в составе обменных оснований, ярко выраженным плотным иллювиальным карбонатным горизонтом с выделениями белоглазки, который с 80-150 см сменяется более рыхлой породой, содержащей гипс и легкорастворимые соли. Для данной почвы характерно низкое содержание гумуса (0,3-2%) и преобладание в составе гумуса фульвокислот, что обуславливает ее бесструктурное состояние (Зонн, 1971).

Территория исследований представляет собой часть ландшафтной (пустынной) катены, каждый из участков которой характеризуется определенным типом почв (Казанцев, 2008).

Так, на плакорном участке катены преобладают бурая полупустынная, средне-солонцеватая, супесчаная и бурая полупустынная, сильно-солонцеватая, супесчаная почвы. В склоновой части катены отмечена бурая полупустынная, засоленная, солончаковатая, легкосуглинистая почва.

Нижняя часть катены в районе размещения пересыхающих соленых озер, представлена солончаком с сульфатно-хлоридным типом засоления. Солончаки развиваются, в условиях близкого залегания грунтовых вод, соли сосредоточены на глубине 30-50 см (Бакинова и др., 1999).

Анализ почвенного плана исследуемой территории показал, что мощность горизонта А+В колеблется от 20 до 26 см. В почвенном поглощающем комплексе преобладает кальций, натрий занимает от 6-8,7 % емкости поглощения (средне-солонцеватые) и от 10,2-12,8 % (сильно-солонцеватые). Почвы малогумусные содержание гумуса в пахотном горизонте составляет 0,46-2,74 %.

Реакция почвенного раствора изменяется от щелочной до сильнощелочной (рН 7,95-8,77).

Почвы засолены, на глубине от 23 см отмечается очень сильное засоление по сульфатно-хлоридному типу, по хлоридно-сульфатному, а также сильное засоление по сульфатному типу и средняя степень засоления по сульфатному типу. Почвы солончаковатые т.к. глубина залегания водорастворимых солей составляет от 30 до 50 см. Вскипание карбонатов отмечается с 20-25 см.

Бурые полупустынные солонцеватые почвы характеризуются неблагоприятными физическими свойствами: бесструктурностью, высокой плотностью иллювиальных горизонтов и низкой их водопроницаемостью. Небольшое количество осадков и неудовлетворительные физические свойства обуславливают ничтожные запасы влаги и небольшую глубину промачивания, которая обычно не превышает 50 см (Зонн, 1971; Большев, 1972; Муха и др., 2004). В летний период верхние горизонты почв сильно иссушаются, дефицит влаги резко снижает их агрономические свойства, способствует развитию дефляции почв (Муха и др., 2004).

Традиционно считается, что юго-восток европейской части России относится к полупустынной зоне, охватывающей Ергенинскую возвышенность и Северный Прикаспий (Левина, 1971; Атлас Калмыцкой АССР, 1974; Доскач, 1979; Бакинова, 1999; Мирошниченко, 2000а, б). Зона полупустыни здесь, в свою очередь, подразделяется на две подзоны: северную – Ергенинская возвышенность, и южную – Северный Прикаспий (Жудова, 1951; Левина, 1959; и др.).

Характерная особенность полупустыни – комплексность почвенно-растительного покрова в связи с засолением, неоднородным водно-солевым режимом и развитием отрицательных форм рельефа (Ковда, 1950; Левина, 1971).



Растительность полупустынной зоны имеет переходный характер между степной и пустынными зонами, и представлена степными, травяными и пустынными полукустарничковыми сообществами. В составе флоры региона преобладают представители трех семейств цветковых растений: сложноцветные, маревые, злаковые (Бакташева, 2000). Среди жизненных форм преобладают стержнекорневые полукустарнички и корнеотпрысковые полукустарнички (Левина, 1971).

Согласно современным представлениям, территория района исследований располагается на северной окраине пустынной зоны (Сафронова, 1980, 1996, 1998, 1999, 2002, 2003, 2005а, б, 2008, 2012; Карта восстановленной растительности..., 1989). К пустынному типу растительности относятся сообщества с доминированием ксерофильных и гиперксерофильных, микро- и мезотермных растений различных жизненных форм (Рачковская и др., 1990, 1993, 1995; Сафронова, 1996; Ботаническая география Казахстана..., 2003). Преобладающими являются полукустарничковые сообщества с видами полыней подрода *Seriphidium*, родов *Anabasis*, *Salsola* и др. (Бананова, Лазарева, 1996; Сафронова, 2008).

Необходимо отметить, что отнесение территории района исследований, как и всего Северного Прикаспия, к северным пустыням было подвергнуто аргументированной критике со стороны Ю. М. Мирошниченко (2000а, б, 2006), который считает, что черты «опустыненности» зональные исходно степные растительные группировки этого региона приобрели за счёт сильного перевыпаса и воздействия антропогенного фактора.

Большая часть растительного покрова исследуемого участка используется в качестве пастбищ для выпаса сельскохозяйственных животных (Левина, 1971; Джапова, 2007).

Территория района исследования характеризуется наличием следующих растительных группировок:

- *таврическополынных* сообществ – на плакоре катены с участием следующих видов: *Artemisia taurica*, *Poa bulbosa*, *Eremopyrum orientale*, *Lagoseris sancta*, *Artemisia austriaca*;
- *таврическо - сантоникополынных* сообществ – в верхней части склона катены с участием следующих видов: *Artemisia santonica*, *A. taurica*, *Poa bulbosa*, *Eremopyrum orientale*, *Lagoseris sancta*, *Trigonella orthoceras*, *Alhagi pseudalhagi*;
- *сантоникополынных* сообществ – в средней части склона катены с участием следующих видов: *Artemisia santonica*, *Atriplex tatarica*, *Lagoseris sancta*, *Poa bulbosa*, *Puccinellia dolicholepis*;
- *сантоникополынно-бескильницевых* сообществ в нижней части склона катены с участием следующих видов: *Artemisia santonica*, *Puccinellia dolicholepis*, *Halocnemum strobilaceum*, *Hymenolobus procumbens*, *Eremopyrum orientale*, *Bromus squarrosus*, *Senecio noeanus*, *Trigonella orthoceras*, *Anisantha tectorum*, *Lagoseris sancta*;
- *сарсазанновых* сообществ – в нижней части катены с участием следующих видов: *Halocnemum strobilaceum*, *Petrosimonia triandra*, *Suaeda salsa*, *S. acuminata*, *Salicornia prostrata*, *Climacoptera crassa*.

### ГЛАВА 3. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Объектом исследований являлись 30 ценопопуляций (ЦП) видов-доминантов галофитных сообществ (*Halocnemum strobilaceum*, *Artemisia santonica*, *A. taurica*), находящихся в разных эколого-ценотических условиях Кумо-Маньчской впадины в пределах Республики Калмыкия. Полевые работы проводились в вегетационные периоды 2009-14 гг.

Исследуемая территория представляла собой систему ландшафтных катен характеризующихся разнообразными условиями обитания.

Катены – природные экологические градиенты, по которым сверху вниз увеличивается количество влаги, уменьшается количество тепла в почвенном поглощающем комплексе, кальций постепенно замещается натрием.

*Верхняя* экосистема катены – *элювиальная (эль)* представляет собой самый сухой участок, питающийся только за счет осадков. Растворенные органические и минеральные вещества с таких территорий выносятся с почвенным или поверхностным стоком вниз по катене. *Средняя* часть склона – *трансэлювиальная (трансэль)*, увлажняется не только осадками, но и сточной водой с верхних участков, вследствие чего, является хорошо увлажненной и накапливает гумус, а также соли натрия, что приводит к увеличению солонцеватости. Подножие склона представлено *трансэлювиально – аккумулятивной экосистемой (трансэльак)*, сильно увлажненный участок, с высоким уровнем грунтовых вод, повышенной засоленностью. *Низина* склона – *аккумулятивная* экосистема, переувлажненная из-за атмосферных осадков, сточных натечных вод и повышенных грунтовых вод, низкие температуры, много органики, развиваются процессы оглеения (Мордкович, 1982).

Ландшафтный профиль фрагмента исследуемой катены представлен на рис. 2.

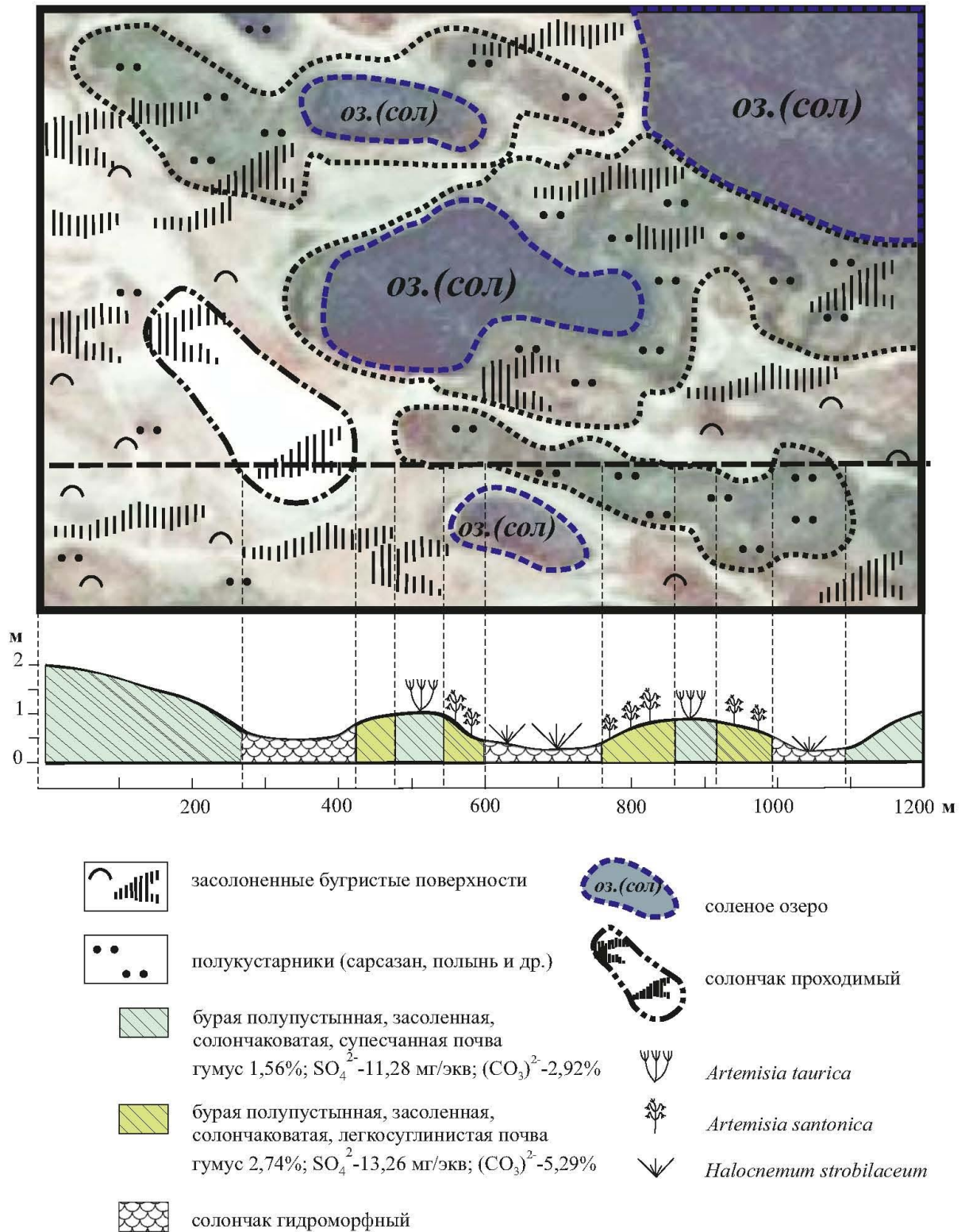


Рис. 2. Ландшафтный профиль фрагмента исследуемой территории

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).

Наименования ценопопуляций представлены в таблице 1.

## 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>Halocnemio strobilaceum -Puccinellietum dolicholepidis</i> ) (ненарушенный участок)	Сантоникопольно - бескильнищевое сообщество ( <i>Artemisia santonicae -Puccinellietum dolicholepidis</i> ) (восстанавливающаяся, на участке бывшей дороги)	Таврическопально - мятликовое сообщество ( <i>Artemisia tauricae - Poa bulbosae</i> ) (ненарушенный участок)
ЦП2	Сарсазановое – сообщество ( <i>Halocnemum strobilaceum</i> ) (ненарушенный участок)	Сантоникопально-мртуковое сообщество <i>Artemisia santonicae- Eremopyrum orientale</i> (восстанавливающаяся, на участке бывшей дороги)	Таврическопальное сообщество ( <i>Artemisia taurica</i> ) (ненарушенный участок)
ЦП3	Сарсазаново – климакоптеровое сообщество <i>Halocnemio strobilaceum - Climacopterae crassae</i> (восстанавливающаяся, на участке бывшей дороги)	Сантоникопально – лагозерисовое сообщество <i>Artemisia santonicae - Lagoserietum sanctae</i> (участок, нарушенный выпасом)	Таврическопально – сантоникопальное сообщество <i>Artemisia tauricae - Artemisietum santonicae</i> (ненарушенный участок)
ЦП4	Сарсазаново – солеросовое сообщество <i>Halocnemio strobilaceum - Salicornietum prostratae</i> (восстанавливающаяся, на участке бывшей дороги)	Сантоникопально - анизантовое сообщество <i>Artemisia santonicae - Anisanthetum tectorum</i> (участок, нарушенный выпасом)	Таврическопально - лерхопальное сообщество <i>Artemisia tauricae - Artemisietum lercheanae</i> (участок, нарушенный выпасом)
ЦП5	Сарсазаново – сантоникопальное сообщество <i>Halocnemio strobilaceum - Artemisietum santonicae</i> (ненарушенный участок)	Сантоникопально – пажитниковое сообщество <i>Artemisia santonicae - Trigonellietum orthoceras</i> (участок, восстанавливающийся после подземной прокладки трубопровода)	Таврическопально - сантоникопальное сообщество <i>Artemisia tauricae - Artemisietum santonica</i> (участок, нарушенный выпасом)
ЦП6	Сарсазановое сообщество ( <i>Halocnemum strobilaceum</i> ) (восстанавливающаяся, на территории бывшего карьера)	Сантоникопально – крестовниковое сообщество <i>Artemisia santonicae - Senecietum noeanus</i> (ненарушенный участок)	Таврическопально - ковыльковое сообщество <i>Artemisia tauricae - Stipetum lessingianae</i> (ненарушенный участок)
ЦП7	Сарсазаново – мртуковое сообщество <i>Halocnemio strobilaceum -Eremopyrum orientale</i> (ненарушенный участок)	Сантоникопально – хименолебусовое сообщество <i>Artemisia santonicae - Hymenolobus proccumbens</i> (участок, нарушенный выпасом)	Таврическопально - мятликовое сообщество <i>Artemisia tauricae - Poa bulbosae</i> (участок, нарушенный выпасом)
ЦП8	Сарсазаново - сведовое сообщество <i>Halocnemio strobilaceum -Suaedetum acuminatae</i> (ненарушенный участок)	Сантоникопально – анизантовое сообщество <i>Artemisia santonicae -Anisanthetum tectorum</i> (ненарушенный участок)	Таврическопально - мртуковое сообщество <i>Artemisia tauricae - Eremopyrum orientale</i> (участок, восстанавливающийся после подземной прокладки трубопровода)
ЦП9	Сарсазаново - сведовое сообщество <i>Halocnemio strobilaceum -Suaedetum acuminatae</i> (восстанавливающаяся, на участке бывшей дороги)	Сантоникопально – мятликовое сообщество <i>Artemisia santonicae-Poa bulbosae</i> (участок, нарушенный выпасом)	Таврическопально - верблюжьеклочковое сообщество <i>Artemisia tauricae - Alhagietum pseudalhagi</i> (участок, нарушенный выпасом)
ЦП10	Сарсазаново – климакоптеровое сообщество <i>Halocnemio strobilaceum -Climacopteretum crassae</i> (ненарушенный участок)	Сантоникопально – лебедовое сообщество <i>Artemisia santonicae- Atriplietum tataricae</i> (ненарушенный участок)	Таврическопально - лебедовое сообщество <i>Artemisia tauricae - Atriplietum tataricae</i> (участок, нарушенный подземной прокладкой трубопровода)

### *Изучение онтогенеза исследуемых видов*

Определение онтогенетических состояний особей видов - доминантов выполнялось согласно существующей периодизации онтогенеза растений и разработанным методическим подходам (Работнов, 1945, 1950а, 1950б; Уранов, 1960, 1975; Смирнова, 1976; Жукова, 1995; Онтогенетический атлас..., 2000): семена (*se*), проростки (*p*), ювенильные (*j*), имматурные (*im*), виргинильные (*v*), молодые генеративные (*g<sub>1</sub>*), средневозрастные генеративные (*g<sub>2</sub>*), старые генеративные (*g<sub>3</sub>*), субсенильные (*ss*), сенильные (*s*).

Определение жизненных форм осуществлялось согласно классическим работам (Серебряков, 1954, 1955, 1962, 1964, 1969; Рачковская, 1957; Серебрякова, 1971, 1980; Зиман, 1976; Смирнова, 1976; Беэр, 2005).

Исследования онтоморфогенеза проводились на основе изучения строения особей разных возрастных состояний в полевых условиях, на основании собранных гербарных образцов, а также с учетом литературных сведений (Жукова, 1967, 1983, 1990, 2001а, 2001б; Беэр, 2005).

### *Онтогенетическая структура ценопопуляций*

Исследование ценопопуляций проводилось по основополагающим работам (Петровский, 1961; Жукова, 1967, 1985а, 1985б, 1987, 1995; 2001а, 2001б; Уранов, 1975; Ценопопуляции растений ..., 1976, 1977; Динамика ценопопуляций, 1985; Изучение структуры ..., 1986; Воронцова, 1978; Злобин, 1989; Животовский, 2001).

Для изучения **возрастной структуры** ценопопуляций проводилось описание их возрастных спектров (Уранов, 1975; Заугольнова, 1976, 1988).

Выполнялся расчет следующих индексов: индекс возрастности ( $\Delta$ ), индекс эффективности ( $\omega$ ), индекс восстановления ( $I_v$ ), индекс замещения ( $I_z$ ).

1) *Индекс возрастности определялся по формуле:*

$$\Delta = \Sigma K_i * m_i / \Sigma K_i,$$

Где:

$\Delta$  – индекс возрастности;

$\Sigma K_i * m_i$  – просуммированные произведения численностей растений определенных возрастных групп на бальную оценку каждой возрастной группы;

$\Sigma K_i$  – численность ценопопуляции;

Бальная оценка определялась по следующей шкале:  $p$  – 0,0067;  $j$  – 0,0180;  $im$  – 0,0474;  $v$  – 0,1192;  $g_1$  – 0,2700;  $g_2$  – 0,500;  $g_3$  – 0,7310;  $ss$  – 0,8808;  $s$  – 0,9526 (Уранов, 1975; Онтогенетический атлас..., 2000; Животовский, 2001).

Индекс используется для определения возрастности ценопопуляций, как средневзвешанной возрастности одной особи (Уранов, 1975; Животовский, 2001).

2) *Индекс эффективности определялся по формуле:*

$$\omega = \Sigma p_i e_i$$

Где:

$\omega$  – индекс эффективности;

$p_i = n_i/n$  – доля растений  $i$ -того состояния в данной популяции;

$n_i$  – абсолютное число растений  $i$ -того возрастного состояния;

$n = \Sigma n_i$  – общее число растений;

$e_i$  – энергетическая эффективность.

Энергетическая эффективность возрастных состояний определялась по шкале:  $p$  – 0,0266;  $j$  – 0,0707;  $im$  – 0,1807;  $v$  – 0,4200;  $g_1$  – 0,7864;  $g_2$  – 1;  $g_3$  – 0,7864;  $ss$  – 0,4200;  $s$  – 0,1807 (Уранов, 1975; Животовский, 2001). Для возрастного состояния  $g_2 - g_3$  принималось значение – 1.

3) *Индекс восстановления определялся по формуле:*

$$I_v = M_j + M_{im} + M_v / \Sigma M_g$$

Где:

$I_v$  – индекс восстановления;

$M_j + M_{im} + M_v$  – сумма растений ювенильных, имматурных и виргинильных возрастных состояний;

$\Sigma M_g$  – сумма растений всех возрастных состояний генеративного периода.

Индекс позволяет оценить, в какой степени семенное возобновление восстанавливает генеративную фракцию в ценопопуляции (Жукова, 1985а, 1985б, 1987, 1995; Уранов, 1969).



4) *Индекс замещения определяется по формуле:*

$$I_3 = M_j + M_{im} + M_v / \Sigma M_g + \Sigma M_{ss+s}$$

Где:

$I_3$  – индекс замещения;

$M_j + M_{im} + M_v$  – сумма растений ювенильных, имматурных и виргинильных возрастных состояний;

$\Sigma M_g$  – сумма растений всех возрастных состояний генеративного периода;

$\Sigma M_{ss+s}$  – сумма растений сенильных и субсенильных возрастных состояний.

Индекс замещения показывает, какую долю взрослых растений может возместить фракция подроста за счет семенного возобновления (Жукова, 1985а, 1985б; Изучение структуры ..., 1986).

Для характеристики ценопопуляций использовался ряд классификаций (Жукова, 2013):

1) Классификация Т. А. Работнова (Работнов, 1950б), на основании которой выделяются три типа ценопопуляций – инвазионный, нормальный, регрессивный.

*Инвазионный* – характеризует первые стадии внедрения вида в фитоценоз. Ценопопуляции состоят из особей, находящихся в процессе обоснования в сообществе, где растения не завершают полного цикла развития (в состав ценопопуляций входят семена, всходы, молодые растения);

*Нормальный* – ценопопуляции состоят из растений, полностью проходящих весь жизненный цикл;

*Регрессивный* – ценопопуляции состоят из растений, генеративное возобновление которых уже не происходит.

2) Классификация на основе критерия абсолютного максимума  $g_1, g_2, g_3, ss$  групп (Уранов, 1969; Жукова, 1995), согласно которой выделяются четыре типа нормальных популяций – молодые, зрелые, старые нормальные, стареющие.

3) Классификация Л. А. Животовского «дельта-омега» (Животовский, 2001), основанная на использовании индексов эффективности и возрастности, согласно которой выделяются шесть типов ценопопуляций – молодая, зреющая, зрелая, переходная, стареющая, старая.

4) Классификация с использованием индекса замещения (Жукова, 2013), на основании которой выделяются три типа ценопопуляций – временно угасающие ( $I_B = 0$ ), неустойчивые ( $I_B < 1$ ) и перспективные ( $I_B > 1$ ).

### ***Пространственная структура ценопопуляций***

Пространственная структура ценопопуляций исследовалась с помощью метода картирования всех особей на площадке с учетом их возрастных состояний (Ценопопуляции ..., 1976, 1988; Изучение структуры ..., 1986;).

***1) Определение размера площадок на основании расчета максимально возможной гипотетической ЭДЕ – элементарной демографической единицы ценопопуляций.***

При установлении размера учетных площадок для исследования 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.

***ЭДЕ определялась по формуле:  $S_n = S_0 \cdot T_{онт} / T_{им} \cdot P$***

Где:

***$S_n$***  – элементарная демографическая единица (ЭДЕ), м<sup>2</sup>;

***$S_0$***  – площадь репродуктивной активности, м<sup>2</sup>;

***$T_{онт}$***  – время онтогенеза, лет;

***$T_{им}$***  – длительность имматурного состояния, лет;

***$P$***  – коэффициент периодичности плодоношения равный числу лет между годами обильного плодоношения.

***2) Определение характера размещения особей исследуемых растений с использованием трансектного метода (Василевич, 1969) и расчета коэффициента дисперсии по П. Грейг-Смит (Greig-Smith, 1952; 1961)***

Трансектный метод, заключающийся в применении решетки примыкающих квадратов, является традиционным способом при определении пространственного размещения растений и широко используется исследователями.

В ходе работ учетные площадки размером  $25 \text{ м}^2$  разбивались на трансекты длиной 5 м и шириной 1 м. Трансекты в свою очередь разбивались на квадраты размером 1 м x 1 м. Далее изучались трансекты длиной 5 м и шириной 2 м, которые разбивались на квадраты размером 2 м x 2 м.

Внутри каждого квадрата подсчитывалось число особей данного вида, затем находилось значение средней арифметической и дисперсии ( $\sigma^2$ ) (Василевич, 1969). Далее определялся коэффициент дисперсии  $K(\sigma^2)$  – показатель равномерности распределения особей в пространстве (Грейг-Смит, 1967).

Если значение коэффициента дисперсии близко к нулю, то распределение регулярное, к единице – случайное (равномерное), а чем более единицы – тем контагиознее (Грейг-Смит, 1967; Василевич, 1969).

Данные, полученные при изучении онтогенезов исследуемых видов, показали, что при переходе из прегенеративного в генеративное состояние происходит смена типа корневой системы, увеличение количества побегов, размеров куртин, а, следовательно, меняется и интенсивность воздействия фитогенного поля. Вероятно, что растения, имеющие различные жизненные формы обладают различным типом пространственного размещения. Таким образом, при выполнении исследований отдельно выполнялись расчеты коэффициентов дисперсии для растений в прегенеративном состоянии, отдельно для объединенной группы, включающей особи в генеративном, субсенильном и сенильном возрастных состояниях. Также коэффициент рассчитывался для всех растений без выделения возрастных состояний.

Также в ЦП исследуемых трех видов закладывались трансекты на участках с оптимальными и пессимальными условиями обитания, при этом определялись плотность особей и онтогенетические спектры выявленных агрегаций первого и второго порядка.

### 3) *Современные математические методы*

Для изучения пространственной структуры применялись современные методы математической обработки данных с помощью  $K(r)$  функции Риппли (Ripley, 1976; Ripley, 1977) и построения карт локальной плотности с помощью метода бегущего или скользящего окна (moving window) (Bailey and Gatrell, 1995) на основе ядерных функций kernel (kernel function) (Silverman, 1986; Scott, 1992). Подробно перечисленные методы изложены в работах М. Б. Фардеевой (Фардеева, 2007, 2008, 2009а, 2009б, 2010, 2012, 2013). Ниже приводится описание последовательного использования метода построения и анализа  $K$ -функции.

$K(r)$  показывает среднее число особей, находящихся на расстоянии  $r$  от любой случайно выбранной особи. Для вычисления значения функции вокруг каждой особи условно очерчивают круг радиусом  $r$ , центр которого задается координатами местоположения особи, затем подсчитывают число особей, находящихся внутри окружностей и делят полученную сумму на произведение площади картированной площадки на плотность особей, находящихся в центре условных окружностей и плотность особей попавших в окружности. Для анализа пространственных закономерностей между расположением двух классов особей используется кросс-функция Рипли.

В случае полной пространственной случайности (complete spatial randomness, CSR) (Diggle, 1983), когда особи распределены в пространстве случайным образом и не наблюдаются их значительные скопления или стремления к регулярному расположению в пространстве, значение функции Рипли равно площади круга с радиусом, равным  $r$ :  $K_{csr}(r) = \pi r^2$ . По отклонению значений  $K(r)$  вычисленных для пространственного размещения особей на исследуемой площадке, от значений  $K_{csr}(r)$  ожидаемых при пространственной случайности, судят о пространственной агрегации или регулярности наблюдаемого расположения особей для данного радиуса. Превышение функции  $K(r)$  над  $K_{csr}(r)$  говорит о том, что на расстоянии  $r$  встречается больше особей, чем могло бы быть при их случайном распределении, что свидетельствует о наличии скоплений радиусом  $r$ . Если кривая функции  $K(r)$  проходит ниже значений  $K_{csr}(r)$ , это означает, что на расстоянии  $r$  было встречено меньше особей, чем могло бы быть при их случайном распределении, что свидетельствует о регулярности расположения точек, или их разрежении. Расстояния  $r$ , на

которых наблюдаются эти отклонения, называются размером (масштабом) наблюдаемого вида неоднородности (локусов повышенной или пониженной плотности особей).

Для удобства анализа результат представляют графически в виде функции  $L(r)-r$ , где  $L(r)=\sqrt{K(r)}/\pi$  (Besag, 1977), т.к. в случае полной пространственной случайности  $L_{CSR}(r)-r=0$  при любых расстояниях  $r$ .

Функция Рипли вычисляется в среде R с помощью пакета SPATSTAT (Baddeley, Turner, 2005).

Для оценки значимости наблюдаемых отклонений  $L(r)$  от  $L_{CSR}(r)$  используется метод симуляций Монте-Карло (Besag&Diggle, 1977), с помощью которого строится коридор огибающих, по смыслу близкий «коридору доверительных интервалов» для каждого расстояния  $r$ , но не являющийся им (рис.3).

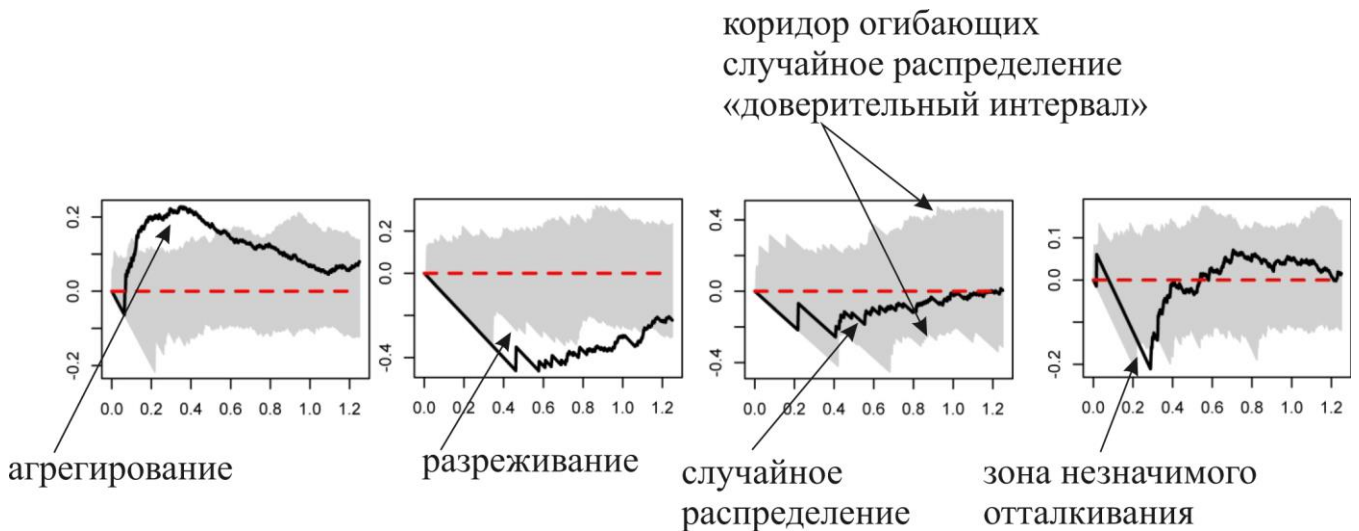


Рис.3. Графическая интерпретация функции Рипли (ось «x» – радиус в метрах, ось «y» изменение функции)

Согласно данному методу на изучаемой площади создаются  $m$  CSR симуляций пространственного распределения особей. Для каждого симулированного расстояния CSR распределения особей рассчитывается эмпирическое значение  $L_{CSR}(r)$  - огибающая. Для построения коридора берутся крайние значения  $L_{CSR}(r)$  для каждого расстояния  $r$ . Превышение функции  $L(r)$  над коридором огибающих свидетельствует о стремлении особей к группированию на данном расстоянии и наоборот (Фардеева, 2010, 2013).

Обработка данных в соответствии с вышеуказанными методами осуществлялись с помощью пакета spatstat языка R (version 3.0.3). Пример построения карт локальной плотности представлен на (рис. 4)

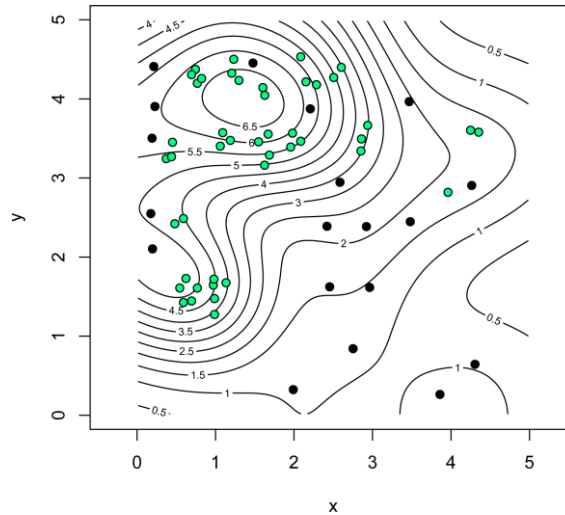


Рис.4. Пример карты локальной плотности.  
Площадь ценопопуляции 25 м<sup>2</sup>.

Изолинии плотностей особей с указанием значений плотности особей в агрегациях. Зеленые точки-прегенеративные особи, черные точки – объединенная группа генеративных, сенильных и субсенильных особей.

Для выявления особенностей пространственной структуры исследуемых видов выполнялась характеристика их фитогенного поля с помощью коэффициента напряженности (Кнфп) и коэффициента мощности фитогенного поля (Nфп). Коэффициент напряженности фитогенного поля демонстрирует, насколько совокупность минимальных фитогенных полей элементов больше площади ЦП. Мощность фитогенного поля показывает, как распределена биомасса ЦП по ее площади (Жукова, 2012). *Кнфп определяется по формуле*  $K_{нфп} = (\sum \kappa_i * s_i) / S$ , где:

$\kappa_i$  – количество особей в данной онтогенетической группе;

$s_i$  – средняя площадь минимального фитогенного поля особи данного онтогенетического состояния;

$S$  – площадь ценопопуляции.

*Nфп определяется по формуле*  $N_{фп} = (\sum \kappa_i * m_i) / (\sum \kappa_i * s_i)$ , где:

$\kappa_i$  – количество особей в данной онтогенетической группе;

$m_i$  – средняя масса особи данного онтогенетического состояния.

Определялась сопряженность исследуемых видов-доминантов с другими видами в исследуемых сообществах с помощью коэффициента средней квадратичной сопряженности Пирсона (С) (Василевич, 1969).

### *Анализ ценопопуляционных стратегий*

Оценка стратегий жизни видов растений осуществлялась по системе Раменского-Грайма, согласно которой, выделяется пять типов стратегий: виоленты, экотопические пациенты, фитоценотические пациенты, эксплеренты, фитоценотические эксплеренты (Grime, 1979; Grime at all., 1988). Также применялась классификация жизненных стратегий видов В. А. Черемушкиной (Черемушкина, 2001), выделяющая четыре типа видов с различной жизненной стратегией: конкурентные, реактивные, толерантные, толерантно-реактивные.

В ходе работ выполнялась гербаризация особей растений разных возрастных состояний по классической методике (Скворцов, 1977). Определение собранных растений проводилось с использованием региональных «Флор» и определителей (Ильин, 1936; Флора европейской части СССР, 1974-1996, 2001, 2004; Флора Нижнего Дона...1984, 1985; Флора Юго-Востока 1927-1936; Цвелев, 1976). Всего было собрано более 400 гербарных листов, изученных видов доминантов и сопутствующих видов. Собранный гербарий хранится на кафедре биологии ВолГУ (VOLSU); дубликаты собранных образцов переданы в гербарии Калмыцкого Государственного Университета (KSU) и Московского Государственного Университета (MW). Оригинальные рисунки выполнены на основе собранных гербарных образцов. В процессе проведения работ были изучены образцы исследуемых видов-доминантов, хранящихся в гербариях 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). Всего было проанализировано более 1000 гербарных листов. На основании изученных литературных материалов, проработанных гербарных коллекциях, а также собственных исследований выполнены оригинальные точечные карты ареалов *Halocnemum strobilaceum*, *Artemisia santonica*, *A. taurica* и сводный перечень существующих гербарных образцов данных видов, представленных в вышеуказанных фондах.

## ГЛАВА 4. ОСОБЕННОСТИ БИОЛОГИИ И ОНТОМОРФОГЕНЕЗА ИССЛЕДУЕМЫХ ВИДОВ

### 4.1. Особенности биологии и онтоморфогенеза сарсазана шишковатого (*Halocnemum strobilaceum* (Pall.) Vieb.

#### Особенности биологии *Halocnemum strobilaceum*

Сарсазан шишковатый (*Halocnemum strobilaceum* (Pall.) Vieb.), относится к семейству Маревые (*Chenopodiaceae*). Представляет собой полукустарник или небольшой сероватый кустарничек, способный к веткоукоренению; вегетативноподвижный хамефит, развивающий куртинки; облигатный галофит (Серебряков, 1962; Акопян, 2013). По степени галотолерантности вид относится к группе гипергалофитов, т.е. к видам, связанным с субстратами, в которых сумма солей в корнеобитаемом слое превышает 2,3 %. По отношению к кислотности почвы является базифилом (обитателем щелочных субстратов) (Акжигитова, 1982).

Годовалые побеги цилиндрические, сочные, членистые, с короткими цилиндрическими или почти булавовидными члениками и с супротивными стерильными, округлыми боковыми почками, долго не развивающимися и формирующими укороченные, супротивные цветоносные побеги. Листья мелкие, в виде супротивных почти щитковидных чешуек. Колосовидное цимозное соцветие состоит из трёхцветковых дихазиев. Цветки сидят как бы в кармашке. Околоцветник представлен продолговатыми, беловатыми, на верхушке сходящимися листочками (Ильин, 1936; Ломоносова, 1992; Ball, 1993; Hedge, 1997).

Относится к группе анемофильно-энтомофильно-автогамных растений. Сарсазан-длительновегетирующее растение. Отрастание начинается в середине мая, формирование генеративного побега происходит до июля, бутонизация – со второй половины июля, цветение-в конце июля или в августе, в течении 30-40 дней. Осыпание плодов в октябре. Характерен дневной тип цветения: цветки распускаются с 6-8 ч. утра и до конца дня, максимальное количество раскрывается в 9-11 ч. При температуре 20-23° и относительной влажности 50-55 %. Первыми



раскрываются цветки в нижней части побега. В дихазии никогда все три цветка сразу не распускаются. У сарсазана присутствует три типа распускания цветков: После окончания основного пыления начинается заметный рост рылец, в этот момент может произойти соприкосновение увядающей тычинки с растущим рыльцем, что может привести к самоопылению; первыми распускаются тычинки и после того как они отпылят начинают появляться рыльца; сначала появляются рыльца, развивающиеся до нормального состояния, тычинки появляются тогда когда рыльца еще не увяли. Развитие генеративной сферы и цветения происходит в течение 75-80 дней, образование и созревание плодов – 65-70 дней (Беспалова, 1965).

Во взрослом состоянии растение имеет побеги трех типов: вегетативные, генеративные и переходные. Все побеги монокарпические и моноциклические (Беспалова, 1959).

Вегетативные побеги выполняют функцию ассимиляции. В конце вегетационного сезона часть их отмирает до самого основания, где располагаются 2 спящие почки, а часть одревесневает (Беспалова, 1959).

На генеративных побегах в июне развиваются вторичные укороченные генеративные побеги, на которых в пазухах чешуевидных листьев развиваются цветки; верхушечная почка также формирует соцветие. Под вторичными веточками закладываются боковые почки. После плодоношения верхняя часть побега длиной 1-1,5 см, а также все боковые побеги отмирают. На следующий год генеративный побег одревесневает, в рост трогаются боковые почки (Беспалова, 1959).

Переходные побеги внешне практически не отличаются от генеративных, но на них в меньшей степени осуществляется симподиальное формирование вегетативных укороченных побегов. Под цветочными побегами не закладываются боковые почки. После плодоношения переходные побеги почти полностью отмирают, остается только базальная часть с 2-4 спящими боковыми почками (Беспалова, 1959; Серебрякова, 2006).

Корневая система у молодых растений стержневая. При дальнейшем развитии в генеративном периоде в процессе вегетативного размножения плагиотропными укореняющимися побегами развивается эпигеогенное корневище. В постгенеративном

периоде главный корень отмирает и остается только система придаточных корней на корневищах.

Надземная часть, особенно молодые побеги, содержит различные органические кислоты (лимонную, щавелевую), алкалоиды и другие азотсодержащие соединения, сапонины, щелочные соли и другие вещества (Васина, 1972; Растительные ресурсы, 1985).

В состав растения входят вещества фенольной природы, такие как фенолкарбоновые кислоты, флавоноиды, обуславливающие его высокую аллелопатическую активность (Симагина, 2000; 2001а; 2001б; 2003а; 2003б; 2003в; 2004а; 2004б; 2004в; 2008). Их содержание в надземной части растения в два раза выше, чем в подземной. Там же были обнаружены тритерпеновые гликозиды, связанные с сахарами (Симагина, 2008). Высокий аллелопатический потенциал растения стимулируется экстремальными условиями обитания (недостаток микро- и макро элементов, избыток засоляющих ионов) (Симагина, 2009). В наземных частях сарсазана содержатся четыре кумарина: кумарин, гидрокси-3-метилкумарин, ореоселон, геракленин.

*Halocnemum strobilaceum* произрастает в аридных регионах Средиземноморья, Малой, Средней и Центральной Азии; на севере достигает Причерноморья, Северного Кавказа, Нижней Волги и юга Западной Сибири (Ильин, 1936; Ломоносова, 1992; Hedge, 1997) (прил. 1).

Южносибирские популяции вида занесены в Красные книги Омской области и Республики Тува (Красная книга..., 1999; Нефедов, 2003).

Популяции этого вида поселяются на пухлых солончаках, такырах, морских побережьях в степной и пустынной зонах (Ильин, 1936; Кормовые растения сенокосов..., 1956). Сообщества сарсазана относятся к классу *Salicornietea fruticosae* Br.-Bl. Et Tx ex de Bolos y Vayreda 1950, подклассу *Kalidienea Golub, Rukhlenko, Sokoloff 2001*, базальному сообществу *Halocnemum strobilaceum* [Kalidienea], ассоциации *Halocnemum strobilaceae* Тора 1939 (Рухленко, 2011).

### **Особенности онтогенеза *Halocnemum strobilaceum***

В ходе работ было выделено 10 возрастных состояний: семена (*se*) проростки (*p*), ювенильные (*j*), имматурные (*im*), виргинильные (*v*), молодые генеративные (*g<sub>1</sub>*), средневозрастные генеративные (*g<sub>2</sub>*), старые генеративные (*g<sub>3</sub>*), субсенильные (*ss*),

сенильные (s) (Работнов,1950; Уранов,1975; Онтогенетический атлас...,1997) (рис.5) (прил. 2).

**СЕМЕНА** вертикальные, овальные, сжатые, по одному краю пупырчатые (Ломоносова, 1992.). Ширина составляет 0,5 мм, длина 0,7 мм.

**ПРОРОСТКИ** характеризуются наличием одного зеленого сочного членистого моноподиально нарастающего укороченного вегетативного побега, диаметром от 3 до 5 мм, в длину не превышающего 5 см. Корневая система представлена главным корнем диаметром 1 мм и длиной около 10 см. Боковые корни развиты слабо их длина не превышает 0,5 см. Календарный возраст – 1 год.

**ЮВЕНИЛЬНОЕ** состояние представлено одним симподиальным одревесневшим побегом, на котором формируются сочные зеленые моноподиальные укороченные вегетативные побеги второго порядка. Размер растения варьирует в пределах от 5 до 8 см. Главный корень увеличивается в размерах до 20 см, длина боковых корней составляет 0,5-0,8 см. Календарный возраст – 1 год.

**ИММАТУРНОЕ СОСТОЯНИЕ.** Побеги прошлого года одревесневают, в результате симподиального нарастания формируются моноподиальные укороченные вегетативные побеги третьего порядка. Верхушечная почка у большинства прошлогодних побегов отмирает. Размеры надземной части достигают 10 см. Интенсивно развиваются боковые корни длиной до 5 см. Календарный возраст – от 1 до 3 лет.

**ВИРГИНИЛЬНОЕ СОСТОЯНИЕ.** Высота растения около 15 см. Зеленые годичные побеги - только укороченные вегетативные. В дальнейшем происходит их симподиальное нарастание. Диаметр куста составляет около 20 см. Боковые корни вырастают в длину до 10 см, а главный корень - до 30 см в длину и до 4 мм в диаметре. Календарный возраст колеблется от 1 года до 5 лет.

**МОЛОДОЕ ГЕНЕРАТИВНОЕ СОСТОЯНИЕ.** Высота растения более 15 см. Диаметр куста составляет около 30 см. Характерно наличие трех типов укороченных побегов: вегетативные, генеративные, переходные. Усиливается ветвление боковых корней. Календарный возраст 1-4 года.

**СРЕДНЕВОЗРАСТНОЕ ГЕНЕРАТИВНОЕ СОСТОЯНИЕ.** Растение интенсивно ветвится и, составляет в диаметре более 30 см. Формируется большое количество

генеративных побегов. Данному онтогенетическому состоянию свойственно явление нормальной партикуляции, представляющей собой одну из форм вегетативного размножения (Новиков, 1943; Работнов, 1969). Отмечается полегание ветвей, приводящее к их укоренению, что является причиной образования эпигеогенных корневищ. Таким образом, корневая система представляет собой хорошо развитый утолщенный главный корень диаметром около 0,5 см с ветвящимися боковыми корнями длиной более 30 см, а также систему придаточных корней корневища. Календарный возраст – около 5 лет.

**СТАРОЕ ГЕНЕРАТИВНОЕ СОСТОЯНИЕ** Для этого состояния характерны процессы сенильной партикуляции (Работнов, 1969), приводящие к отмиранию части побегов в центре куртины и образованию партикул диаметром 15 см. На партикулах формируются вегетативные и генеративные побеги. Корневая система представлена придаточными корнями длиной около 15 см главный корень начинает разрушаться. Календарный возраст от 1 до 2 лет.

**СУБСЕНИЛЬНОЕ СОСТОЯНИЕ** Центральная часть куста продолжает разрушаться, на старых партикулах диаметром около 20 см. формируются вегетативные побеги. Корневая система представлена придаточными корнями длиной около 10 см. Календарный возраст – 1-2 года.

**СЕНИЛЬНОЕ СОСТОЯНИЕ.** Центральная часть куста полностью отмирает, образуются отдельные партикулы, не способные к образованию генеративных побегов. Формирование вегетативных побегов также прекращается. Главный корень разрушается, остается только система придаточных корней длиной примерно 20 см. Календарный возраст составляет 1-2 года.

Продолжительность каждого онтогенетического состояния зависит от конкретных условий обитания. Онтогенез отдельной особи колеблется от 10 до 20 и более лет.

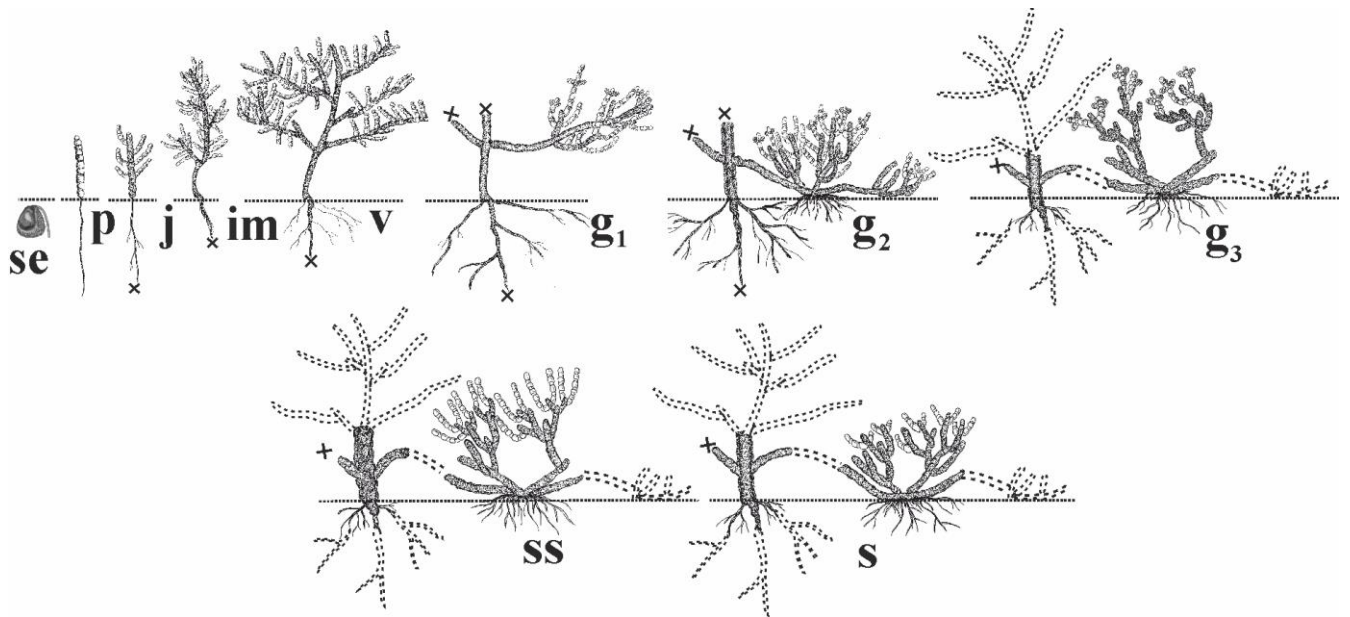


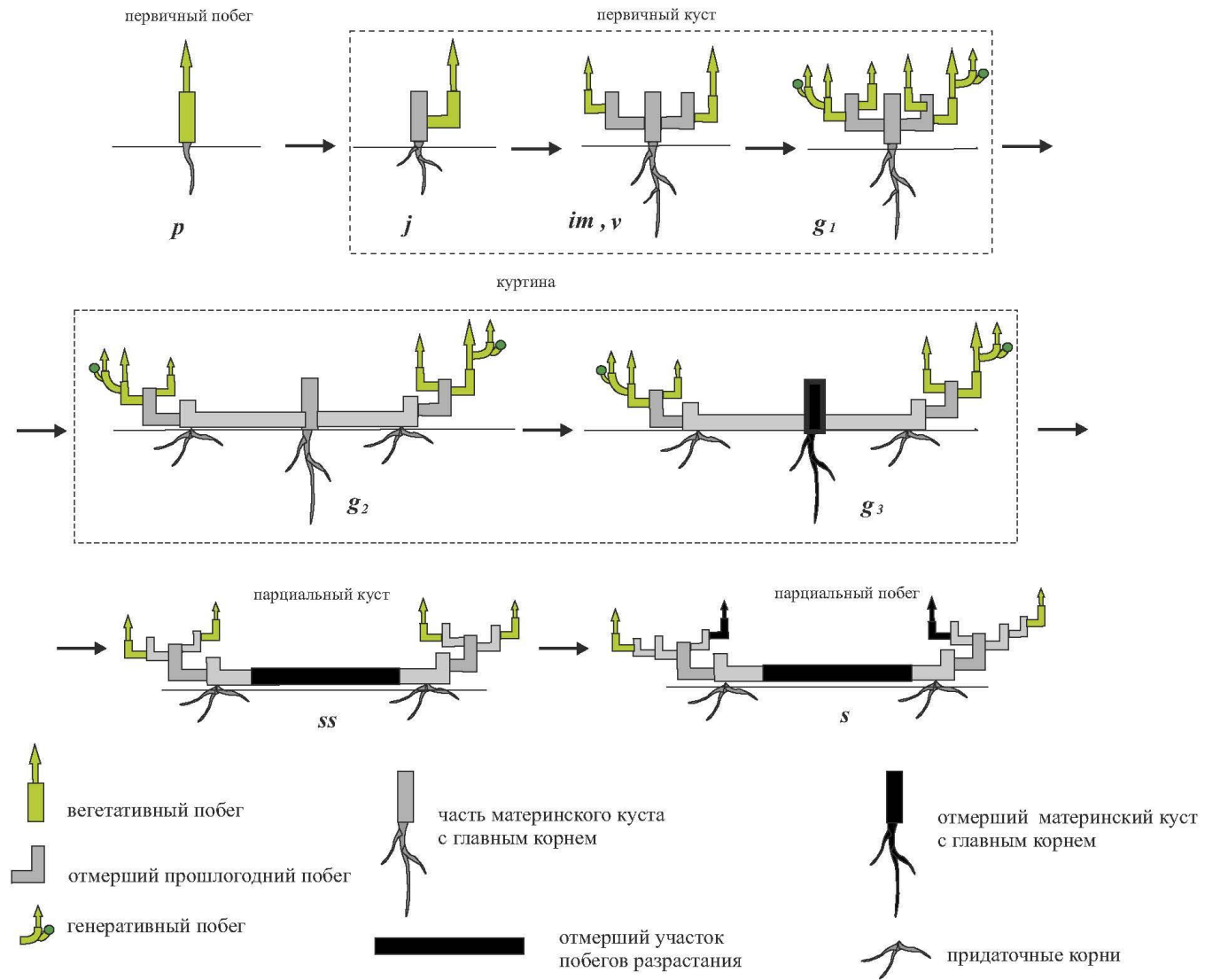
Рис. 5. Онтогенетические состояния *H. strobilaceum*

### Особенности морфогенеза *Halocnemum strobilaceum*

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<sub>1</sub>*), куртина (*g<sub>2</sub>*, *g<sub>3</sub>*), парциальный куст (*ss*), парциальный побег (*s*) рис.6. Фаза первичного побега (*p*) характеризуется наличием вегетативного моноподиально нарастающего побега и главного корня. Фаза первичного куста (*j*, *im*, *v*, *g<sub>1</sub>*) начинается с момента симподиального нарастания вегетативных моноподиальных побегов, при этом происходит отмирание прошлогодних побегов, корневая система представлена главным и боковыми корнями. Далее происходит формирование вегетативных, генеративных и переходных побегов, а также интенсивное нарастание боковых корней.

Образование куртины (*g<sub>2</sub>*, *g<sub>3</sub>*) отмечается на этапе полегания и укоренения ветвей сарсазна с образованием дополнительной системы придаточных корней. Укоренившиеся кусты образуют вегетативные и генеративные побеги. В конце фазы происходит отмирание побегов и главного корня материнского куста, начинается частичное разрушение связей между кустами.

Парциальные кусты (*ss*) формируются при полном разрушении связей между кустами куртины, на которых после партикуляции образуются только вегетативные побеги (рис.6). Фаза парциального побега (*s*) характеризуется отмиранием побегов и практически полным прекращением ветвления, остается часть придаточных корней.

Рис. 6. Схема морфогенеза *H. strobilaceum*

## 4.2. Особенности биологии и онтоморфогенеза полыни сантонийской (*Artemisia santonica* L.)

### Особенности биологии *Artemisia santonica*

Полынь сантонийская (*Artemisia santonica* L.) является представителем семейства сложноцветные (*Asteracea*), подрода *Seriphidium*.

Полынь сантонийская относится к группе стержнепридаточнокорневых прямостоячих корнеотпрысковых полукустарничков с базисимподиальным возобновлением и моно-, дициклическими ортотропными удлинненными монокарпическими побегами (Безр, 2005). Является гликогалофитом (соленепроницаемым галофитом) (Симагина, 2006).

Общее соцветие – широкая развесистая метелка из корзинок, в корзинке развивается 3-4 цветка (Филатова, 1966; Филатова, 1986); корзинки на коротких ножках, поникающие (Филатова, 1984). В изученных ценопопуляциях *A. santonica* наблюдалось наличие двух морфологических форм, отличающихся поникающими и вверх торчащими корзинками синфлоресценции (рис. 7). Это явление подтверждается и наблюдениями Б. А. Келлера, который описывал две формы у *A. salina* Willd.: var. *nutans* Kell – ветви соцветия и цветоножки поникающие; var. *erecta* Kell. – корзинки и верхушки ветвей общего соцветия обращены вверх (Келлер, 1936). Согласно современным представлениям растение, произрастающее на солончаковых лугах Юго-Востока европейской России, следует именовать *A. santonica* L. (*A. salina* auct. non Willd.) (Леонова, 1994, с. 171).

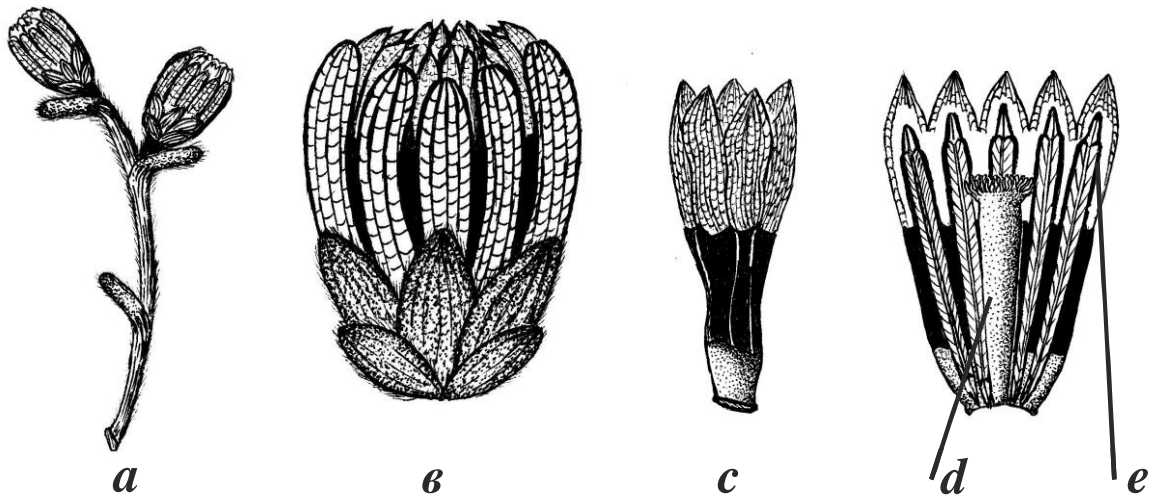


Рис.7. Морфологические особенности синфлоресценции, соцветия и цветка

*A. santonica*

*a*- синфлоресценция с прямостоячими корзинками var. *erecta* Kell,

*b*-соцветие, *c*-цветок, *d*-пестик, *e*-тычинки.

Листья *A. santonica* в очертаниях продолговатые или узкопродолговатые, с 3-7 первичными сегментами (Филатова, 1984).

Особенности строения прикорневого, стеблевого и присоцветного листьев *A. santonica* представлены на рис. 8.

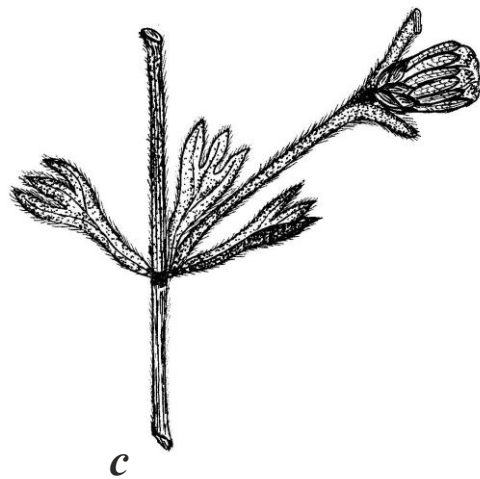


Рис.8. Особенности морфологического строения листьев *A. santonica*

*a*-прикорневой лист, *b*-стеблевой лист, *c*-присоцветный лист.



Плод полыни - псевдомонокарпный, паракарпный, орешковидный (семянка) (Поляков, 1967). Особенности морфологического строения плода представлены на рис.9.

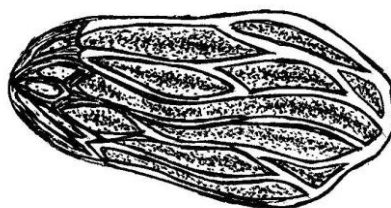


Рис.9. Особенности морфологии плода *A. santonica*

Листья, стебли, цветоносы и корни *A. santonica* содержат аллелопатические вещества, наибольшей активностью обладают листья и корни. Поступление водорастворимых веществ в среду фитоценоза происходит путем вымывания при выпадении атмосферных осадков или при выделении растением (секреции) на поверхность органов и дальнейшем смывании туманом, дождем и др. (Einhellig, 1986; Рощина, 1989; Hansen-Quartey, 1998; Симагина, 2006).

Листья содержат ингибиторы роста полифенольной природы, флавоноиды, альдегиды (Putnam, 1986; Рощина, 1989; Симагина, 2006). Также надземные органы содержат летучие аллелопатические вещества, такие как, эфирное масло, состоящее из пинена, цинеола, мирцена, цимола, спиртов, фенолов (фенолы, флавоны, флавонолы, флаваны, халконы, стилбены) (Симагина, 2006).

Полынь сантонийская размножается семенами, также в ходе полевых работ нами были отмечены особи, размножающиеся вегетативным способом за счет укоренения стелящихся одревесневших побегов. Укоренившиеся стелющиеся побеги способны к последующему расчленению и образованию отдельных особей. При наличии свободного пространства вокруг генеративного растения ( $g_1-g_3$ ) отмечалось размножение корневыми отпрысками, которые формировали новые молодые особи, связанные с материнским растением.

Сходные процессы вегетативного размножения у *A. santonica* наблюдала З. Г. Беспалова (1956, 1960, 1965, как *Artemisia salina* Kell. s. l.). В связи с наличием аллелопатических свойств у *A. santonica* (Симагина, 2006, 2008) семенное размножение наблюдалось преимущественно или по краю ценопопуляции, или на

склонах катены. По-видимому, именно в условиях дренажа, обуславливающего вымывание из почвы выделяемых растением фенольных соединений, семена прорастают с наибольшей степенью вероятности.

### Особенности онтогенеза *Artemisia santonica*

Изученный жизненный цикл *A. santonica* включает три онтогенетических периода (прегенеративный, генеративный, постгенеративный) и девять возрастных состояний: семена (*se*), проростки (*p*), ювенильные (*j*), имматурные (*im*), виргинильные (*v*), молодые генеративные (*g<sub>1</sub>*), средневозрастные генеративные (*g<sub>2</sub>*), старые генеративные (*g<sub>3</sub>*), сенильные (*s*) (рис. 10) (прил. 3).

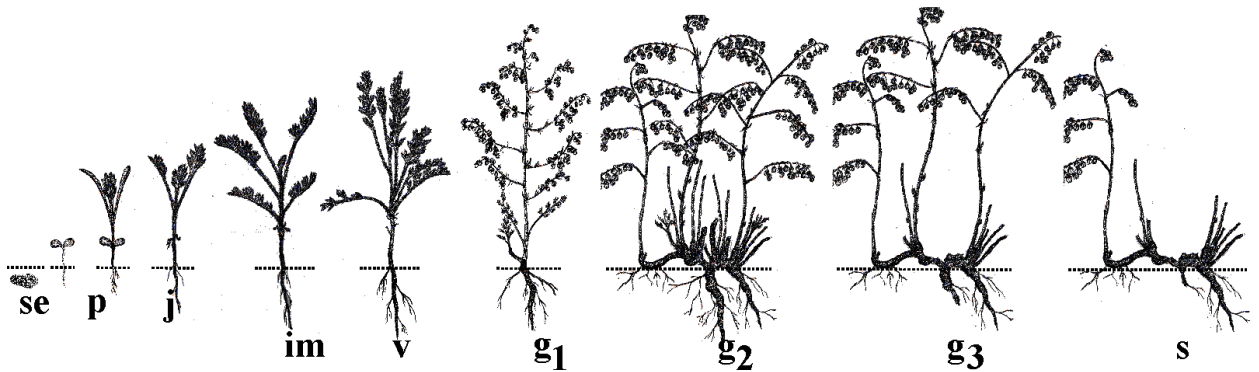


Рис. 10. Онтогенетические состояния *A. santonica*

**СЕМЕНА** Согласно проведенным замерам средняя длина семени составляет 0,17 мм, ширина - 0,08 мм, масса - 0,00033 мг.

**ПРОРОСТКИ** представлены травянистым побегом, не превышающим 5 см, с фрагментами семядолей, с 2-3 перисто-рассеченными листьями. Корневая система представлена главным корнем около 6-7 см длиной.

**ЮВЕНИЛЬНОЕ СОСТОЯНИЕ** характеризуется наличием одревесневшей части у основания побега, размер растения составляет 5-10 см, количество листьев 5-6. Появляются боковые корни, размер главного корня увеличивается до 10 см.

**ИММАТУРНОЕ СОСТОЯНИЕ** отличается большей степенью ветвления, с 7 перисто-рассеченными листьями, размер особи, может достигать 15 см. Главный корень более 10 см.

#### **ВИРГИНИЛЬНОЕ СОСТОЯНИЕ**

Размер растения изменяется в пределах от 15 до 20 см, одревеснение достигает четвертой части побега. Количество листьев составляет 8-10. Увеличивается количество боковых корней.

**МОЛОДОЕ ГЕНЕРАТИВНОЕ СОСТОЯНИЕ** Размер растения достигает 20-25 см, отмечается наличие большого числа соцветий. Корень в диаметре достигает около 5 мм, отмечается сильное ветвление боковых корней.

**СРЕДНЕВОЗРАСТНОЕ ГЕНЕРАТИВНОЕ СОСТОЯНИЕ** характеризуются наличием нескольких цветущих побегов, у основания развита система одревесневших побегов прошлых лет. Главный корень достигает до 1 см в диаметре, боковые корни хорошо развиты в диаметре до 5 мм. Характерным признаком данного возрастного состояния является наличие стелющихся укореняющихся побегов, с образованием системы придаточных корней.

**СТАРОЕ ГЕНЕРАТИВНОЕ СОСТОЯНИЕ** Для растения свойственно явление нормальной партикуляции, приводящее к частичному распаду растения. У партикул отмечается наличие системы побегов прошлых лет, 1-2 генеративных побега. Увеличивается количество укореняющихся полегающих побегов. Главный корень не выражен, боковые корни сильно разветвлены.

**СЕНИЛЬНОЕ СОСТОЯНИЕ** У особи преобладают процессы отмирания, генеративные и вегетативные побеги практически полностью отсутствуют. Для данного состояния характерно явление сенильной партикуляции, приводящее к отмиранию центральной части куста, и образованию партикул, не способных к образованию генеративных, а затем и вегетативных побегов. Полное и неполное разделение растения на партикулы вследствие отмирания отдельных частей или целых органов в связи с завершением цикла развития, называется также некротической партикуляцией (Басагин, Горовой, 1972; Нухимовский, 1973).

Продолжительность прегенеративного периода ( $p, j, im, v$ ) составляет четыре года. Генеративный период может быть оценен приблизительно в шесть, и более лет. Постгенеративный период может продолжаться один-два и более лет. Общая продолжительность жизненного цикла *A. santonica* может быть оценена ориентировочно в десять и более лет.

В старом генеративном возрастном состоянии ( $g_3$ ) у *A. santonica* наблюдались явления сенильной и нормальной партикуляции. Сенильная партикуляция происходит при старении растения и приводит к образованию самостоятельных недолгоживущих сенильных особей (Работнов, 1969). Нормальная партикуляция, согласно ряду авторов (Новиков, 1943; Работнов, 1969), является одной из форм вегетативного размножения, выполняет функцию механизма приспособления к условиям среды обитания и приводит к некоторому омоложению растения.

### **Особенности морфогенеза *Artemisia 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 ( $s$ ) (рис.11).

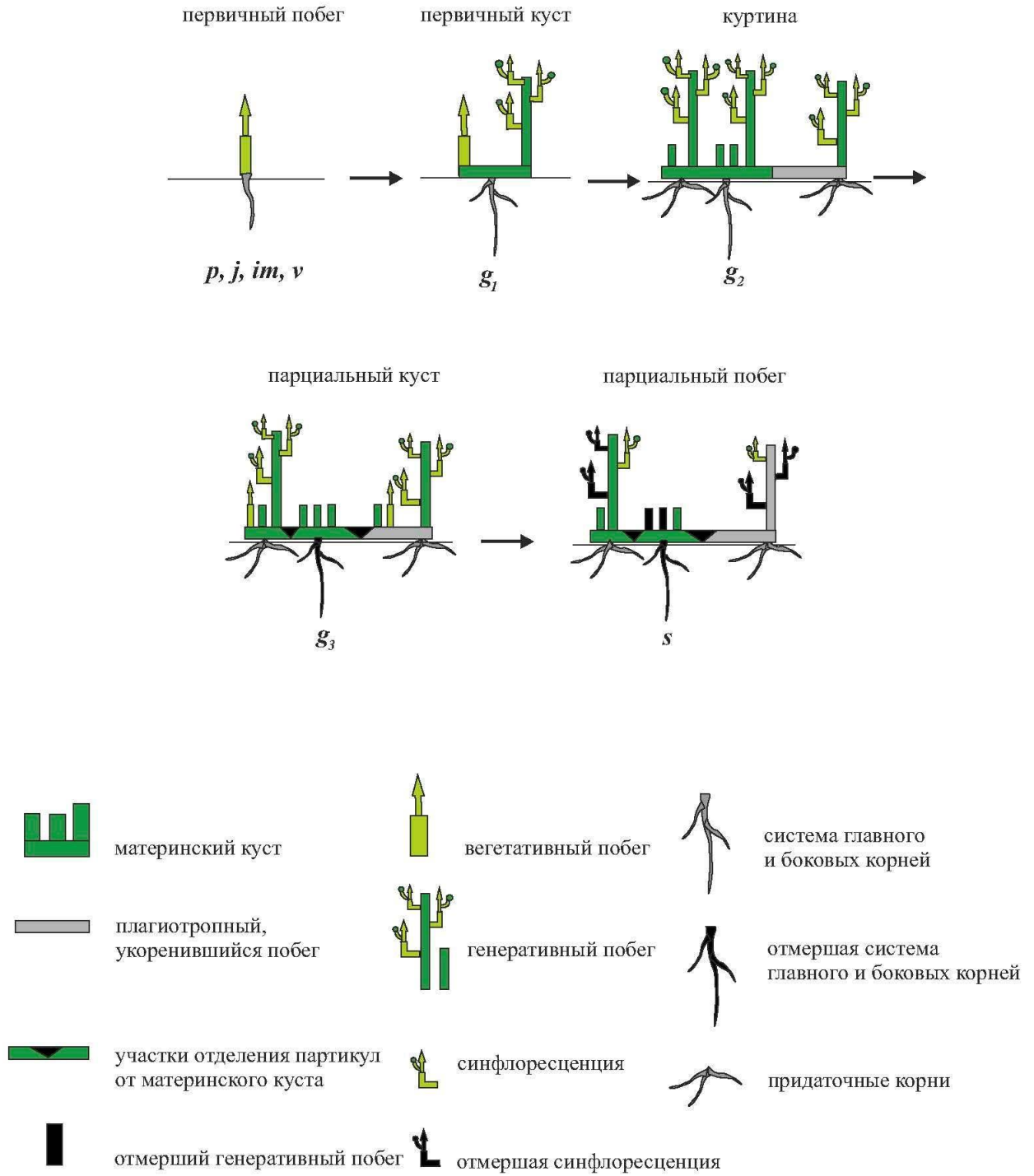
Фаза первичного побега начинается с момента прорастания семени ( $p$ ), далее происходит формирование вегетативного моноподиально нарастающего побега, на котором постепенно увеличивается количество листьев ( $j, im, v$ ). Корневая система представлена главным и боковыми корнями.

Во время фазы первичного куста ( $g_1$ ) отмирает вегетативный побег, на месте которого образуется генеративный побег, также происходит нарастание вегетативных побегов в базальной части куста. Корневая система представлена главным и боковыми корнями.

Фаза куртины ( $g_2$ ) характеризуется укоренением плагиотропных побегов, кроме того, начинается обособление части материнского куста с образованием придаточных корней. Главный и боковые корни сохраняются.

При прохождении фазы парциального куста ( $g_3$ ) происходит разрушение связей между обособляющимися партикулами и отмирающим материнским кустом. На партикулах происходит формирование вегетативных и генеративных побегов. Корневая система состоит из придаточных корней.

Фаза парциального побега ( $s$ ) представлена партикулами, на которых прекращается нарастание побегов, происходит отмирание синфлоресценций, центральная часть куста полностью разрушается. Корневая система придаточная.

Рис. 11. Схема морфогенеза *Artemisia santonica*

### 4.3. Особенности биологии и онтоморфогенеза полыни крымской

(*Artemisia taurica* Willd.)

#### Особенности биологии *Artemisia taurica*

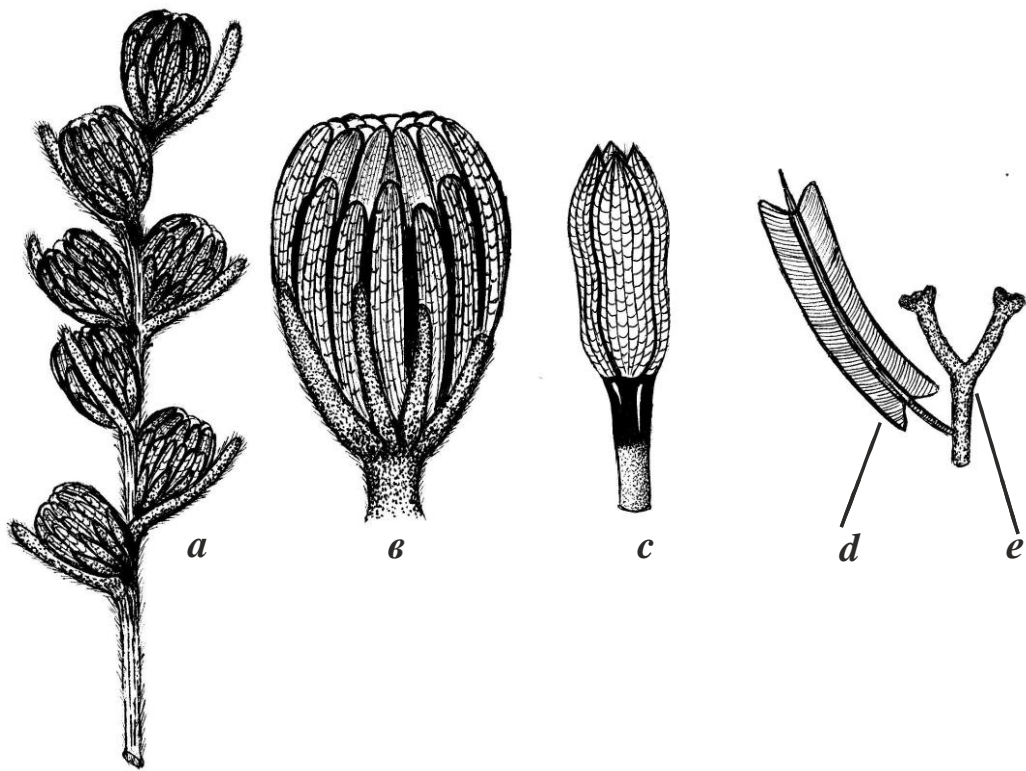
Полынь крымская (*Artemisia taurica* Willd.) - представитель семейства Сложноцветные (*Asteracea*), подрода *Seriphidium*.

Данный вид распространен на Крымском полуострове, в Предкавказье, Прикумском районе, Дагестане, Ергенях, низовьях рр. Терека и Кумы (Левина, 1952). Также распространен в Ногайской степи, встречается на каштановых и светлокаштановых солонцеватых и солончаковатых почвах (Беспалова, 1960; Левина, 1963) (прил. 1).

Полынь крымская относится к группе стержнекорневых каудексовых травянистых поликарпиков с моноциклическими косовертикальными удлиненными полурозеточными монокарпическими побегами. Иногда в литературных источниках у данного вида отмечается наличие многочисленных укороченных бесплодных побегов, которые вместе с плодущими стеблями образуют небольшую рыхлую дерновинку (Филатова, 1966), или развитие укороченных вегетативных побегов, заканчивающихся розеткой листьев (Буданова, 1976). Однако, в ходе наблюдений, осуществляемых в природных местообитаниях, нами было зафиксировано наличие у *A. taurica* лишь моноциклических побегов, и поэтому у нее не отмечалось развитие розеток дициклических побегов, формирующих характерную жизненную форму как у *A. lerchiana* и *A. santonica*. К сходным результатам в своих работах пришли и другие авторы, изучавшие морфологию *A. taurica* (Левина, 1952; Филатова, 1966; Беэр, 2005).

Корневая система молодых кустов стержневая с хорошо выраженным главным корнем. У старых и партикулирующих кустов корень отмирает. Корни достигают глубины 50-60 см. Осенью и весной, в период повышенной влажности возможно появление эфемерных корней, которые в сухой период опадают (Мокеева, 1945; Беспалова, 1960).

Флоральной единицей полыни крымской служит одиночная корзинка. При описании структурных особенностей генеративных побегов выделяют фрагмент синфлоресценции – кисть из корзинок (Безр, 2005). Венчики цветков в момент цветения лиловые или желтые, число цветков в корзинке составляет (4) 6-8, в отличие от *A. santonica*, в соцветии которой развивается лишь 3-4 цветка (Габриэлян, 1986; Филатова, 1966, 1986). Данный вид характеризуется наличием двух форм соцветий с поникающими и прямостоячими корзинками (Куваев, 1971; Безр, 2005). Морфологические особенности соцветия и цветка *A. taurica* представлены на рис. 12.



*a*- синфлоресценция с прямостоячими корзинками,  
*в*-соцветие, *с*-цветок, *д*-тычинка, *е*-пестик.

Рис.12. Морфологические особенности синфлоресценции, соцветия и цветка  
*A. taurica*

Листья *A. taurica* в очертаниях яйцевидные, с 3-7 первичными сегментами (Габриэлян, 1986). Особенности морфологии листьев *A. taurica* представлены на рис. 13.

В литературных данных приводятся сведения, о том, что *A. taurica* размножается только семенами, в угнетенном состоянии у растения могут



образовываться корневые отпрыски, наличие которых, тем не менее, не приводит к вегетативному размножению, партикуляция, также не выполняет функцию вегетативного размножения (Беспалова, 1960). Однако, согласно нашим исследованиям, у данного вида было отмечено явление нормальной партикуляции, приводящее к вегетативному размножению (Новиков, 1943; Работнов, 1969). *A. taurica ex situ* успешно размножается черенкованием (Чуниховская, 2007).

По характеру водного питания *A. taurica* относится к омброфитам (Бейдеман, 1954).

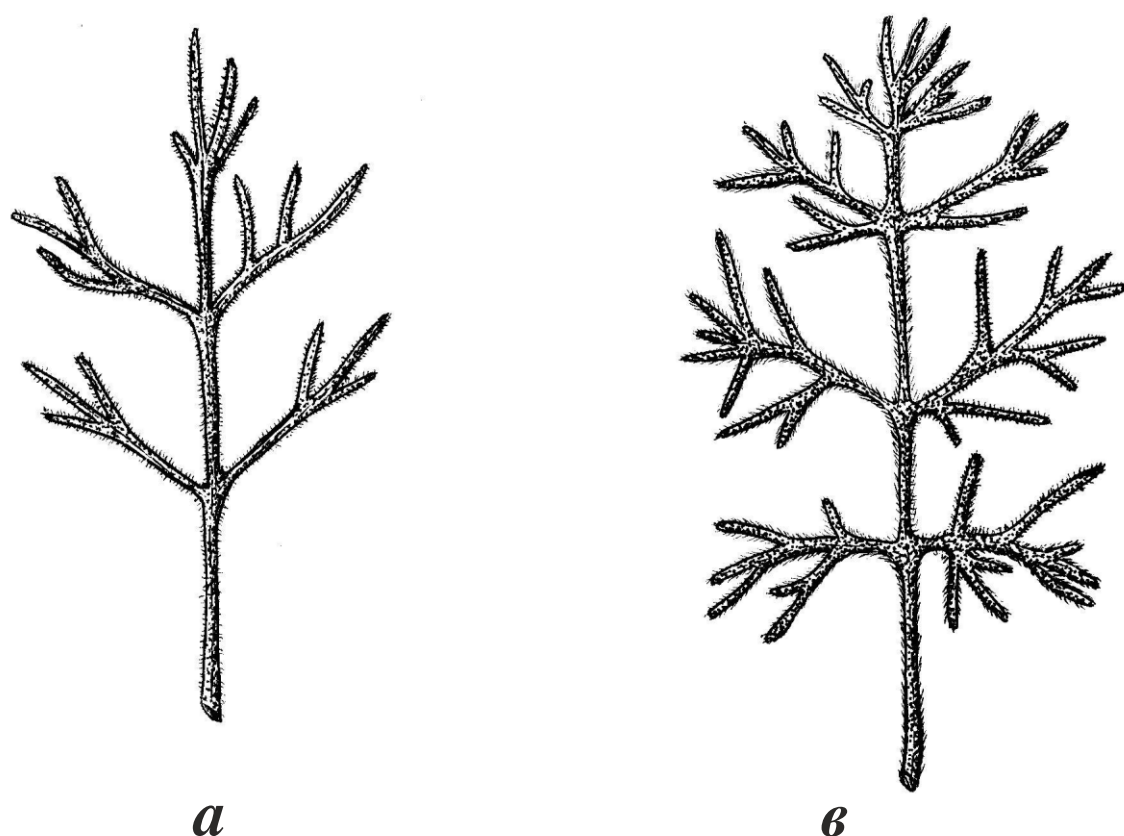


Рис.13. Особенности морфологического строения листьев *A. taurica*

*a* – стеблевой лист, *в* – прикорневой лист

#### **Особенности онтогенеза *Artemisia taurica***

Жизненный цикл *A. taurica* включает три онтогенетических периода (прегенеративный, генеративный, постгенеративный) и 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 ( $s$ ) (рис. 14) (прил. 4).

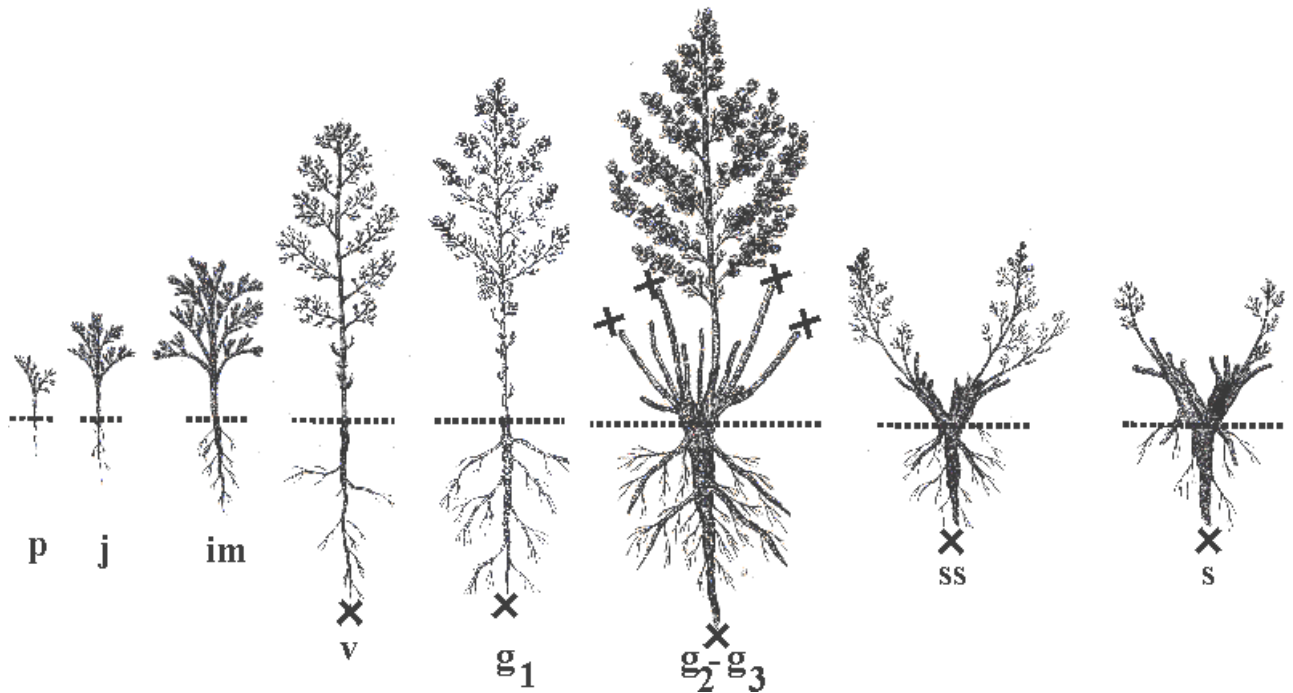


Рис. 14. Онтогенетические состояния *A. taurica*

**ПРОРОСТКИ** представлены травянистым побегом, не превышающим 5 см, с 1-3 перисто-рассеченными листьями. Размер главного корня составляет до 5 см.

#### ЮВЕНИЛЬНОЕ СОСТОЯНИЕ

Размер растения составляет 5-8 см, характеризуется наличием 5-7 листьев. Длина главного корня составляет более 5-10 см.

#### ИММАТУРНОЕ СОСТОЯНИЕ

Размер растения составляет до 10 см, характеризуется наличием более 7 листьев. Длина главного корня составляет более 10 см, появляются боковые корни.

#### ВИРГИНИЛЬНОЕ СОСТОЯНИЕ

Размер растения составляет до 15 см, характеризуется наличием одного вегетативного побега. Количество листьев 8 и более. Длина главного корня составляет более 10 см, появляется система боковых корней.

В 2010 году фиксировались все возрастные состояния прегенеративного периода ( $p, j, im, v$ ) продолжительность каждого можно оценить в один год; прегенеративный период, таким образом, длился четыре года.

#### МОЛОДОЕ ГЕНЕРАТИВНОЕ СОСТОЯНИЕ

Размер растения составляет 15-20 см, характеризуется наличием одного генеративного побега. Длина главного корня составляет более 10 см, боковые корни сильно разветвлены.

#### СРЕДНЕВОЗРАСТНОЕ И СТАРОЕ ГЕНЕРАТИВНОЕ СОСТОЯНИЕ

Средневозрастное генеративное и старое генеративное состояния на собранном материале различить не представляется возможным, поэтому они были объединены в средневозрастное-старое генеративное ( $g_2- g_3$ ) возрастное состояние.

Размер особи более 20 см, количество генеративных побегов 6 и более. Главный корень в диаметре более 5 мм, длиной более 15 см, хорошо развит каудекс, диаметром 20 мм.

Календарный возраст генеративного периода может быть оценен в три-шесть, и более лет.

#### СУБСЕНИЛЬНОЕ СОСТОЯНИЕ

Субсенильное состояние ( $ss$ ) характеризуется наличием нормальной партикуляции куста, сопровождающейся отмиранием части побегов, но с сохранением возможности формирования у отдельных партикул генеративных монокарпических побегов. Длится возрастное состояние два-три года.

#### СЕНИЛЬНОЕ СОСТОЯНИЕ

Сенильное возрастное состояние ( $s$ ) характеризуется наличием сенильной партикуляции, сопровождающейся образованием партикул, неспособных формировать генеративные структуры. Вегетативные побеги длиной 10 см, развиты плохо. Большая часть главного корня отмирает. Постгенеративный период может продолжаться один-два и более лет.

Наблюдения в природе показывают, что длительность каждого возрастного состояния может колебаться в значительной степени в зависимости от климатических условий конкретного года.

Таким образом, общая продолжительность жизненного цикла *A. taurica* может быть оценена в семь-семнадцать лет. Широкий временной диапазон максимальной и минимальной продолжительности жизни онтогенеза полыни крымской свидетельствует о высокой пластичности вида и его значительных адаптационных возможностях.

В условиях антропогенного стресса связанного с интенсивным выпасом скота, которое привело к уплотнению, высушиванию почвенного покрова, а также к вытаптыванию и скусыванию большей части взрослых особей, наблюдалось зацветание виргинильных (*v*), имматурных (*im*) и даже ювенильных особей (*j*) (рис. 15).

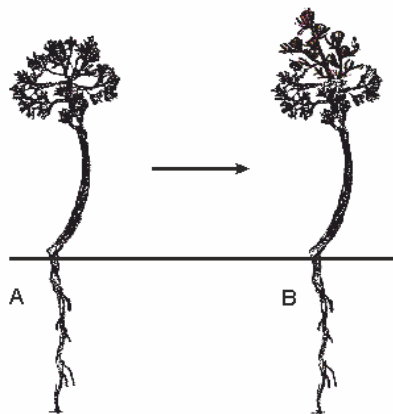


Рис. 15. Схема перехода имматурной особи (*im*) в генеративное состояние в конце вегетационного сезона 2011 г. *a* - вегетирующая имматурная (*im*) особь;  
*в* - зацветающая имматурная (*im*) особь

Переход к генеративному периоду выражается в формировании на моноциклическом побеге многочисленных одиночных корзинок, образующих синфлоресценцию (Бэер, 2005).

По литературным данным неотения является следствием неблагоприятных условий обитания. Так И.Т. Васильченко (Васильченко, 1965), наблюдал частые случаи неотении у эфемеров в сухие весны и считал, что они обусловлены неблагоприятными условиями.

Неотенические формы у сорных видов считаются приспособительной реакцией на неблагоприятные условия среды (Колев, 1960; Поленов, 1960; Фисюнов, 1968; Кондратюк, 1980; Бурда, 1991).

К сокращению онтогенеза приводит воздействие абиотических факторов (засуха, высокие дозы минеральных удобрений, влияние гербицидов) и биотических факторов (внутривидовая и межвидовая конкуренция) (Жукова, 2001a).

Подобное явление неотенизации наблюдается и у других видов полыней подрода *Seriphidium* Bess. Например, Б.А. Келлер наблюдал зацветание проростков полыни черной (*Artemisia pauciflora* Web.) в благоприятных условиях искусственного выращивания (Keller, 1930). Возможно, что явление неотенизации встречается и среди других полыней этого подрода.

Наблюдаемый процесс «пропуска» отдельных возрастных состояний можно интерпретировать как поливариантность этапов онтогенеза (Жукова, Комаров, 1990; Altesor, 1994; Melville, 1976; Поливариантность развития..., 2006).

### **Особенности морфогенеза *Artemisia taurica***

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 ( $s$ ) (рис.16).

Фаза первичного побега начинается с момента прорастания семени ( $p$ ), далее происходит формирование вегетативного моноподиально нарастающего побега, на котором постепенно увеличивается количество листьев ( $j, im, v$ ), следующим этапом является образование генеративного побега с формированием синфлоресценций ( $g_1$ ). Корневая система представлена главным и боковыми корнями.

Фаза первичного куста ( $g_2-g_3$ ) характеризуется многократным ветвлением первичного побега в его базальной части, прошлогодние побеги отмирают. Корневая система представлена главным и боковыми корнями.

Кустящаяся партикула ( $ss$ ) характеризуется разделением первичного куста на партикулы, способные образовывать генеративные побеги. Практически полностью

отмирает материнский куст. Корневая система представлена остатками главного корня и придаточными корнями.

Во время фазы некустящейся партикулы (*s*) отмечается прекращение образования побегов на отделившихся кустах. Корневая система представлена остатками главного корня и придаточными корнями.

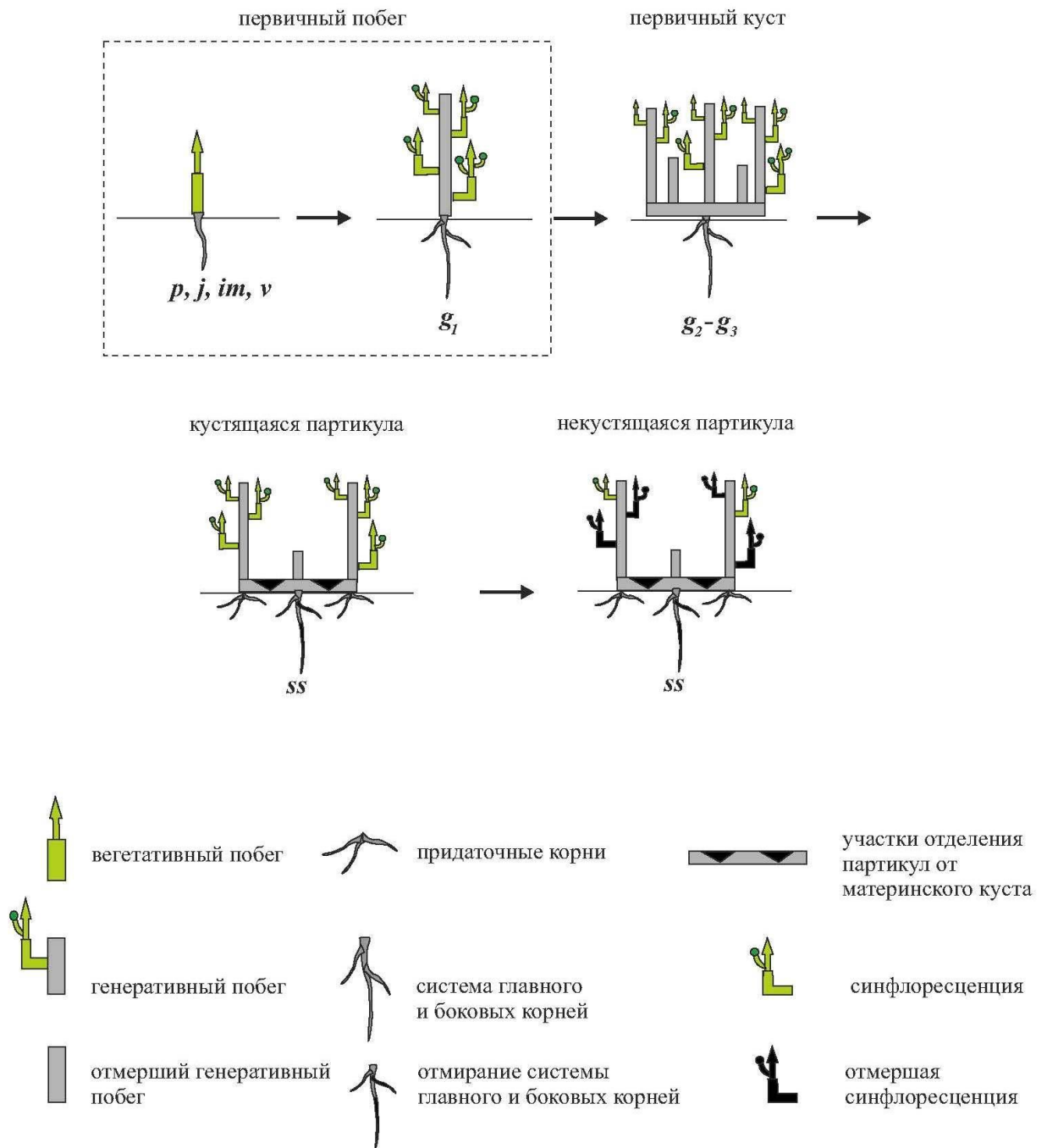


Рис. 16. Схема морфогенеза *Artemisia taurica*

## 5. ОНТОГЕНЕТИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ ИССЛЕДУЕМЫХ ВИДОВ

Под термином популяция растений мы понимали группу организмов одного вида (внутри которой особи могут обмениваться генетической информацией), занимающая определенное пространство и функционирующая, как часть биотического сообщества (Одум, 1986).

Близким к понятию «популяция» является понятие «ценопопуляция» (Петровский, 1961; Корчагин, 1964) – совокупность особей растений одного вида в конкретном фитоценозе (Работнов, 1945, 1950).

Под фитоценозом понимается условно отграниченный и однородный контур растительности, часть фитоценотического континуума. Фитоценоз или растительное сообщество это конкретная растительность, на известном пространстве, однородная по составу, синузальной структуре, сложению и характеру взаимодействий между растениями и между ними и средой (Сукачев, 1957).

При очень больших размерах фитоценоза в составе одной ценопопуляции может быть несколько популяций и, наоборот, при мелкоконтурной растительности одна популяция может включать несколько ценопопуляций (Миркин, 1989).

### 5.1. Онтогенетическая структура ценопопуляций *Halocnemum 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 (табл. 2).

По классификации «дельта – омега» к молодым относились ЦП, у которых преобладала прегенеративная фракция (ЦП1, ЦП6, ЦП7, ЦП8, ЦП10). Остальные ЦП относились к переходным, в их возрастном спектре доминировали  $g_1 - g_3$  состояния (ЦП2, ЦП3, ЦП4, ЦП5, ЦП9) (табл.2).

Базовый спектр ценопопуляций *H. strobilaceum* представлен двумя **максимумами, приходящимися на ювенильное и старое генеративное состояния** (рис. 17). Доля прегенеративных растений составляет 53%, доля генеративных- 34%.

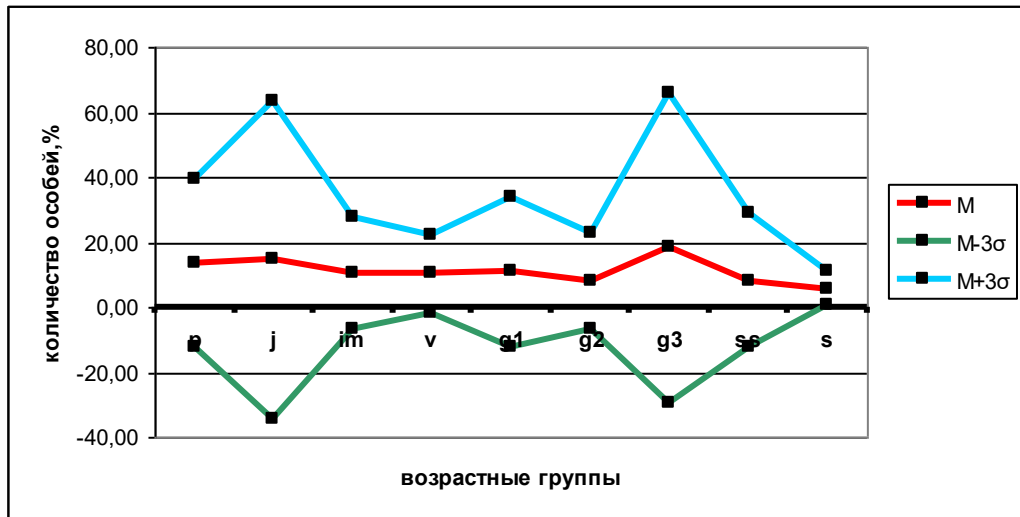


Рис. 17. Базовый спектр ценопопуляций *H. strobilaceum*

По величине индекса восстановления 50% исследованных ЦП относились к перспективным (Жукова, 2013),  $I_v$  изменялся в пределах 1,07-7,8. Высокие значения индекса восстановления говорят о наличии большого числа прегенеративных особей потенциально способных восстанавливать генеративную фракцию. По классификации «дельта-омега» это большей частью молодые ценопопуляции (ЦП1; ЦП6; ЦП7; ЦП8) (табл. 2).

Вторая половина ЦП относилась к неустойчивому типу,  $I_v$  составил 0,27-0,95. Неустойчивыми ценопопуляциями являлись в основном переходные ЦП (ЦП3, ЦП4, ЦП5, ЦП9), кроме одной молодой (ЦП10) с двумя максимумами в возрастном спектре приходящимися на  $v$  и  $g_1$  возрастные состояния.

По величине индекса замещения 80% ЦП относились к неустойчивому типу,  $I_z$  варьировал в пределах от 0,2 до 0,97 (табл. 2).

Остальные 20% ЦП относились к перспективным – ценопопуляции с одним максимумом в возрастных спектрах приходящимся на проростки (ЦП6) и на ювенильную фракцию (ЦП1). Так в ЦП1 (Сарсазаново-бескильницево сообществе, ненарушенный участок) -  $I_z$  составил 2,05. В ЦП6 (Сарсазановое сообщество, восстанавливающееся, на территории бывшего карьера)  $I_z$  составил 1,46 (табл. 2).



Результаты исследований показали, что ценопопуляции сарсазана в нижней части катены потенциально являются перспективными в направлении восстановления и неустойчивыми в направлении замещения взрослых особей молодью.

На нарушенных производственной деятельностью территориях возможность прорастания семян сарсазана обусловлена наличием участков свободных от повышенного засоления и воздействия аллелопатических соединений выделяемых взрослыми особями.

В естественных условиях семена прорастали в тех ценопопуляциях, в которых сарсазан был встречен совместно с другими видами растений, т.е. на более засоленных территориях по сравнению с климаксовыми сообществами, которые представлены только куртинами генеративных особей сарсазана.

Но, несмотря на возможный вариант семенного восстановления, весной в ЦП отмечается интенсивная гибель проростков, в связи с подъемом засоленных подземных вод и затоплением поросли.

Некоторые онтогенетические характеристики ценопопуляций *H. strobilaceum*

№№	Наименование ЦП	w	Δ	Ив	Из	Типы популяций			Доля фракций, %		
		индекс эффективности	индекс возрастности	индекс восстановления	замещения	По критерию абсолютного максимума	По классификации "дельта - омега"	По величине индекса замещения	p-v	g <sub>1</sub> -g <sub>3</sub>	ss-s
ЦП1	Сарсазаново-бескильнищевое сообщество ( <i>Halocnemio strobilaceum -Puccinellietum dolicholepidis</i> ) (ненарушенный участок)	0,20	0,25	7,80	2,05	Стареющая	Молодая	Перспективные	70	8	22
ЦП2	Сарсазановое – сообщество ( <i>Halocnemum strobilaceum</i> ) (ненарушенный участок)	0,39	0,37	1,50	0,69	Стареющая	Переходная	Неустойчивые	48	24	28
ЦП3	Сарсазаново – климакоптеровое сообщество <i>Halocnemio strobilaceum - Climacopterae crassae</i> (восстанавливающееся, на участке бывшей дороги)	0,49	0,40	0,75	0,64	Старая	Переходная	Неустойчивые	42	49	9
ЦП4	Сарсазаново – солеросовое сообщество <i>Halocnemio strobilaceum - Salicornietum prostratae</i> (восстанавливающееся, на участке бывшей дороги)	0,50	0,43	0,45	0,38	Старая	Переходная	Неустойчивые	38	52	10

Продолжение таблицы 2

№№	Наименование ЦП	w	Δ	Ив	Из	Типы популяций			Доля фракций, %		
		индекс эффективнос ти	индекс возрастности	индекс восстановлен ия	замещения	По критерию абсолютного максимума	По классификац ии "дельта - омега"	По величине индекса замещения	p-v	g <sub>1</sub> -g <sub>3</sub>	ss-s
ЦП5	Сарсазаново – сантоникопольное сообщество <i>Halocnemio strobilaceum</i> - <i>Artemisietum santonicae</i> (ненарушенный участок)	0,53	0,50	0,36	0,29	Старая	Переходная	Неустойчивые	32	56	12
ЦП6	Сарсазановое сообщество ( <i>Halocnemum strobilaceum</i> ) (восстанавливающаяся, на территории бывшего карьера)	0,29	0,20	2,38	1,46	Молодая	Молодая	Перспективные	74	16	10
ЦП7	Сарсазаново – мортуковое сообщество <i>Halocnemio strobilaceum</i> - <i>Eremopyrum orientale</i> (ненарушенный участок)	0,43	0,31	1,32	0,97	Молодая	Молодая	Неустойчивые	54	34	12
ЦП8	Сарсазаново - сведовое сообщество <i>Halocnemio strobilaceum</i> - <i>Suaedetum</i> <i>acuminatae</i> (ненарушенный участок)	0,44	0,28	1,07	0,89	Зрелая	Молодая	Неустойчивые	55	38	7
ЦП9	Сарсазаново - сведовое сообщество <i>Halocnemio strobilaceum</i> - <i>Suaedetum</i> <i>acuminatae</i> (восстанавливающаяся, на участке бывшей дороги)	0,53	0,46	0,27	0,20	Старая	Переходная	Неустойчивые	29	52	19
ЦП10	Сарсазаново – климакоптеровое сообщество <i>Halocnemio strobilaceum</i> - <i>Climacopteretum</i> <i>crassae</i> (ненарушенный участок)	0,52	0,31	0,95	0,76	Молодая	Молодая	Неустойчивые	47	43	11

## 5.2. Онтогенетическая структура ценопопуляций *Artemisia santonica*

Все исследованные ценопопуляции полыни сантонийской являются нормальными.

По критерию абсолютного максимума 90% ценопопуляций относились к **молодым**. В данных ЦП преобладали  $g_1$  возрастные состояния (табл. 3).

Остальные 10% ЦП классифицировались как старые нормальные т. к. – преобладало  $g_3$  возрастное состояние (табл. 3).

По классификации «дельта – омега» 80% ЦП являлись молодыми, т.к. в них преобладала доля прегенеративной фракции (табл. 3). В 20% ЦП доминировала фракция генеративных возрастных состояний, соответственно данные ЦП были отнесены к переходным типам.

Базовый спектр ценопопуляций *A. santonica* представлен одним максимумом, приходящимся на проростки (рис. 18). Доля прегенеративных растений составляет 66%, доля генеративных- 30%.

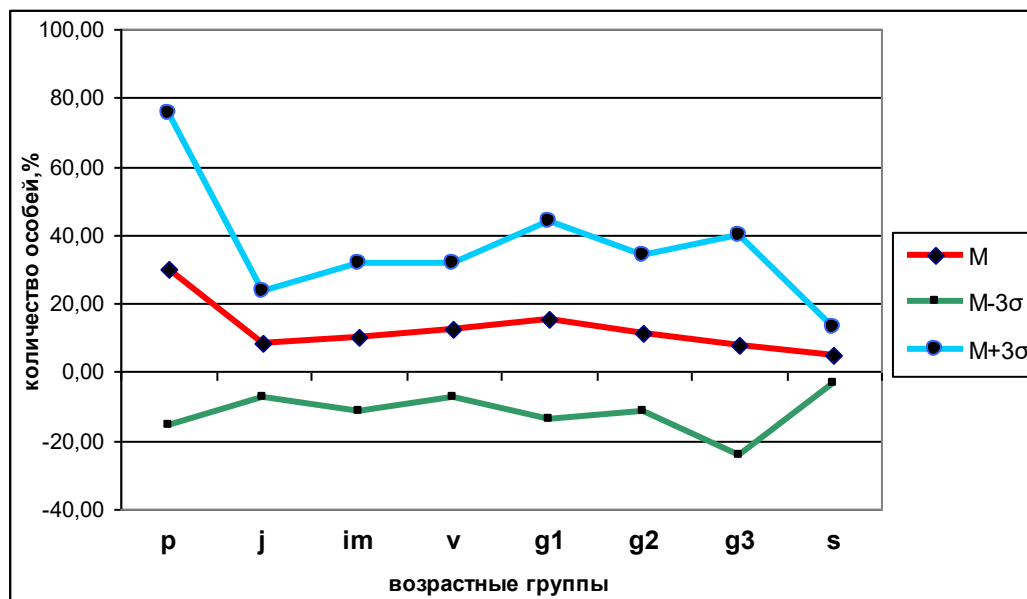


Рис. 18. Базовый спектр ценопопуляций *A. santonica*

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 (Жукова, 2013).

В 40% ЦП индекс восстановления изменялся в диапазоне от 0,2 до 0,59. Согласно полученным значениям, ценопопуляции относились к неустойчивому типу по возможности семенного возобновления.

В половине ЦП индекс замещения составил 1,38 – 2,08, что характеризует ЦП как перспективные по возможности замещения взрослых растений подростом. Вторая половина ЦП является неустойчивой по величине индекса замещения, изменяющегося в пределах 0,18-0,94 (табл. 3).

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.

Таблица 3

Некоторые онтогенетические характеристики ценопопуляций *A. santonica*

Номер ЦП	Наименование ценопопуляций	w	Δ	Iв	Iз	Типы популяций			Доля фракций, %		
		индекс эффективности	индекс возрастной	индекс восстановления	замещения	По критерию абсолютного максимума	По классификации "дельта - омега"	По величине индекса замещения	p-v	g <sub>1</sub> -g <sub>3</sub>	ss-s
ЦП1	Сантоникопольно - бескильнищевое сообщество <i>Artemisia santonicae - Puccinellietum dolicholepidis</i> (восстанавливающееся, на участке бывшей дороги)	0,30	0,16	2,11	1,90	Молодая	Молодая	Перспективные	74,70	22,89	2,41
ЦП2	Сантоникопольно-мртуковое сообщество <i>Artemisia santonicae- Eremopyrum orientale</i> (восстанавливающееся, на участке бывшей дороги)	0,38	0,18	1,45	1,38	Молодая	Молодая	Перспективные	66,13	32,26	1,61
ЦП3	Сантоникопольно - лагозерисовое сообщество <i>Artemisia santonicae - Lagoserietum sanctae</i> (участок, нарушенный выпасом)	0,26	0,11	1,45	1,39	Молодая	Молодая	Перспективные	78,30	20,75	0,94
ЦП4	Сантоникопольно - анизантовое сообщество <i>Artemisia santonicae - Anisanthetum tectorum</i> (участок, нарушенный выпасом)	0,51	0,26	0,52	0,42	Молодая	Молодая	Неустойчивые	45,83	50,00	4,17

Продолжение таблицы 3

Номер ЦП	Наименование ценопопуляций	w	Δ	Iв	Iз	Типы популяций			Доля фракций, %		
		индекс эффективности	индекс возрастности	индекс восстановления	замещения	По критерию абсолютного максимума	По классификации "дельта - омега"	По величине индекса замещения	p-v	g1-g3	ss-s
ЦП5	Сантоникопольно – пажитниковое сообщество <i>Artemisio santonicae - Trigonellatum orthoceras</i> (участок, восстанавливающийся после подземной прокладки трубопровода)	0,17	0,10	3,13	2,08	Молодая	Молодая	Неустойчивые	85	11	4
ЦП6	Сантоникопольно – крестовниковое сообщество <i>Artemisio santonicae - Senecietum noeanus</i> (ненарушенный участок)	0,30	0,21	0,91	0,69	Молодая	Молодая	Перспективные	66,67	25,29	8,05
ЦП7	Сантоникопольно – хименолебусовое сообщество <i>Artemisio santonicae - Hymenolobus procumbens</i> (участок, нарушенный выпасом)	0,26	0,17	2,11	1,46	Молодая	Молодая	Неустойчивые	75,47	16,98	7,55
ЦП8	Сантоникопольно – анизантовое сообщество <i>Artemisio santonicae - Anisanthetum tectorum</i> (ненарушенный участок)	0,56	0,35	0,28	0,25	Молодая	Переходная	Перспективные	31,71	60,98	7,32
ЦП9	Сантоникопольно – мятликовое сообщество <i>Artemisio santonicae-Poa bulbosae</i> (участок, нарушенный выпасом)	0,45	0,22	1,07	0,94	Молодая	Молодая	Неустойчивые	58,97	35,90	5,13
ЦП10	Сантоникопольно – лебедовое сообщество <i>Artemisio santonicae- Atriplietum tataricae</i> (ненарушенный участок)	0,64	0,50	0,20	0,18	Старая	Переходная	Неустойчивые	24,32	67,57	8,11

### 5.3. Онтогенетическая структура ценопопуляций *Artemisia taurica*

Все исследуемые ценопопуляции полыни крымской являются нормальными.

В отличие от ЦП сарсазана и полыни сантонийской в ценопопуляциях полыни крымской по критерию абсолютного максимума кроме **молодых** (10%) и **зрелых** (70%) были выделены также **стареющие** ЦП (20%) (табл. 4).

**Молодые** ЦП были отмечены на территориях ненарушенных производственной деятельностью, с преобладающим  $g_1$  возрастным состоянием (ЦП2).

**Зрелыми** являлись ЦП, обитающие в основном на участках с естественным почвенно-растительным покровом, на которых преобладают взрослые растения, препятствующие развитию прегенеративных возрастных состояний (ЦП1, ЦП3, ЦП5, ЦП6, ЦП7, ЦП8, ЦП10).

**Стареющие** ЦП характеризуются возрастными спектрами, с максимумами приходящимися на субсенильные возрастные состояния. Старые ЦП отмечались на участках нарушенных выпасом, т.к. зрелые растения поедались, а семенное возобновление было затруднено из-за уплотненной почвы и недостатка влаги (ЦП4, ЦП9) (табл. 4).

По **классификации «дельта – омега»** были выделены молодые, переходные, зрелые и старые ценопопуляции.

**Молодые** ЦП характеризовались преобладанием прегенеративной фракции (ЦП1, ЦП7, ЦП8, ЦП10). Значительное число прегенеративных растений отмечалось на участках, на которых взрослые растения были уничтожены выпасом, на свободных территориях, образовавшихся после строительства трубопровода, и на участках, не подверженных антропогенному воздействию, занятых мятликово-таврикополынным сообществом.

К **переходным** относилось таврическополынно - сантоникополынное сообщество на участке, нарушенном выпасом (ЦП5). Данная ЦП характеризовалась бимодальным возрастным спектром с максимумами приходящимися на  $p$  и  $g_2-g_3$  состояния, что и обусловило переходный характер возрастной структуры.

Также, к переходным относились таврическополынное сообщество и таврическополынно – сантоникополынное сообщество (ЦП2, ЦП3). В вышеуказанных



ЦП отмечался бимодальный возрастной спектр с преобладанием  $g_1$  и  $ss$  возрастных состояний.

К зрелым ЦП относилось таврическопопынно - ковылковое сообщество (ЦП6), в котором отмечалось явное преобладание генеративных растений.

Старые ценопопуляции (ЦП4 и ЦП9) размещались на участках нарушенных выпасом, на которых зрелые растения съедены, уплотненная и пересушенная почва препятствует прорастанию проростков, а преобладающее число особей приходится на субсенильные возрастные состояния.

Базовый спектр ценопопуляций *A. taurica* является бимодальным первый максимум – группа  $g_1-g_2$ ; второй максимум – субсенильная группа (рис. 19). Доля прегенеративных растений составляет 43%, доля генеративных- 57%.

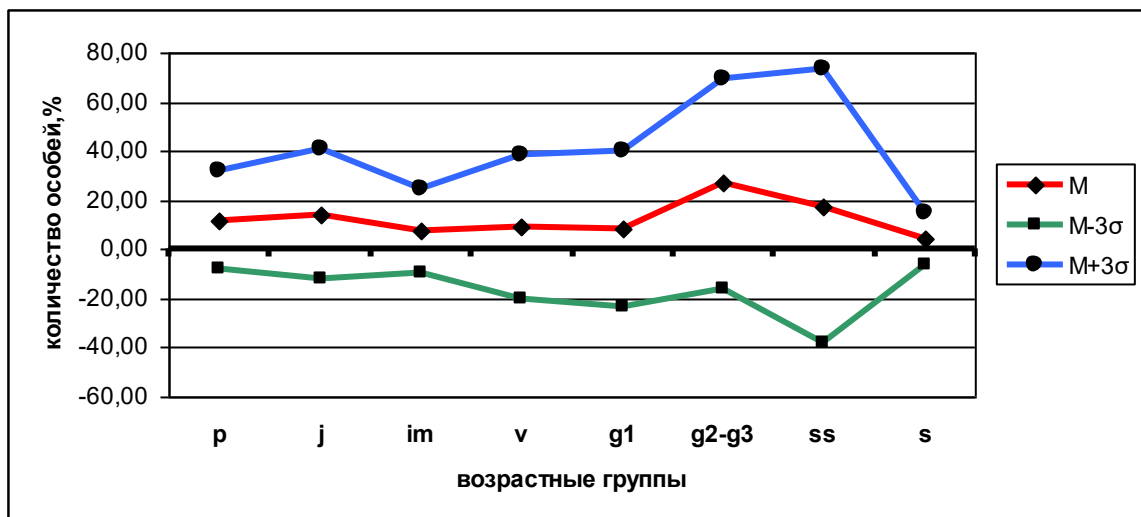


Рис. 19. Базовый спектр ценопопуляций *A. taurica*

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 с естественным почвенно-растительным покровом (ЦП1; ЦП2; ЦП3; ЦП6) и одна ценопопуляция, располагающаяся на участке восстанавливаемом после подземной прокладки трубопровода (ЦП10). Неустойчивые ЦП отличались низким процентным содержанием растений прегенеративной фракции или равным процентным соотношением прегенеративных и генеративных растений.

Вторая половина ЦП относилась к перспективному типу,  $I_b$  составил 1-2,6. Индекс восстановления оказался высоким в ценопопуляциях, подвергающиеся выпасу скота (ЦП4; ЦП5; ЦП7; ЦП9) и в ценопопуляции, восстанавливающейся после прокладки трубопровода (ЦП10). Величина  $I_b$  была обусловлена значительным преобладанием (в 2-3 раза) прегенеративных растений над генеративными. Незначительное количество растений  $g_1 - g_3$  возрастных состояний обусловлено интенсивным поеданием, пасущимся скотом (табл. 4).

По величине индекса замещения 80% ЦП относились к неустойчивому типу, в связи с незначительной долей подроста -  $I_z$  варьировал в пределах от 0,11 до 0,75. К перспективным ЦП относились ценопопуляции с преобладанием в возрастных спектрах прегенеративных состояний: 67 % - ЦП7, 68 % - ЦП8 (табл. 4).

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.

Некоторые онтогенетические характеристики ценопопуляций *A. taurica*

Номер ЦП	Наименование ценопопуляций	w	Δ	Ив	Из	Типы популяций			Доля фракций, %		
		индекс эффективности	индекс возрастной	индекс восстановления	замещения	По критерию абсолютного максимума	По классификации "дельта - омега"	По величине индекса замещения	p-v	g <sub>1</sub> -g <sub>3</sub>	ss-s
ЦП1	Таврическопопынно - мятликовое сообщество ( <i>Artemisia tauricae</i> - <i>Poa bulbosae</i> ) (ненарушенный участок)	0,48	0,25	0,85	0,75	Зрелая	Молодая	Неустойчивые	48,77	45,32	5,91
ЦП2	Таврическопопынное сообщество ( <i>Artemisia taurica</i> ) (ненарушенный участок)	0,62	0,46	0,17	0,11	Молодая	Переходная	Неустойчивые	14,56	56,31	29,13
ЦП3	Таврическопопынно - сантоникопольное сообщество <i>Artemisia tauricae</i> - <i>Artemisietum santonicae</i> (ненарушенный участок)	0,46	0,42	0,48	0,26	Зрелая	Переходная	Неустойчивые	38,24	33,82	27,94
ЦП4	Таврическопопынно - лерхопопынное сообщество <i>Artemisia tauricae</i> - <i>Artemisietum lercheanae</i> (участок, нарушенный выпасом)	0,34	0,60	2,60	0,31	Стареющая	Старая	Неустойчивые	30,00	8,33	61,67
ЦП5	Таврическопопынно - сантоникопольное сообщество <i>Artemisia tauricae</i> - <i>Artemisietum santonica</i> (участок, нарушенный выпасом)	0,39	0,35	1,11	0,57	Зрелая	Переходная	Неустойчивые	50,67	25,33	24,00

Продолжение таблицы 4

Номер ЦП	Наименование ценопопуляций	w	Δ	Ив	Из	Типы популяций			Доля фракций, %		
		индекс эффективности	индекс возрастной	индекс восстановления	замещения	По критерию абсолютного максимума	По классификации "дельта - омега"	По величине индекса замещения	p-v	g <sub>1</sub> -g <sub>3</sub>	ss-s
ЦП6	Таврическопопынно - ковыльковое сообщество <i>Artemisio tauricae</i> - <i>Stipetum lessingiana</i> (ненарушенный участок)	0,70	0,38	0,31	0,28	Зрелая	Зрелая	Неустойчивые	29,33	65,33	5,33
ЦП7	Таврическопопынно - мятликовое сообщество <i>Artemisio tauricae</i> - <i>Poa bulbosae</i> (участок, нарушенный выпасом)	0,40	0,19	2,00	1,84	Зрелая	Молодая	Перспективные	66,96	30,36	2,68
ЦП8	Таврическопопынно - мортуковое сообщество <i>Artemisio tauricae</i> - <i>Eremopyrum orientale</i> (участок, восстанавливающийся после подземной прокладки трубопровода)	0,46	0,21	2,17	1,95	Зрелая	Молодая	Перспективные	67,74	29,03	3,23
ЦП9	Таврическопопынно - верблюжьеколючковое сообщество <i>Artemisio tauricae</i> - <i>Alhagietum pseudalhagi</i> (участок, нарушенный выпасом)	0,44	0,57	1,00	0,26	Стареющая	Старая	Неустойчивые	29,51	18,03	52,46
ЦП10	Таврическопопынно - лебедовое сообщество <i>Artemisio tauricae</i> - <i>Atriplietum tataricae</i> (участок, нарушенный подземной прокладкой трубопровода)	0,52	0,29	0,83	0,71	Зрелая	Молодая	Неустойчивые	51,72	41,38	6,90

## 6. ПРОСТРАНСТВЕННАЯ СТРУКТУРА ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ ИССЛЕДУЕМЫХ ВИДОВ

Данные по исследованию пространственной структуры ценопопуляций описываемых видов в литературных источниках отсутствуют. Однако, изучению общих закономерностей пространственного размещения растительности данного региона посвящен ряд классических работ.

Для исследуемой области характерна комплексность растительно-почвенного покрова. Интенсивное чередование различных типов почв и различных растительных ассоциаций является следствием особенностей чередований незначительных понижений и повышений, т.е. структуры микрорельефа (Новиков, 1936).

Пустыни и степи Северного Прикаспия представлены комплексными полынно-злаковыми группировками, их свойства и строение были подробно изучены в ряде работ (Жудова, 1951; Келер, 1923; Лавренко, 1940; Ларин и др. 1954; Левина, 1953, 1963; Цаценкин, 1952).

Сведения о свойствах комплексности почв и растительности, как критериях полупустынной зоны также представлены в работе А. Димо и Б.А. Келлера (Димо, 1907).

При анализе пространственной структуры исследуемых популяций использовался метод решетки примыкающих квадратов, внутри каждого квадрата подсчитывалось число особей данного вида, затем находилось значение средней арифметической и дисперсии ( $\sigma^2$ ) (Greig-Smith, 1952; Greig-Smith P. 1961; Василевич, 1969; Грейг-Смит, 1976). 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). Данные методы использовались в работах следующих авторов: М. Б. Фардеева - для исследования пространственно-возрастной структуры популяций видов семейства маковые (*Corydalis bulbosa*) (Фардеева, 2008), семейства орхидные (*Cypripedium calceolus*, *Orchis militaris*), дерновинных видов трав (Фардеева, 2009а, 2010, 2013), семейства вересковые (*Vaccinium*

*myrtillus*) (Фардеева, 2009б); Н. А. Чижикова - работы посвященные исследованию пространственной структуры древесных видов - *Pinus sylvestris*, *Betula pendula*, *B. pubescens*, *Tilia cordata* и др. (Чижикова, 2012).

При установлении размера учетных площадок для исследования 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 (табл. 5).

Таблица 5

## Размеры ЭДЕ исследуемых видов

Показатели	Сокращения	<i>H. strobilaceum</i>	<i>A. santonica</i>	<i>A. taurica</i>
Время онтогенеза, лет	Тонт	15	10	12
Длительность имматурного состояния, лет	Тим	3	1	1
Коэффициент периодичности плодоношения	P	1	1	1
Минимальный радиус репродуктивной активности, м	r min	0,5	0,1	0,22
Максимальный радиус репродуктивной активности, м	r max	1,1	0,6	0,52
Площадь при r min, м <sup>2</sup>	So min	0,785	0,0314	0,151976
Площадь при r max, м <sup>2</sup>	So max	3,7994	1,1304	0,849056
ЭДЕ при So min, м <sup>2</sup>	Sn	3,925	0,314	1,823712
ЭДЕ при So max, м <sup>2</sup>	Sn	18,997	11,304	10,188672

Согласно полученным расчетам выявлено, что наибольший размер ЭДЕ для описываемых видов при максимальном радиусе репродуктивной активности не превышает 19 м<sup>2</sup>, для удобства картирования площадки закладывались размером 25 м<sup>2</sup>.

В ходе работ выполнялось картирование исследуемых площадок, с нанесением всех видов растений, находящихся в границах изучаемой территории. Полученные карты переводились в масштаб 1:30, далее осуществлялась съемка условных координат

положения особей исследуемых видов в пределах карт. Следующий этап заключался в создании базы данных, которая включала такие параметры как: название видов-доминантов, номер и наименование ценопопуляций данных видов, возрастные состояния и координаты особей, исследуемых видов, входящих в состав каждой ценопопуляции (Фардеева, 2013).

С помощью программной среды R выполнялось построение карт локальной плотности для визуализации закономерностей распределения особей всех возрастных состояний в пределах площадок. Объединенная группа особей генеративных, сенильных и субсенильных возрастных состояний маркировались точками черного цвета, особи в прегенеративных возрастных состояниях маркировались в следующем порядке: карты ценопопуляций *H.strobilaceum* – точки зеленого цвета, карты ценопопуляций *A. santonica* – точки розового цвета, карты ценопопуляций *A. taurica* – точки голубого цвета.

В ходе работы в программе R пакет spatstat были построены графики функции Рипли для выявления особенностей пространственного размещения особей в прегенеративном состоянии, группы особей в генеративном состоянии, для всех особей без выделения возрастных состояний, дополнительно анализировалось взаимное размещение особей прегенеративных и генеративных особей. При выполнении расчетов в группе генеративных возрастных состояний учитывалась численность сенильных и субсенильных возрастных состояний.

С помощью графика функции Рипли анализировались следующие параметры: наличие агрегаций и их размеры, расстояния между агрегациями, расстояния между особями внутри агрегаций, наличие участков пониженной плотности.

## **6.1. Пространственная структура ценопопуляций *Halocnemum strobilaceum***

### ***а) Трансектный метод***

#### ***1. Пространственная структура прегенеративных особей *H.strobilaceum****

При анализе пространственной структуры размещения прегенеративных особей рассчитывался коэффициент дисперсии для десяти исследуемых ценопопуляций *H. strobilaceum* по 5 трансект в каждой с учетом особей находящихся в прегенеративном состоянии (прил.8).

Большая часть прегенеративных особей распределялась **контагиозно**, так значения  $K$  ( $\sigma^2$ ) для **70%** трансект изменялись в пределах 1,33-6,0. **Групповое** размещение особей обусловлено неоднородностью условий обитания. Семена сарсазана в целом характеризуются низкой всхожестью, произрастание поросли отмечалось на участках не подверженных сильному засолению и влиянию фитогенных полей растений других видов. Комплекс данных условий в исследуемых ценопопуляциях наблюдался, в виде отдельных пятен, что и обусловило группирование прегенеративных особей.

В **15%** трансект  $K$  ( $\sigma^2$ ) составил 1, что соответствует **случайному** распределению особей. **Случайное** распределение отмечалось в отдельных трансектах ЦП2 (трансекта №5), ЦП6 (трансекта №1), ЦП7 (трансекта №1), ЦП10 (трансекты №№ 1, 5).

Значения плотностей на данных участках составило всего 0,2-2,6 особей на м<sup>2</sup>. Ценопопуляции №№ 2, 7, 10 располагаются на ненарушенных участках, характеризующихся стабильными и отчасти застойными явлениями, неблагоприятными для прорастания семян, поэтому особей прегенеративного состояния очень мало в трансектах данных ценопопуляций. В ЦП6 (трансекта №1) низкая плотность прегенеративных особей (0,2 особи на м<sup>2</sup>) обусловлена наличием взрослой куртины сарсазана, аллелопатическое воздействие которой мешает расселению и росту молоди.

Для **15%** трансект  $K$  ( $\sigma^2$ ) составил 0,67-0,94, что соответствует **регулярному** размещению.

**Регулярное** распределение особей отмечалось в трансектах ЦП1 (трансекта №4), ЦП3 (трансекта №3, 5), ЦП6 (трансекта №2) и ЦП10 (трансекта №2).

Значения плотностей на данных территориях составляют 0,8-3,8 особей на м<sup>2</sup>. Регулярное размещение характерно для восстанавливающихся участков на территории бывшей дороги и карьера (ЦП3 Сарсазаново – климакоптеровое сообщество, ЦП6 Сарсазановое сообщество), а также для ненарушенных территорий (ЦП1 Сарсазаново-бескильнищевое сообщество, ЦП10 Сарсазаново – климакоптеровое сообщество). Регулярное размещение, также как и случайное, обусловлено низкой плотностью особей в исследуемых ЦП. Незначительное количество прегенеративных особей является следствием повышенного засоления, препятствующего прорастанию семян на ненарушенных участках. На рассоленных, восстанавливающихся участках



регенеративные особи распределены равномерно, что является признаком благоприятных условий обитания, низкая численность растений может быть обусловлена слабой прорастаемостью в целом характерной для семян сарсазана.

## ***2. Пространственная структура генеративных особей *H. strobilaceum****

Коэффициент дисперсии распределения генеративных особей для **63%** исследуемых трансект изменялся в диапазоне от 0,17 до 0,88, что соответствует **регулярной** пространственной структуре ценопопуляций. Низкая плотность взрослых растений 0,2-2,2 особей / м<sup>2</sup> обусловлена разделением территории куртинами сарсазана, что вероятно, связано с внутривидовой конкуренцией данного вида.

Регулярное распределение особей отмечалось в трансектах, как пролегающих по нетронутым хозяйственной деятельностью засоленных участках – характерных местах обитания сарсазана, так и на территориях, ранее подверженных антропогенному воздействию – незасоленные участки, образовавшиеся в результате производственной деятельности.

В **20%** трансект особи распределялись **случайно**. При случайном распределении коэффициент дисперсии ( $\sigma^2$ ) равен единице, что соответствует практически оптимальным условиям обитания для вида (Марков, 2012). Значения плотностей в указанных трансектах составили 0,2-1,2 особей на м<sup>2</sup>, похожие результаты были получены для трансект с регулярным типом пространственной структуры. Условия обитания в трансектах со случайным типом распределения также схожи с условиями в трансектах с регулярным пространственным рисунком.

Для **17%** трансект К ( $\sigma^2$ ) составил 1,25-1,5, данные значения незначительно превышают единицу, и по факту, размещение куртин в исследуемых ЦП характеризуется случайным распределением.

Согласно полученным результатам случайный и регулярный типы пространственной структуры характеризуют комфортные условия обитания для взрослых особей сарсазана. Нетронутые производством участки были комфортны, для генеративных растений вследствие, равномерности распределения солей характеризующих типичную среду обитания сарсазана.

Для расселения молоди *H. strobilaceum* оказались подходящими большей частью освоенные территории с пониженным засолением, на которые не оказывают аллелопатическое воздействие виды других растений и взрослые особи самого сарсазана.

Исследования показали, что на землях не подверженных засолению, при отсутствии конкурентов, сарсазан может занимать господствующее положение и получает возможность семенного возобновления. В условиях повышенной засоленности *H. strobilaceum* является доминантом вследствие специфичности условий обитания обуславливающих отсутствие других видов-эдификаторов и возобновляется в основном за счет вегетативного размножения.

Групповое размещение, вероятно, является следствием размещения исследуемых трансект в трансэлювиально-аккумулятивной зоне катены (у подножия склона). В, так называемом, трансэльеке (Мордкович, 1982), сконцентрированы не только влага и питательные вещества, поступающие с вышележащих участков катены, но и аллелопатические соединения видов, доминирующих на этих участках. Транспорт химических соединений по склону происходит неравномерно, что и обуславливает неоднородность почвенных условий приводящих к группированию растений.

### ***3. Пространственная структура размещения всех особей *Halocnemum strobilaceum* без выделения онтогенетических состояний***

При изучении особенностей размещения всех особей сарсазана без выделения онтогенетических состояний было выявлено, что для **45%** ЦП свойственно **регулярное** размещение растений в связи с низкой плотностью особей на однородных по почвенным характеристикам участках. **Случайное** размещение отмечалось в **7 %** трансект подтверждая мозаичность условий обитания. **Групповое** размещение характеризовало **41%** трансект.

Анализ расчетов, выполненных по классическому методу определения коэффициента дисперсии показывает, что при значении  $K (\sigma^2) > 1$  происходит образование агрегаций, однако, при незначительном превышении единицы (1,13-1,65) формально подтверждающем группирование, фактического образования скоплений не отмечается.

Для выявления закономерностей группирования осей сарсана без выделения возрастных состояний были проведены исследования изменения плотности растений на трансектах: размером 5 м x 1 м и 5 м x 2 м, в оптимальных и пессимальных условиях обитания. Расчеты были выполнены для ЦП1 Сарсаново-бескильнищцевого сообщества (ненарушенный участок) и ЦП3 Сарсаново – климакоптерового сообщества (восстанавливающегося, на участке бывшей дороги). Карты локальных плотностей для перечисленных ценопопуляций представлены на рис.20.

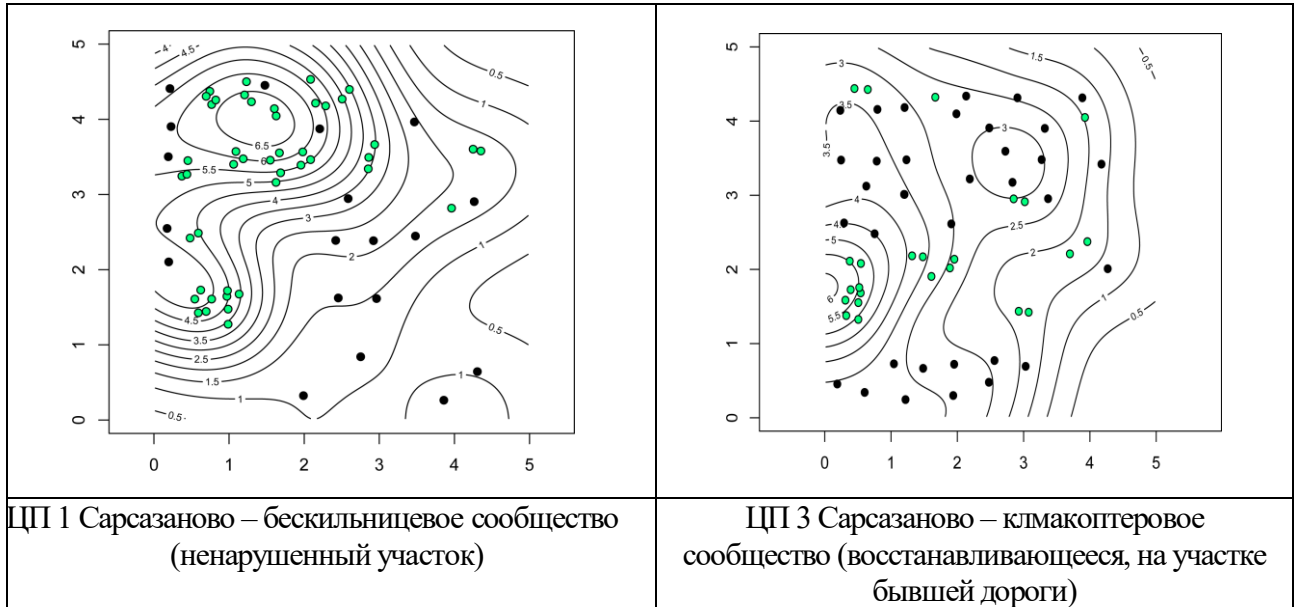


Рис.20. Карты –схемы локальных плотностей для ЦП1 и ЦП3 *H. strobilaceum*

На ненарушенном участке, условия размещения на котором приняты за оптимальные, т.к. являются естественной средой обитания для сарсана, наблюдается образование агрегаций 1 порядка размером 1 м x 1 м (рис.21). Максимальная плотность в скоплениях составляет 5-7 особей на м<sup>2</sup>. Как видно из возрастного спектра агрегаций первого порядка, представленного на рис.21, и карты локальной плотности на рис.21 группирование происходит за счет особей находящихся в прегенеративном возрастном состоянии (*j*). Особи в генеративном возрастном состоянии были малочислены на данной территории, их плотность изменялась в пределах 1-2 особи на м<sup>2</sup>, на исследуемых трансектах они размещались регулярно, коэффициент дисперсии составил 0,52-0,88.

При увеличении площади исследуемых квадратов до размера 2 м x 2 м наблюдается образование агрегаций 2 порядка (рис.21). Особи в данных агрегациях, также в основном представлены прегенеративными растениями, их число варьирует в пределах от 13 до 23.

В группировках взрослых растений находится около двух особей в агрегации, что обусловлено низкой численностью генеративных особей на территории, вследствие больших размеров их фитогенных полей.

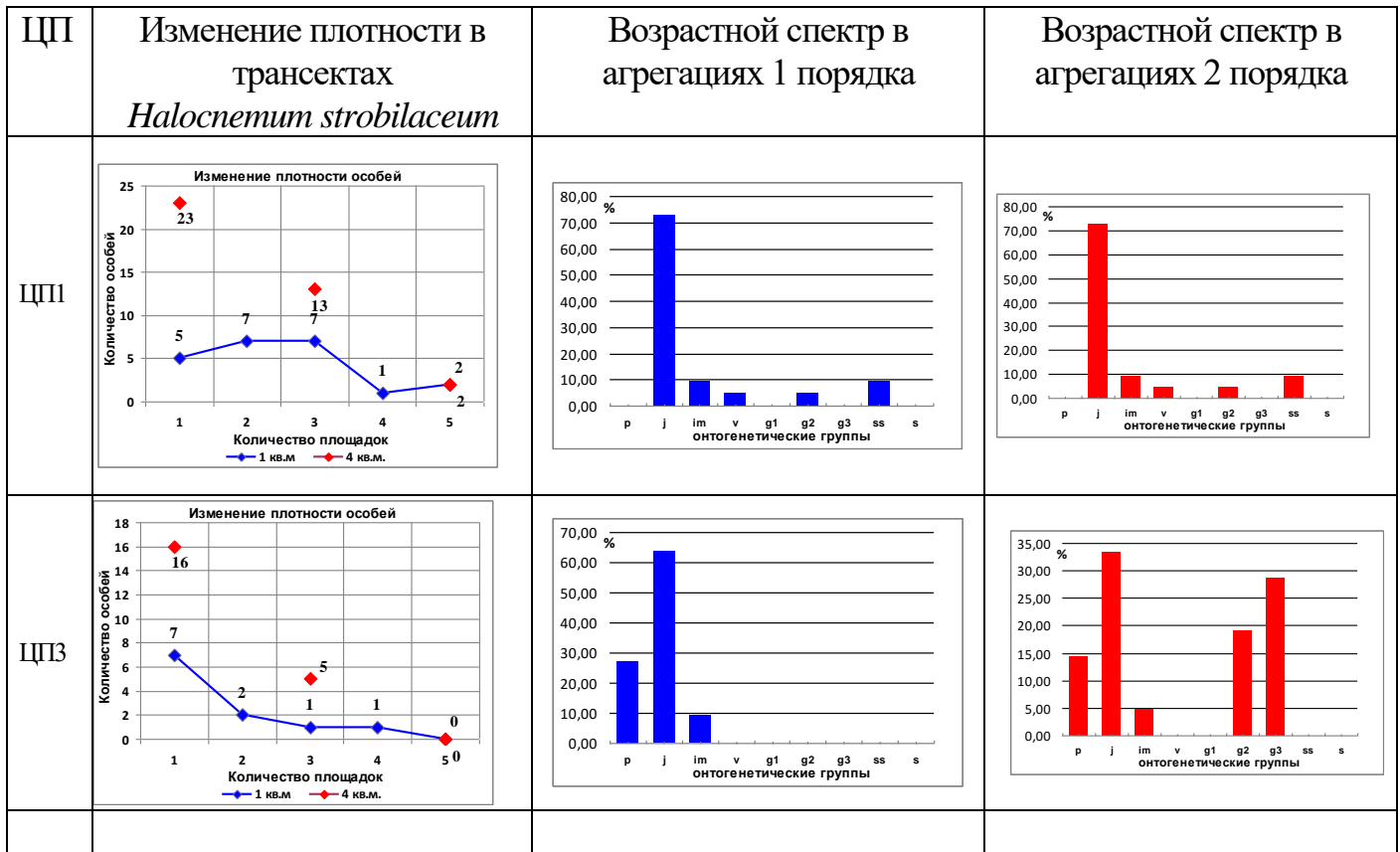


Рис. 21. Показатели плотности и возрастные спектры в агрегациях 1 и 2 порядка в ЦП1 и ЦП3 *H. strobilaceum*

В ЦП3 Сарсазаново – клмакоптеровом сообществе (восстанавливаемом, на участке бывшей дороги) агрегации 1 порядка состояли только из прегенеративных особей (*p, j, im*) (рис.21) Максимальная плотность в группировках составила 7 особей на м<sup>2</sup>. При увеличении рассматриваемых площадей до 4м<sup>2</sup> количество особей в агрегациях 2 порядка увеличилось за счет появления взрослых особей (*g1, g2*) (рис.21).

Следовательно, как в оптимальных, так и в нестабильных условиях общая закономерность размещения особей сарсазана, следующая: при рассмотрении площадей небольших размеров отмечается регулярное размещение взрослых растений и агрегирование прегенеративных, при увеличении размеров квадратов наблюдается тенденция к группированию генеративных растений и увеличивается количество особей молоди в агрегациях.

**б) Современный математический метод****1. Пространственная структура прегенеративных особей *H.strobilaceum***

Анализ пространственной структуры прегенеративных особей с помощью современных статистических методов показал, что преобладающее число ценопопуляций сарсазана (70%) характеризуется **случайно-контагиозным**, т.е. смешанным типом распределения особей. Для 30% ценопопуляций *Halocnemum strobilaceum* свойственно **контагиозное** размещение прегенеративных растений.

Для прегенеративных особей сарсазана характерно три подтипа **случайно – контагиозного** размещения: 1) *дискретный*, 2) *дискретно-континуальный* и 3) *континуально-дискретный*.

1) *Дискретный подтип* характеризуется образованием агрегаций первого порядка различных размеров, которые распределяются случайным образом.

Так, на восстанавливающихся территориях, нарушенных строительными работами, образовывались мелкие агрегации радиусом 0,6 – 0,9 м, внутри которых особи распределялись случайно на расстоянии 0,1-0,2 м, агрегации также размещались случайным образом (ЦП 3, ЦП 9) (рис. 22).

На естественных участках отмечалось образование более крупных агрегаций радиусом 1 - 1,2 м, внутри которых особи распределялись случайно на расстоянии 0,2 м, при этом сами агрегации размещались случайным образом (ЦП2, ЦП5) (рис.22).

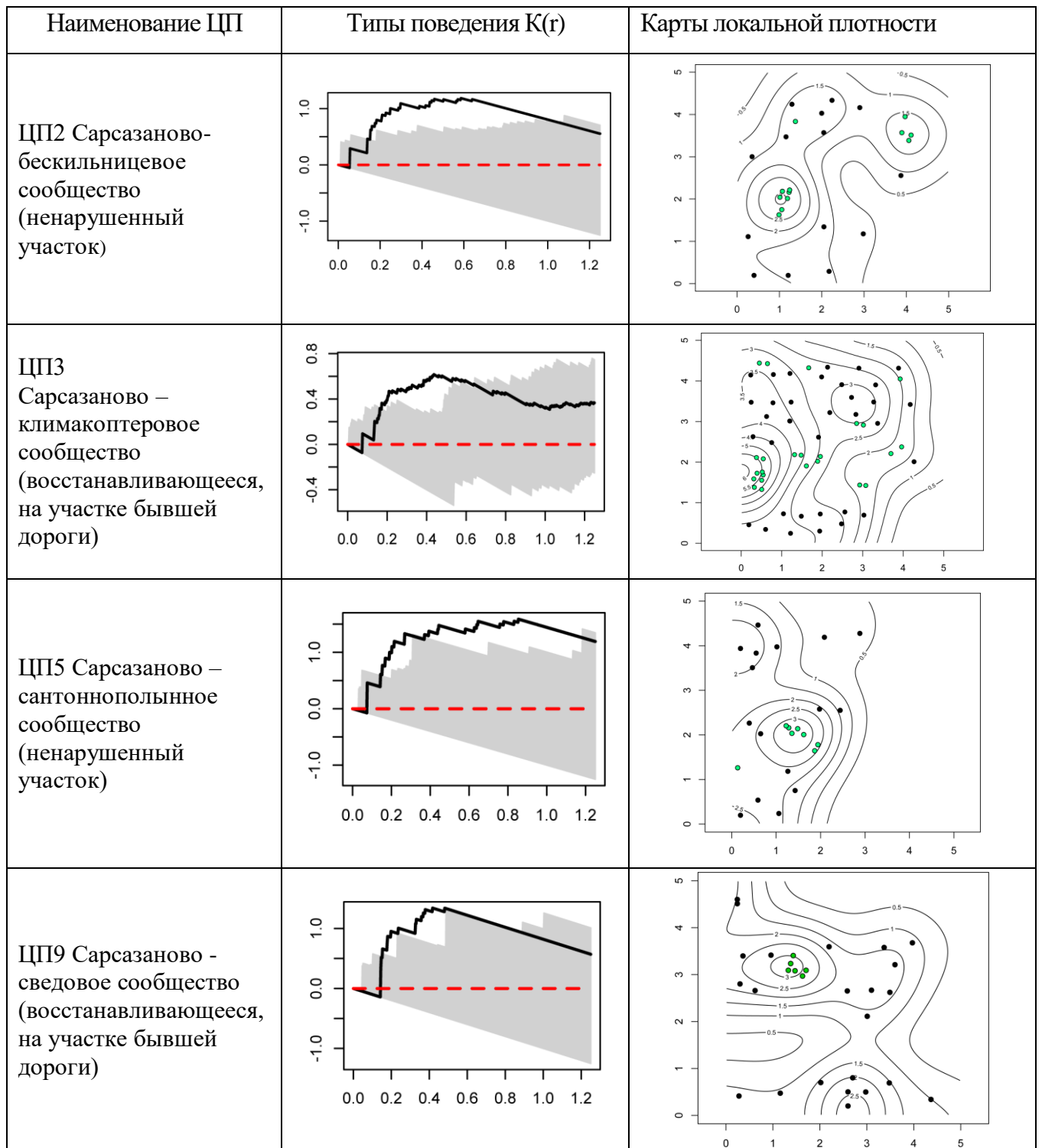


Рис. 22. Пространственная структура размещения прегенеративных особей *Halosnetum strobilaceum* (случайно-контагиозный тип дискретный подтип)

2) Дискретно-континуальный подтип отличается образованием агрегаций первого порядка объединяющихся в более крупные агрегации второго порядка

В условиях обитания на не затронутых производственной деятельностью участках наблюдалось образование крупных агрегаций 1 порядка радиусом 0,9-1 м. Внутри

группировок особи распределялись случайно на расстоянии около 0,2 м. Агрегации размещались случайным образом, но отмечалась тенденция к образованию агрегций 2 порядка радиусом 1,2 м (ЦП7, ЦП8). Высокая аллелопатическая активность взрослых особей обуславливает смещение поросли к периферии ценопопуляций, что приводит к образованию группировок больших размеров (рис.23).

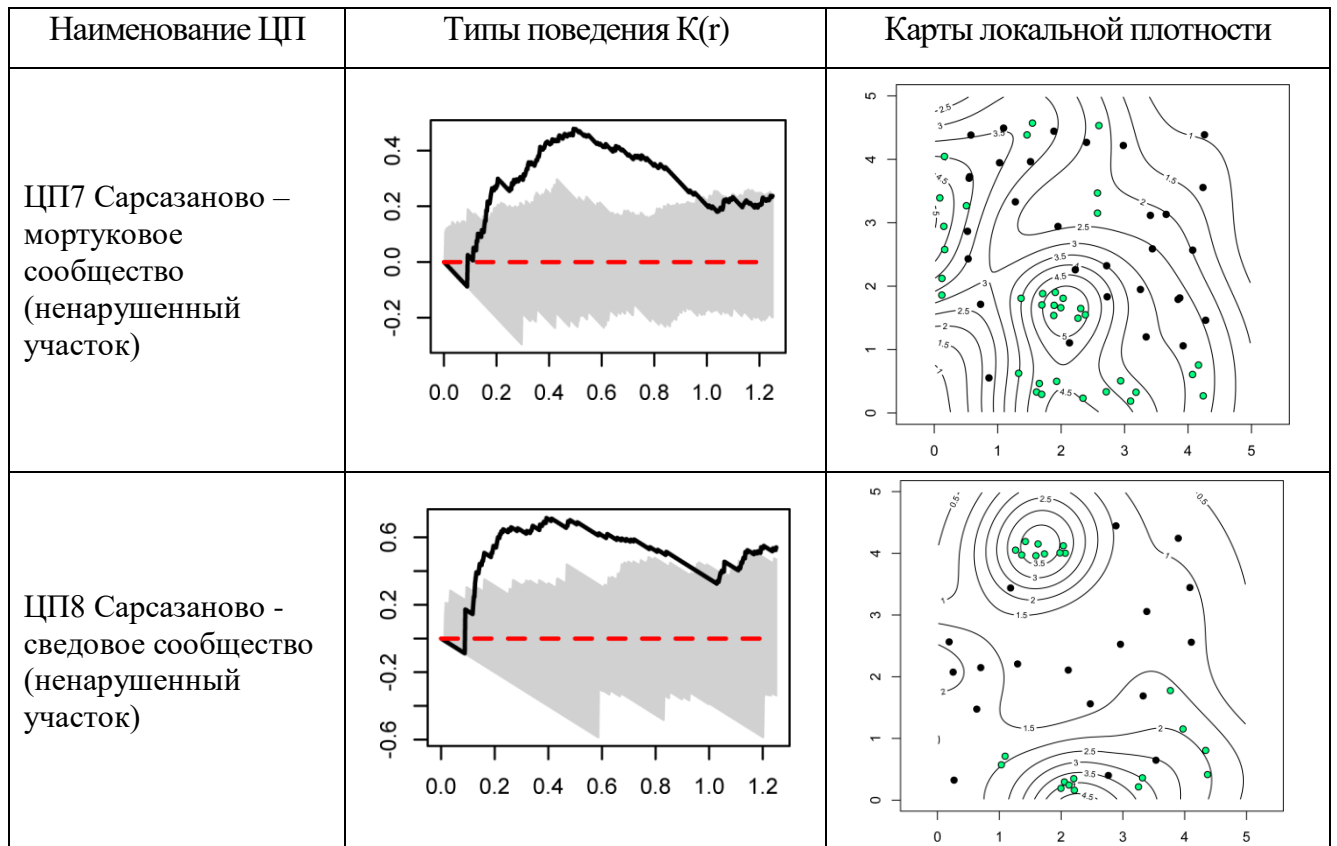


Рис. 23. Пространственная структура размещения прегенеративных особей *Halocnemum strobilaceum* (случайно-контагиозный тип дискретно-континуальный подтип)

3) *Континуально-дискретный подтип характеризуется случайным распределением особей на значительной территории, которые затем объединяются в крупные агрегации.*

В климаксовых сообществах условия для прорастания поросли встречаются на незначительных участках, более рассоленных по отношению к естественному субстрату. Данные островки располагаются случайно, на отдаленном расстоянии от материнских растений. Так, в ЦП10 пространственный рисунок характеризовался постепенным

увеличением плотности особей и образованием больших агрегаций радиусом около 1,2 м. Внутри агрегации особи распределялись случайно на расстоянии 0,5 м (рис.24).

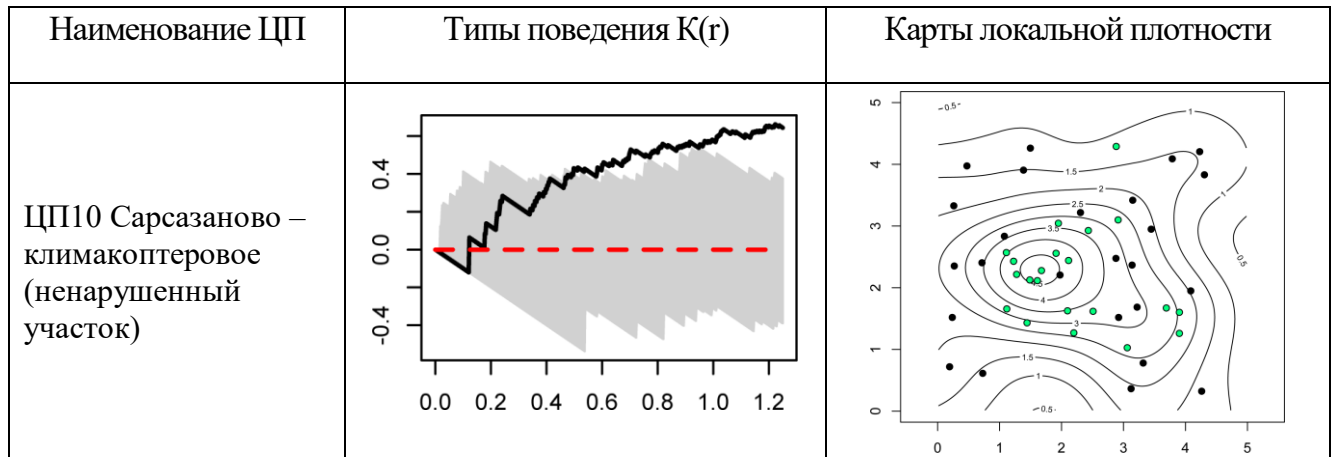


Рис. 24. Пространственная структура размещения прегенеративных особей *Halocnemum strobilaceum* (**случайно-контагиозный тип** *континуально-дискретный подтип*)

При анализе **контагиозного типа** размещения прегенеративных растений был выделен *дискретный подтип* пространственной структуры ЦП. При групповом размещении особи сарсазана формируют агрегации размером 0,7-0,8 м, внутри агрегаций особи распределяются случайно на расстоянии 0,1-0,2 м. Далее отмечается тенденция к формированию более крупных агрегаций 2 порядка радиусом 1,2 м (ЦП1, ЦП4, ЦП6) (рис.25).



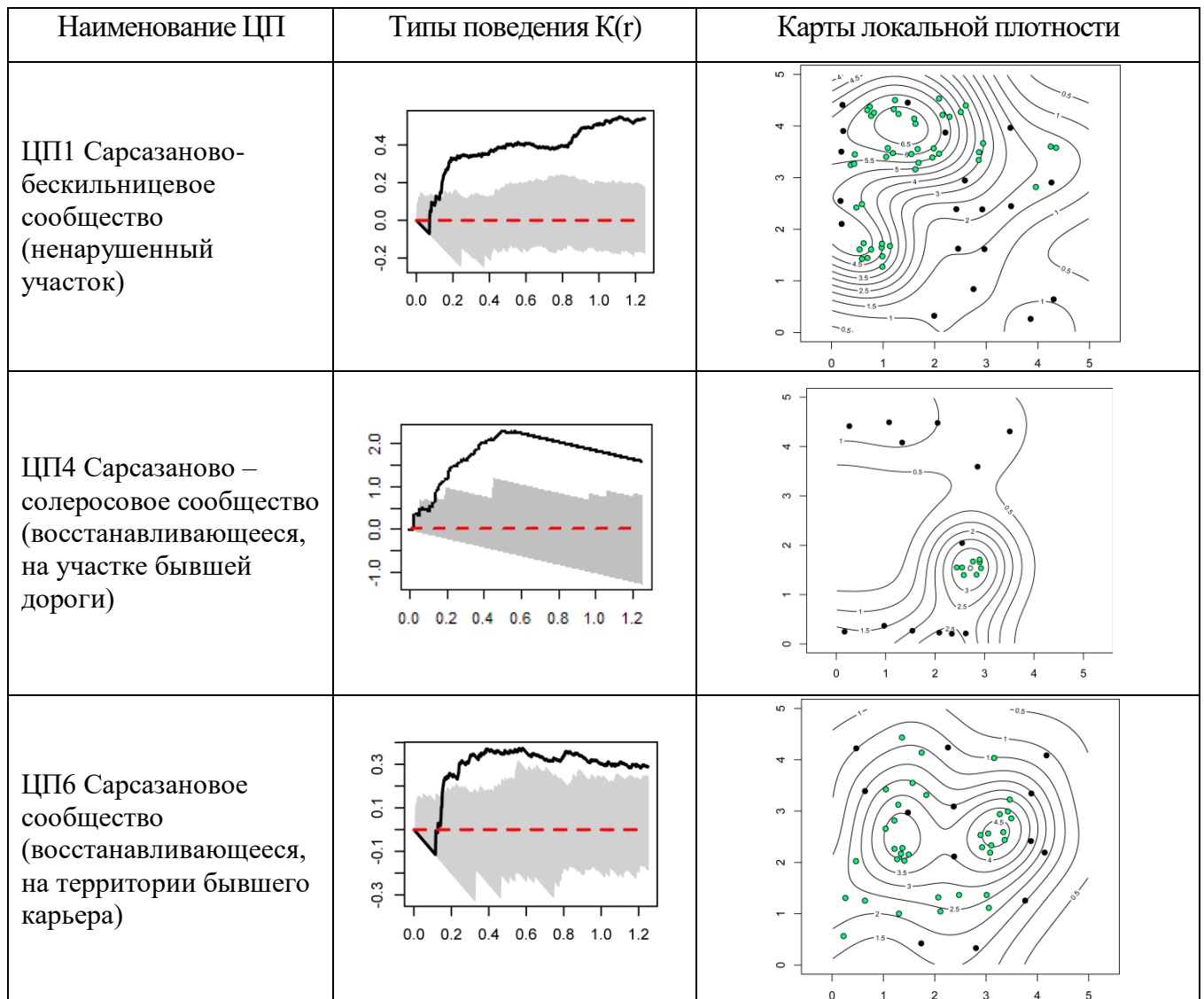


Рис. 25. Пространственная структура размещения прегенеративных особей *Halocnemum strobilaceum* (контагиозный тип дискретный подтип)

Результаты расчетов показывают, что ценопопуляции описываемые в соответствии с классической методикой характеризуются случайным, регулярным и большая часть групповым распределением особей. Но, те же самые ценопопуляции анализируемые с помощью функции Рипли обладают в основном смешанным типом размещения особей (случайно – контагиозным) и всего три ценопопуляции – групповым типом.

Полученные данные демонстрируют, что трансектный метод позволяет зафиксировать только локальное группирование или разреживание особей. Функция Рипли дает возможность оценить характер размещения особей не только внутри локальных группировок, но и способ распространения самих группировок, а также

проверить действительно ли особи расположены случайно или регулярно на территории всей ценопопуляции, или же это разрежение также локально и входит в состав большой агрегации.

Таким образом, современные методы статистической обработки данных дают возможность более подробного выяснения процессов и особенностей пространственного размещения особей.

## ***2. Пространственная структура генеративных особей *H.strobilaceum****

Пространственная структура генеративных особей, определенная на основании поведения функции Рипли, характеризуется **случайным типом** размещения особей. При анализе был выделен один подтип: *континуальный*, так как график не выходил за коридор огибающих случайное распределение. При анализе пространственной структуры отмечались некоторые тенденции к группированию или разреживанию особей в континуальном подтипе.

### *Континуальный подтип*

В данном подтипе 70% ценопопуляций свойственно размещение особей случайным образом без образования агрегаций. Встречаются участки незначимого отталкивания – образование вокруг особей областей пониженной плотности близкой к нулю (Фардеева, 2013) радиусом 0,2 – 0,5 м. Далее области пониженной плотности переходили в области отсутствия взаимодействия, которые характеризовались случайным размещением особей в радиусе до 1,2 м (ЦП1, ЦП4, ЦП6, ЦП7, ЦП8, ЦП9, ЦП10) (прил. 12). Т.е. взрослые особи из-за больших размеров фитогенных полей сначала «отталкиваются» друг от друга на комфортное расстояние, а затем равномерно покрывают территорию, данный механизм внутривидовой конкуренции хорошо заметен на территории ЦП7 (рис.26).

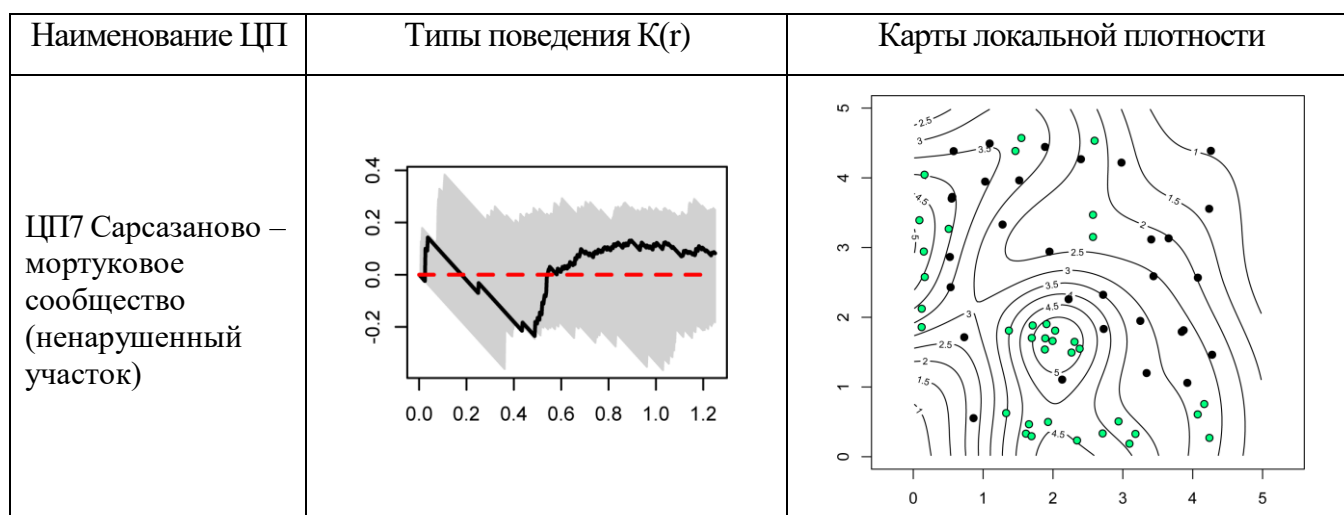


Рис.26. Пространственная структура размещения генеративных особей *Halocnemum strobilaceum* ЦП7 (случайный тип континуальный подтип)

В отдельных ЦП после незначимого отталкивания особей наблюдалась тенденция к агрегированию растений. Так, в сарсазаново – климакоптеровом сообществе (восстанавливаемом, на участке бывшей дороги), в связи с мозаичностью условий обитания, обусловленной строительной деятельностью, наблюдалась склонность к образованию агрегаций 1 порядка в радиусе 0,7 м, и агрегаций 2 порядка радиусе 1 м (ЦП3) рис. 27.

В Сарсазаново – сантоннополынном сообществе (на ненарушенном участке) и сарсазаново-сведовом сообществе (на ненарушенном участке) также отмечалась тенденция группирования особей в радиусе 1 м, что вероятно, обусловлено низким значением мощности фитогенного поля для данных ЦП (ЦП2, ЦП3, ЦП5) рис.27.

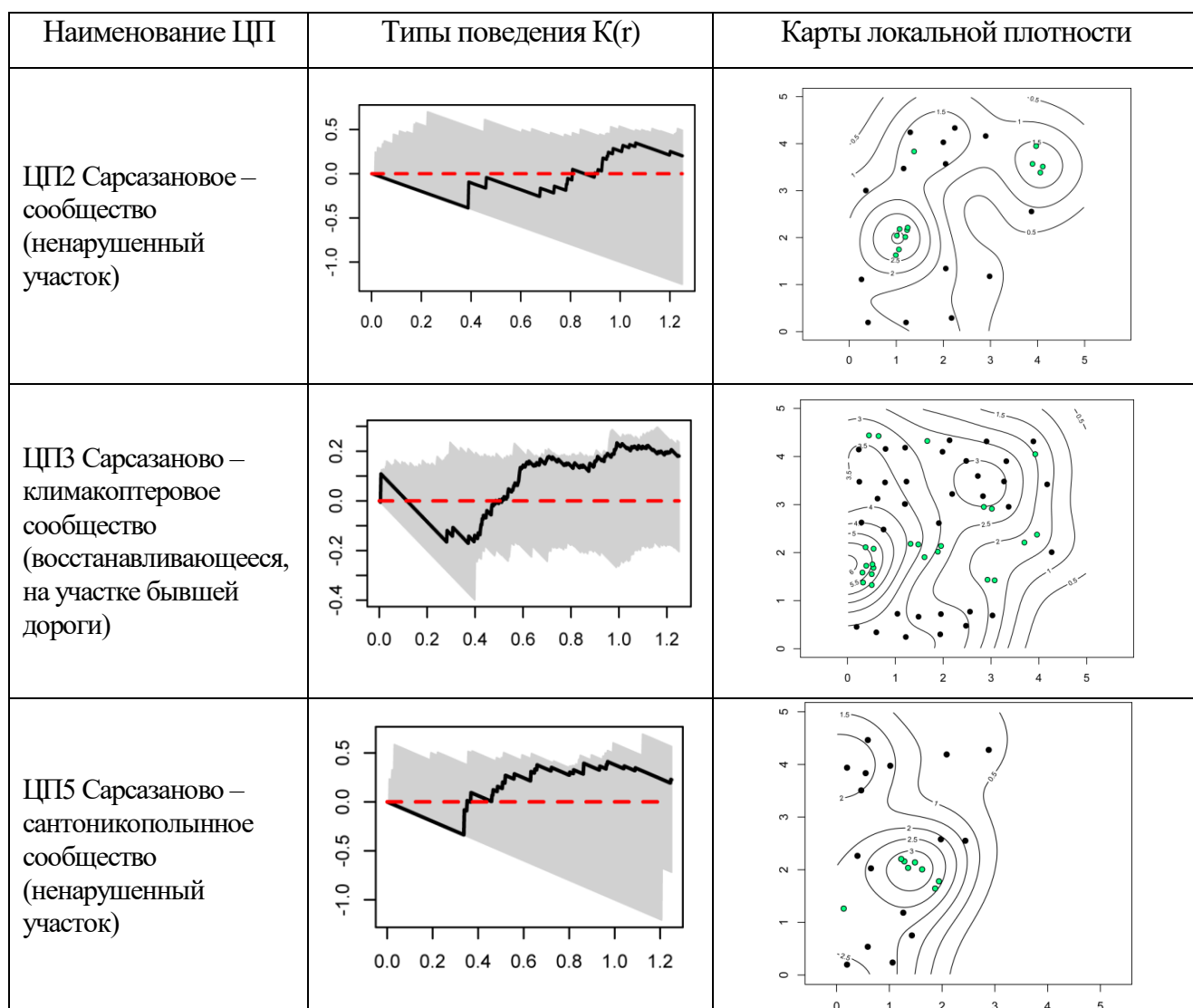


Рис. 27. Пространственная структура размещения генеративных особей *Halocnemum strobilaceum* ЦП2, ЦП3, ЦП5 (случайный тип непрерывный подтип)

Зоны низкой плотности формируются в результате высокой аллелопатической активности зрелых особей. Генеративные особи представляют собой крупные куртины диаметром более 30 см равномерно распределяющиеся по ограниченной территории местообитания - нижней части катены.

Между взрослыми особями происходит довольно четкое разделение пространства, как следствие проявления механизмов внутривидовой конкуренции (Фардеева, 2013). Такое распределение обеспечивает устойчивое состояние ценопопуляций сарсазана, особенно в ненарушенных местообитаниях, но сильно снижает возможность прорастания прегенеративных особей и соответственно увеличения плотности особей.

### ***3.Пространственная структура размещения всех особей *Halocnemum strobilaceum* без выделения онтогенетических состояний***

При выполнении расчетов функции Рипли выявлено, что для всех ценопопуляций свойственен один тип размещения – **случайный** и один подтип – *континуальный*.

#### *Континуальный подтип*

Для части ЦП характерно незначимое отталкивание в радиусе 0,3-0,4 м переходящее в зону отсутствия взаимодействия (ЦП2, ЦП3, ЦП4, ЦП7, ЦП8, ЦП10) (прил.12).

На примере ЦП3 заметно разреживание особей (график функции Рипли ЦП3 на рис.28), несмотря на то, что прегенеративные особи имеют склонность к группированию, узор пространственной структуры ЦП в целом обуславливают генеративные особи имеющие тенденцию к отталкиванию (карта локальной плотности ЦП3) (рис.28).

Встречались ЦП в пространственной структуре которых отмечалось отсутствие как отталкиваний, так и агрегирования, т.е. особи, распределялись случайным образом, данная закономерность видна на примере ЦП9 (рис.28).

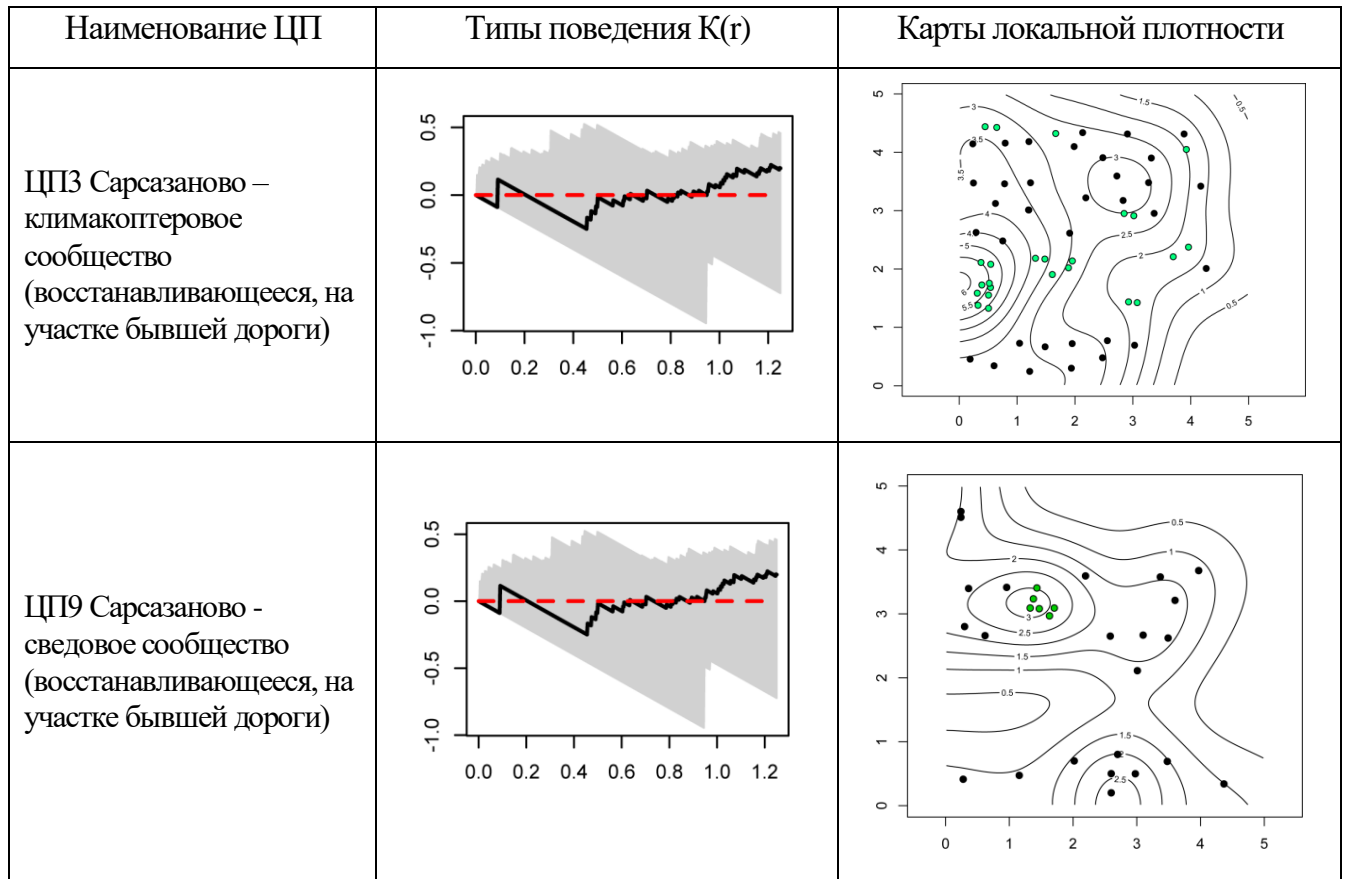


Рис. 28. Пространственная структура размещения всех особей *Halocnemum strobilaceum* без выделения онтогенетических состояний ЦПЗ, ЦП9 (случайный тип континуальный подтип)

В подтипе выделялись ЦП, в которых отмечалась тенденция к образованию агрегаций (ЦП1, ЦП5, ЦП6) (рис.29). В данных ЦП зоны незначимого отталкивания размером 0,2-0,6 м переходили в зону отсутствия взаимодействия, а далее группировались в радиусе 1,1 м.

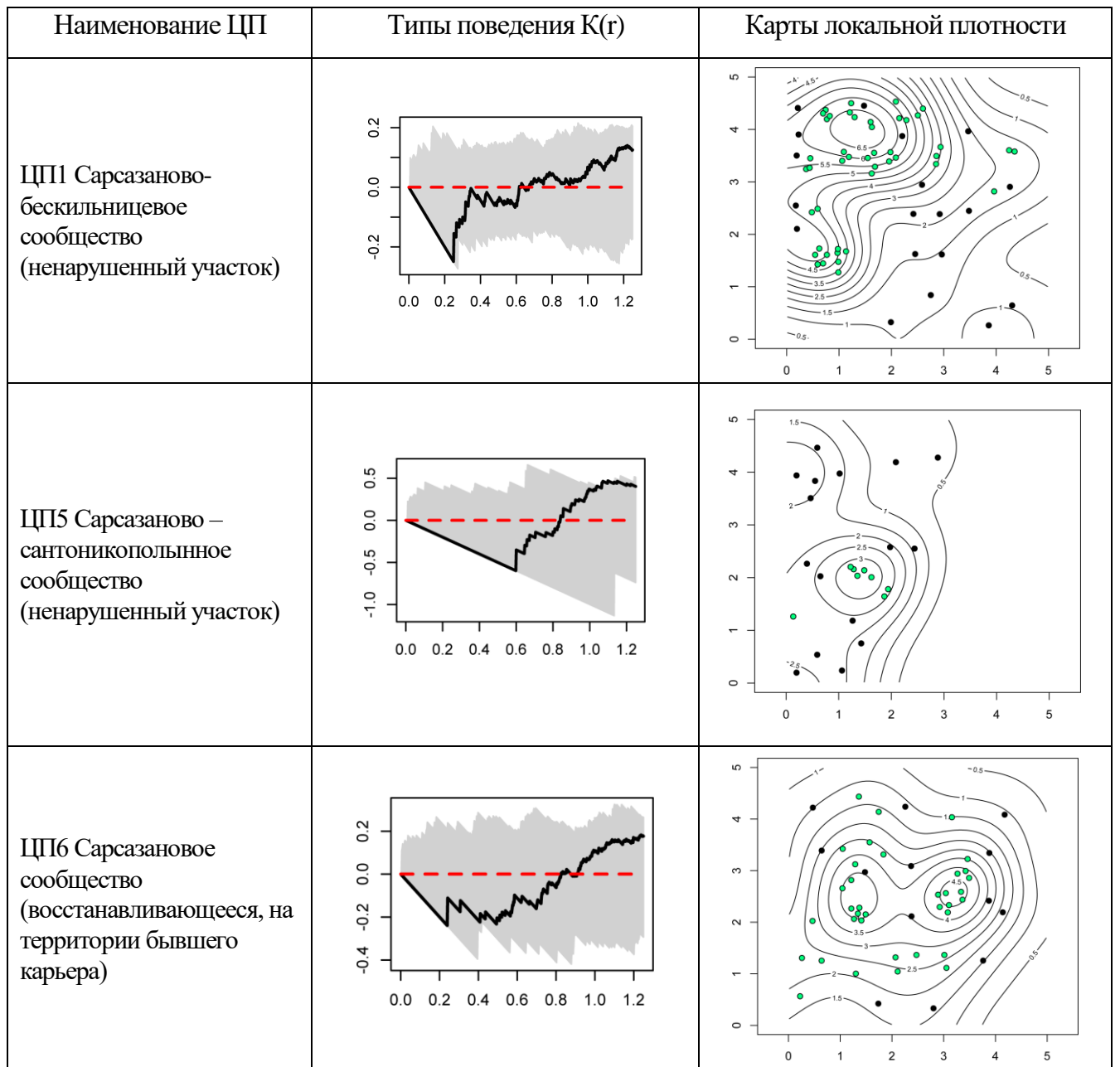


Рис. 29. Пространственная структура размещения всех особей *Halocnemum strobilaceum* без выделения онтогенетических состояний ЦП1, ЦП5, ЦП6 (случайный тип континуальный подтип)

Современный статистический метод показал, что группирование прегенеративных растений не влияет на пространственный рисунок ценопопуляций в целом, в отличие от генеративных особей, случайное размещение которых определяет случайный тип пространственной структуры всех исследованных ЦП.

#### ***4.Пространственная структура взаимного размещения прегенеративных и генеративных особей *H.strobilaceum****

Современный статистический метод, основанный на использовании кросс-функции Рипли позволил выполнить оценку взаимного размещения генеративных и прегенеративных особей. Так для всех ЦП отмечался **случайный** тип размещения растений, в котором выделялся один подтип – *континуальный*.

##### *Континуальный подтип*

Анализ показал наличие зон незначительного отталкивания, между прегенеративными и генеративными особями радиусом 0,2 м - 0,4 м (ЦП1, ЦП2, ЦП6, ЦП7, ЦП10) (прил. 12). Данная тенденция проиллюстрирована графиком функции Рипли на примере ЦП7 (рис. 30).

Отмечались значительные участки пониженной плотности радиусом 0,8 м - 1,2 м (ЦП3, ЦП4, ЦП8.) (прил. 12). Отчуждение возникает, вероятно, из-за наличия фитогенного поля взрослых особей, препятствующего прорастанию семян вблизи материнского растения, пример представлен для ЦП8 (рис.30).

Также наблюдалось случайное взаимное распределение особей без зон отталкивания и без образования скоплений, обусловленное неоднородностью условий нарушенной территории, включающей конкуренцию – взрослые особи занимали засоленные сохранившиеся участки, молодые растения расселялись на вновь появившихся, свободных от аллелопатических соединений территориях – ЦП9 (рис.30).



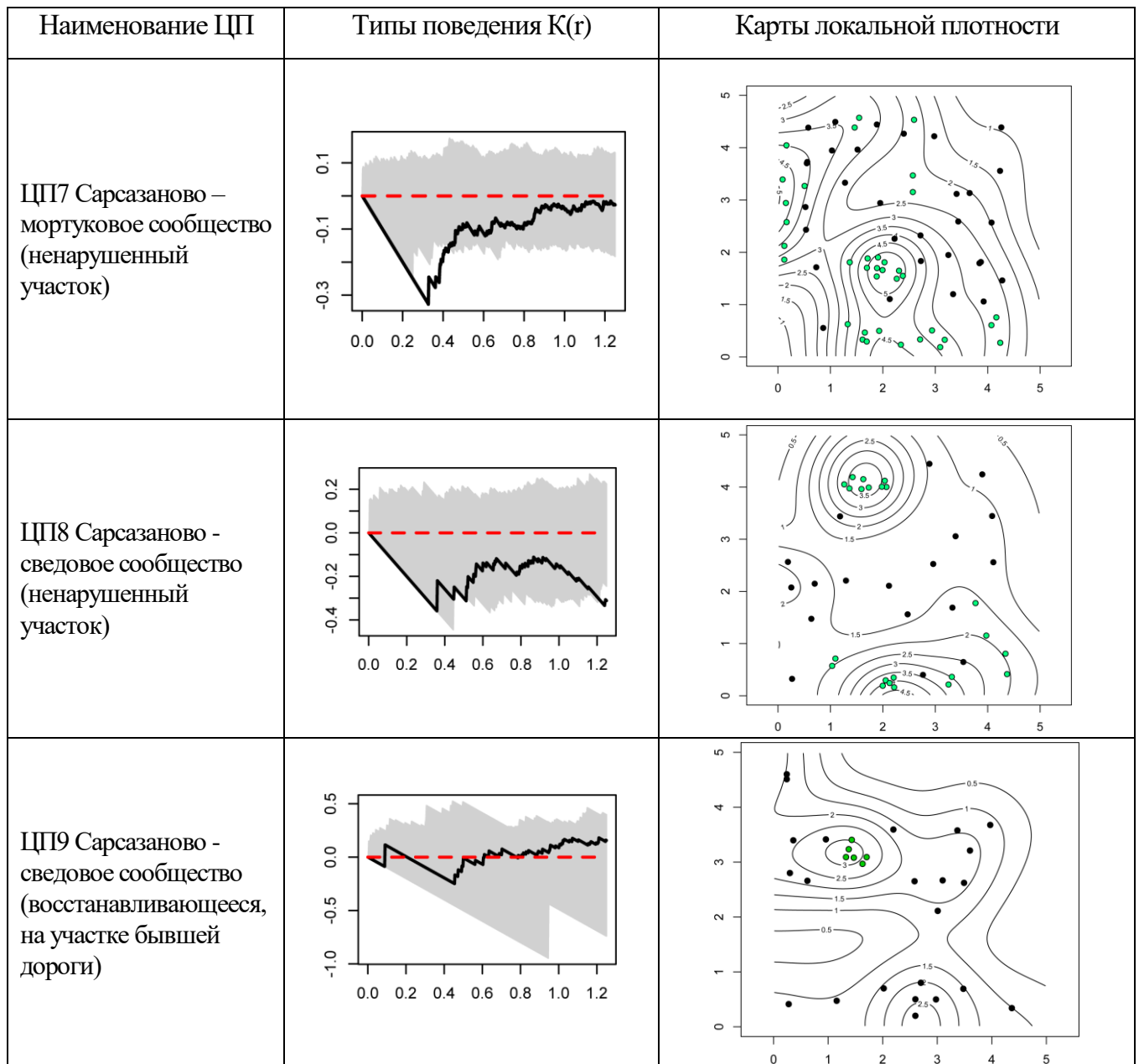


Рис. 30. Пространственная структура взаимного размещения прегенеративных и генеративных особей *Halocnemum strobilaceum* ЦП7, ЦП8, ЦП9 (случайный тип континуальный подтип)

Для данного подтипа характерно незначимое отталкивание в радиусе 0,6 м переходящее в зону отсутствия взаимодействия и далее переходящее в не ярко выраженное агрегирование ЦП 5 (рис.31).

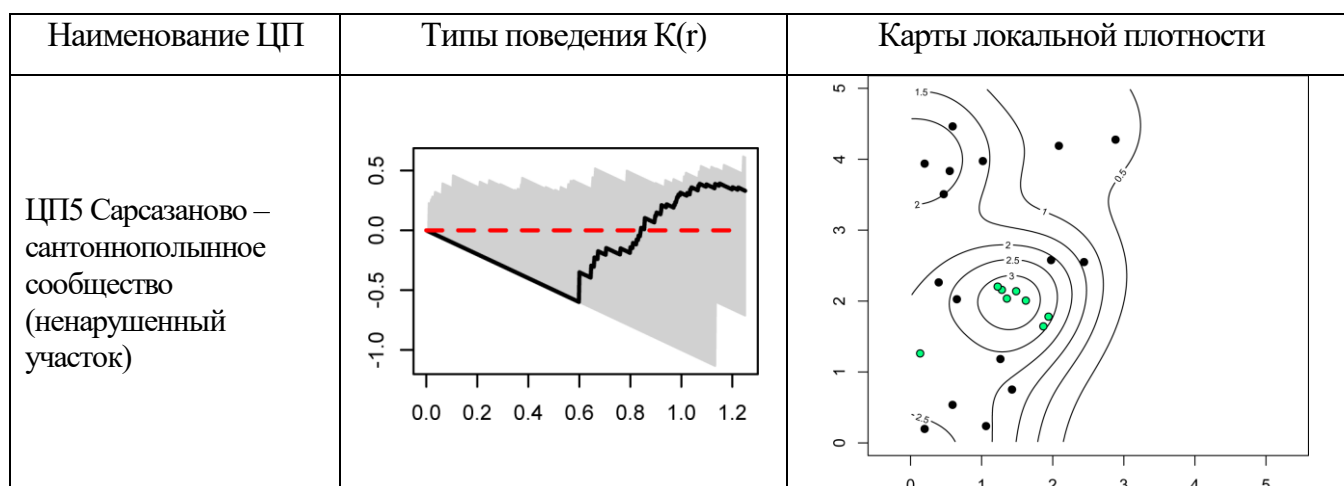


Рис. 31. Пространственная структура взаимного размещения прегенеративных и генеративных особей ЦП5 *Halocnemum strobilaceum* (случайный тип континуальный подтип)

Согласно современным математическим методам выявлено, что в целом для ценопопуляций *Halocnemum strobilaceum* характерно наличие трех типов и 5 подтипов пространственного размещения (табл. 6).

Таблица 6

Типы и подтипы пространственного распределения особей *Halocnemum strobilaceum*

Тип	Подтип	Особенности пространственного размещения
<b>1. Случайно-контагиозный</b>	<i>1. Дискретный</i>	1) Мелкие агрегации радиусом 0,6 - 0,9 м, внутри которых особи распределялись случайно на расстоянии 0,1-0,2 м, агрегации также размещались случайным образом
		2) Крупные агрегации радиусом 1 - 1,2 м, внутри которых особи распределялись случайно на расстоянии 0,2 м, агрегации также размещались случайным образом
	<i>2. Дискретно-континуальный</i>	1) Крупные агрегаций 1 порядка радиусом 0,9-1 м. Внутри группировок особи распределяются случайно на расстоянии около 0,2 м. Агрегации размещались случайным образом, но отмечалась тенденция к образованию агрегаций 2 порядка радиусом 1,2 м
	<i>3. Континуально-дискретный</i>	1) Случайное размещение с постепенным увеличением плотности особей на расстоянии 0,6 м и образование больших агрегаций радиусом около 1,2 м. Внутри агрегации особи распределялись случайно на расстоянии 0,5 м
<b>2. Контагиозный</b>	<i>1. Дискретный</i>	1) Агрегации размером 0,7-0,8 м, внутри агрегаций особи распределяются случайно на расстоянии 0,1-0,2 м. Далее отмечается тенденция к формированию более крупных агрегаций 2 порядка радиусом 1,2 м

Тип	Подтип	Особенности пространственного размещения
<b>3. Случайный</b>	<i>1.Континуальный</i>	1) Образование вокруг особей областей пониженной плотности близкой к нулю радиусом 0,2 – 0,6 м. Далее области пониженной плотности переходили в области отсутствия взаимодействия, которые характеризовались случайным размещением особей в радиусе от 1,1 до 1,2 м.
		2)Тенденция к образованию агрегаций 1 порядка в радиусе 0,7 м, и агрегаций 2 порядка в радиусе 1 м.
		3)Незначимое отталкивание в радиусе 0,2-0,4 м переходящее в зону отсутствия взаимодействия.
		4) Отсутствие, как отталкиваний, так и агрегирования, т.е. особи, распределялись случайным образом.
		5) Формирование значительных участков пониженной плотности радиусом 0,8 м - 1,2 м
		6)Незначимое отталкивание в радиусе 0,6 м переходящее в зону отсутствия взаимодействия и далее переходящее в не ярко выраженное агрегирование

Агрегирование в большей степени свойственно прегенеративным растениям, группирующимся на небольших участках свободных от солей и аллелопатического воздействия. Случайное размещение характерно для генеративных растений, распределяющихся на однородных рассоленных под воздействием хозяйственной деятельности землях, или равномерно засоленных естественных участках обитания. Особи, не разделенные по онтогенетическим группам, также размещаются случайно, что подтверждает ведущую роль генеративных растений в создании пространственного узора ценопопуляций. Взаимное размещение характеризуется «отталкиванием» прегенеративных особей от генеративных, вследствие воздействия аллелопатических соединений взрослых растений, препятствующих прорастанию поросли вблизи материнского куста.

Размеры фитогенных полей элементов ЦП в процессе онтоморфогенеза увеличиваются от прегенеративных состояний к зрелому и старому генеративному, и частично уменьшаются к сенильному состоянию. При анализе коэффициентов напряженности фитогенных полей не было зафиксировано зависимости полученных значений от перспективности или неустойчивости ценопопуляций. Исследуемые ценопопуляции характеризовались низкой плотностью распределения растений 0,84-2,6

особь/м<sup>2</sup>, что повлияло на низкий коэффициент напряженности фитогенного поля, который изменялся в пределах от 0,12 до 0,46 (прил.9). Максимальной мощности фитогенные поля достигают у ЦП1 и ЦП2 (131,03 г/м<sup>2</sup> и 103,91 г/м<sup>2</sup>). В данных ценопопуляциях преобладают особи в  $g_3$  состоянии, обладающие большой мощностью фитогенного поля, что, вероятно, обуславливает высокие значения Nфп. Минимальная мощность фитогенного поля отмечалась в малочисленных ценопопуляциях со случайно распределенными по территории особями - ЦП4 и ЦП5 (27,9 г/м<sup>2</sup> и 23,23 г/м<sup>2</sup>) (прил.9).

Также, для всех ЦП сарсазана, в ходе расчетов был получен отрицательный коэффициент сопряженности Пирсона (прил.10). Сарсазан шишковатый является видом-доминантом на исследуемой территории, характеризуется большим размером фитогенного поля и степенью аллелопатического воздействия, следовательно, его распределение не зависит от сопутствующих видов.

## 6.2. Пространственная структура ценопопуляций *Artemisia santonica*

### а) Трансектный метод

#### 1. Пространственная структура размещения прегенеративных особей *A. santonica*

При анализе пространственной структуры прегенеративных особей выявлено три типа размещения растений: **групповое, случайное и регулярное.**

Для большей части трансект, исследуемых ценопопуляций (**70%**) свойственно групповое размещение. Значение  $K (\sigma^2)$  колебалось в пределах от 1,17 до 7,83 (прил.8).

В некоторых ценопопуляциях наблюдались довольно высокие показатели коэффициента дисперсии - 4,29 (ЦП8); 4,86 (ЦП4); 5,64 (ЦП5); 7,83 (ЦП2). Так в сантоникопольно – анизантовом сообществе (ЦП8), размещающемся на участке с естественным почвенно-растительным покровом, возрастной спектр представлен одним максимумом, приходящимся на молодое генеративное состояние, в целом по численности преобладают растения генеративного и сенильного состояний. Однако, исследуемая ценопопуляция характеризовалась высоким значением коэффициента дисперсии именно прегенеративных особей. Данное явление объясняется тем, что несмотря на низкое число проростков, ювенильных и имматурных растений – 13 шт, все они располагались в одной группе, на одном участке размером около  $1\text{ м}^2$ , в то время, как растения остальных возрастных состояний были распределены случайным образом (прил.8., рис.32).

В сантоникопольно - анизантовом сообществе (ЦП4) располагающемся на участке, нарушенном выпасом, возрастной спектр представлен двумя максимумами приходящимися на проростки и молодое генеративное состояния. В ЦП4 также как и в ЦП8 проростки сгруппировались в одном участке, что и обусловило высокое значение  $K (\sigma^2)$  равное 4,86, а особи генеративных и сенильных состояний размещались случайно (прил.8., рис.32).

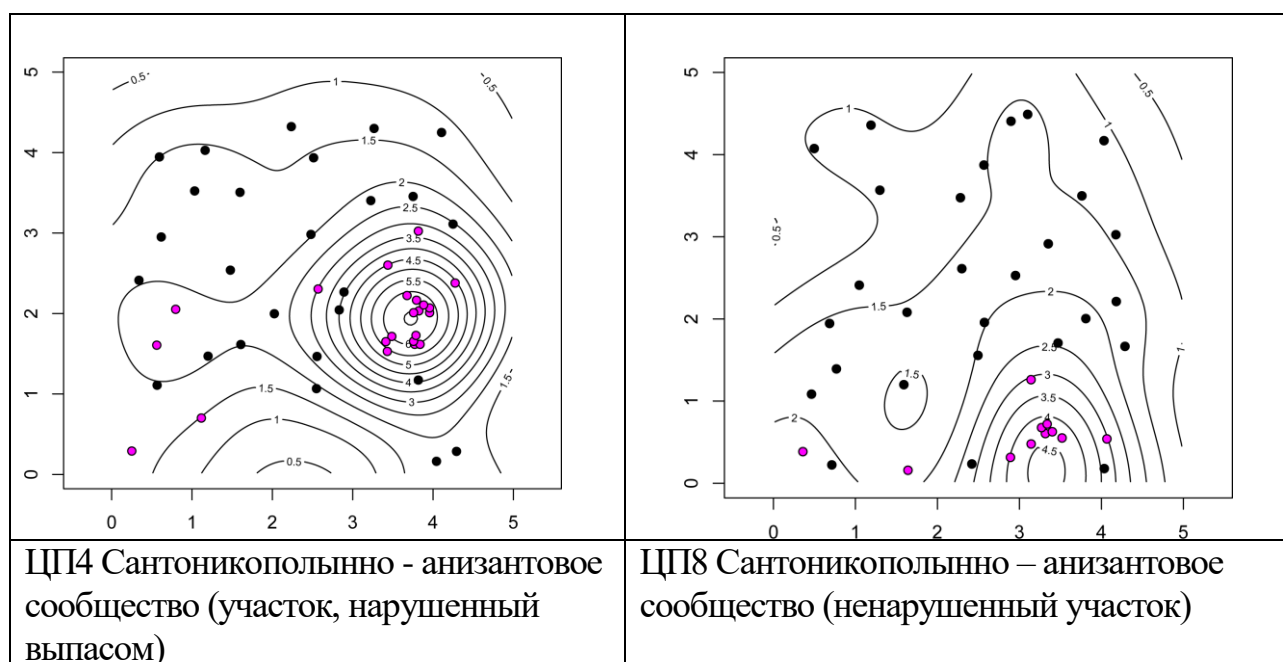


Рис.32. Карты – схемы локальной плотности ЦП4, ЦП8 *Artemisia santonica*

В ЦП5 (5,64), и ЦП2 (7,83) особи группируются в связи с наличием пятен свободных участков, образовавшихся в результате уничтожения растительности в процессе строительных работ.

Описываемая мозаичность распределения особей связана с пастбищным эффектом, который привел к уничтожению большого количества растений регенеративного состояния на всей территории ценопопуляции за исключением участка с их локальным скоплением.

В 17% ценопопуляций (ЦП5 трансекта №2, ЦП6 трансекты №№1, 2, 3, ЦП7 трансекты №№2, 4) (прил.8) особи распределяются **регулярно**. Смена группового размещения на регулярное распределение растений на отдельных участках ценопопуляций является следствием мозаичности условий обитания. Причинами неоднородности территорий являлись выпас и производственная деятельность. На выпасаемых территориях неравномерность достигается вытаптыванием и поеданием части растений (ЦП7 трансекта №4) (прил.8).

Влияние на динамику степной растительности, в том числе на ее возрастной состав выпаса скота отмечалось в ряде работ (Высоцкий, 1915, 1922-1923; Лавренко, 1940, 1954; Пачоский, 1917).

В связи с низкой плотностью растений - 1,2 особь/м<sup>2</sup>, обусловленной нарушением целостности почвенно-растительного покрова прокладкой трубопровода особи также распределяются регулярным образом (в ЦП5 на трансекте №2) (прил.8).

В ценопопуляциях не подверженных хозяйственному воздействию также встречались участки с однородными условиями близкими к оптимальным, на которых особи размещались **регулярно** (в ЦП6 на трансекте №2).

Особи размещались **случайно** в **13 %** исследуемых трансект: ЦП4 трансекта №4, ЦП7 трансекта №1, ЦП8 трансекта №2, ЦП9 трансекты №№ 1, 5, это большей частью ценопопуляции подверженные выпасу, на которых оставшиеся прегенеративные растения рассредоточились случайным образом.

## ***2. Пространственная структура размещения генеративных особей *A. santonica****

При анализе пространственной структуры генеративных особей в **70%** трансект наблюдалось **регулярное** распределение особей, коэффициент дисперсии изменялся в пределах 0,17-0,88 (прил.8).

Для трансэлювиального участка катены характерны частые процессы вымываемости сточными водами. Вероятно, во время очередного интенсивного смыва склона появились условия благоприятные для прорастания семян и их дальнейшего закрепления на территории. Таким образом, полынь сантонийская более равномерно покрывала среднюю часть склона катены.

Для верхней части склона характерно более низкое содержание влаги, для нижней части склона свойственно более высокое содержание скапливающихся со стоками химических соединений, что в свою очередь обуславливает пятнистость субстрата и пятнистость пространственной структуры. Так для **23%** трансект свойственно **контагиозное** размещение. Максимальное значение коэффициента дисперсии в пределах 2-2,13 отмечалось в ЦП4 трансекта №1, ЦП5 трансекта №2 и ЦП7 трансекта №1. При этом плотность растений в трансектах была довольно низкой 0,4-1,8 особь/м<sup>2</sup> и фактически заметного группирования особей не наблюдалось.

**Случайное** распределение встречалось в **7%** трансект: ЦП2 трансекта №4, ЦП7 трансекта №2, ЦП9 трансекта №1 и обусловлено низкой плотностью особей из-за выпаса и хозяйственной деятельности (прил.8).

### ***3. Пространственная структура размещения всех особей *A. santonica* без выделения онтогенетических состояний***

Расчет, выполненный для всех особей полыни сантонийской без учета возрастных состояний, показал **регулярное** размещение особей в **55 %**, **агрегированное** в **43 %** трансект и **случайное** только в **2%** (прил.8).

Полученные значения коэффициентов дисперсии показывают, что почти половина территории обитания полыни сантонийской характеризуется пятнистостью благоприятных участков, подходящих для размещения исследуемого вида. Такая мозаичность обусловлена интенсивным выпасом в данной части склона (нижняя часть трансэля).

Для второй половины территории (верхняя часть трансэля) свойственны более стабильные условия обитания, т.к. благодаря выносу с верхней части со сточными водами значительного количества химических соединений, данный участок более благоприятен для расселения особей на комфортном расстоянии друг от друга.

Для выявления закономерностей размещения особей полыни сантонийской была проанализирована возрастная структура и плотность агрегаций первого и второго порядка на территориях с оптимальными условиями жизни (ЦП8 ненарушенный участок) и неблагоприятным режимом (ЦП4 участок, нарушенный выпасом).

Анализ показал, что в агрегациях первого порядка, размером  $1 \text{ м}^2$ , на ненарушенной территории максимальная плотность составляет 6 особей. Основная часть растений, образующих группировки на небольших площадях, представлена прегенеративными возрастными состояниями (рис. 33).

При увеличении исследуемых квадратов до  $4 \text{ м}^2$  образуются агрегации 2 порядка с максимальной плотностью 13 особей, основными возрастными состояниями формирующими данные группировки являются  $p$ ,  $it$ ,  $g_1$  (рис.33).

В агрегациях первого порядка формирующихся на нарушенной территории максимальная плотность составляет 11 особей, представленных  $p$ ,  $j$ ,  $g_1$  возрастными состояниями (рис.33).



В агрегациях 2 порядка значительно увеличивается число растений - до 24 особей, их возрастной спектр представлен практически всеми возрастными состояниями с преобладанием  $p$ ,  $g_1$  (рис.33).

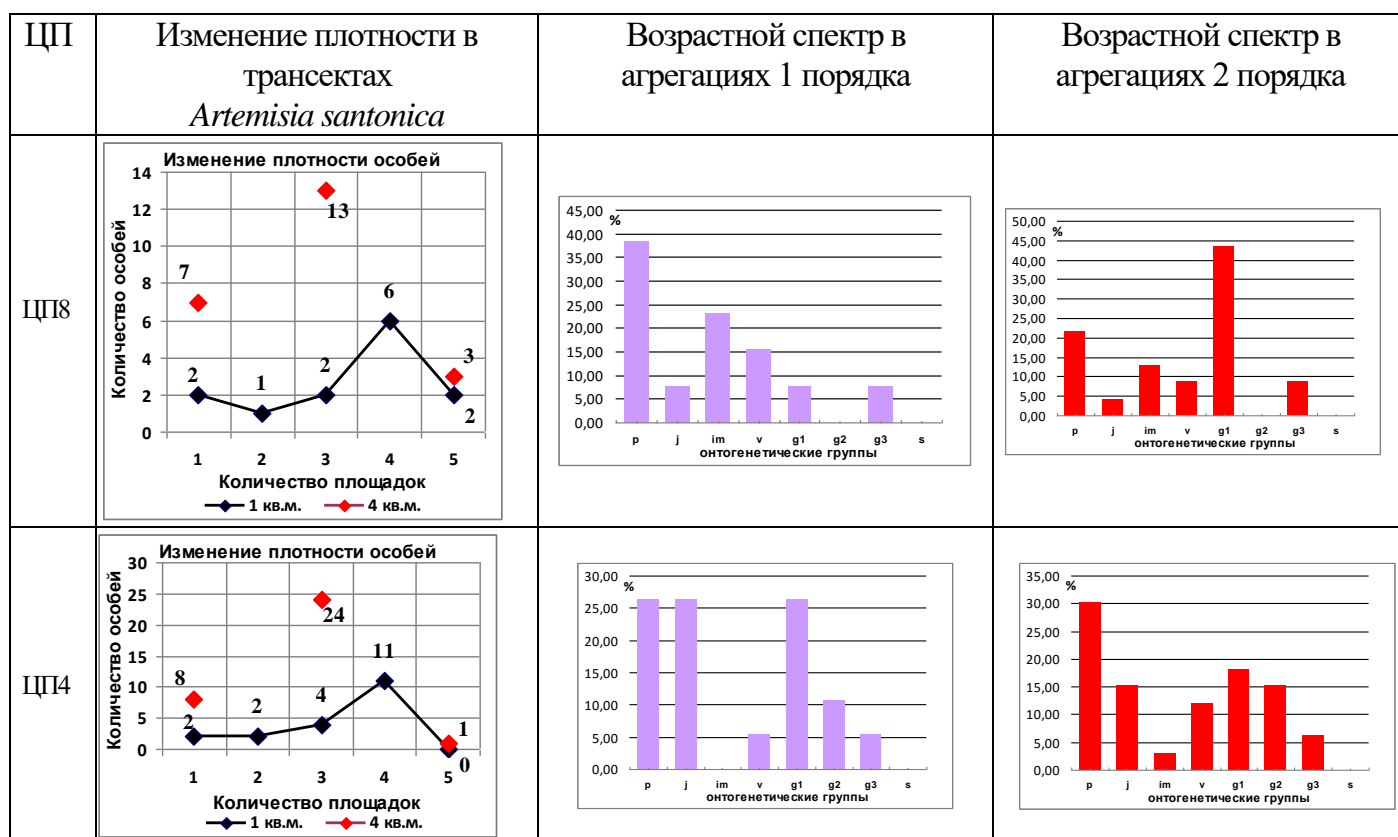


Рис.33. Показатели плотности и возрастные спектры в агрегациях 1 и 2 порядка в ЦП4 и ЦП8 *A. santonica*

Результаты расчетов показали, что в условиях отсутствия антропогенного воздействия небольшие группировки образуются, в основном, из прегенеративных растений. Взрослые растения распространены более равномерно и могут принимать участие в более крупных агрегациях второго порядка. В благоприятных условиях агрегации первого и второго порядка представлены небольшим количеством особей.

На нарушенных территориях мозаичность благоприятных участков обуславливает образование агрегаций с большим числом особей, практически всех возрастных состояний.

**б) Современный математический метод****1. Пространственная структура размещения прегенеративных особей *A. santonica***

В 70% исследуемых ценопопуляций отмечалось **контагиозное** распределение особей, в 20% **случайно-контагиозное**, в 10% **случайное**.

Для прегенеративных особей полыни сантонийской в основном характерен **контагиозный тип дискретный подтип** размещения особей.

В дискретном подтипе было выделено три направления формирования пространственной структуры.

Для первого направления характерно образование крупных агрегаций размером 1,1 м, внутри которых особи распределяются случайно, на расстоянии 0,1 м, сами агрегации также распределяются случайным образом (ЦП2) (рис.34).

Во втором направлении отмечалась тенденция к образованию скоплений 1 порядка радиусом 0,3 м и 2 порядка радиусом 1,2 м, что можно наблюдать на примере ЦП3 (рис.34) и на примере ЦП6 (прил.12).

Согласно третьему направлению образовывались крупные скопления размером 1,2 м, внутри которых особи располагались случайно на расстоянии 0,1 м ЦП7 (рис.34) (ЦП4, ЦП5, ЦП8) (прил.12).

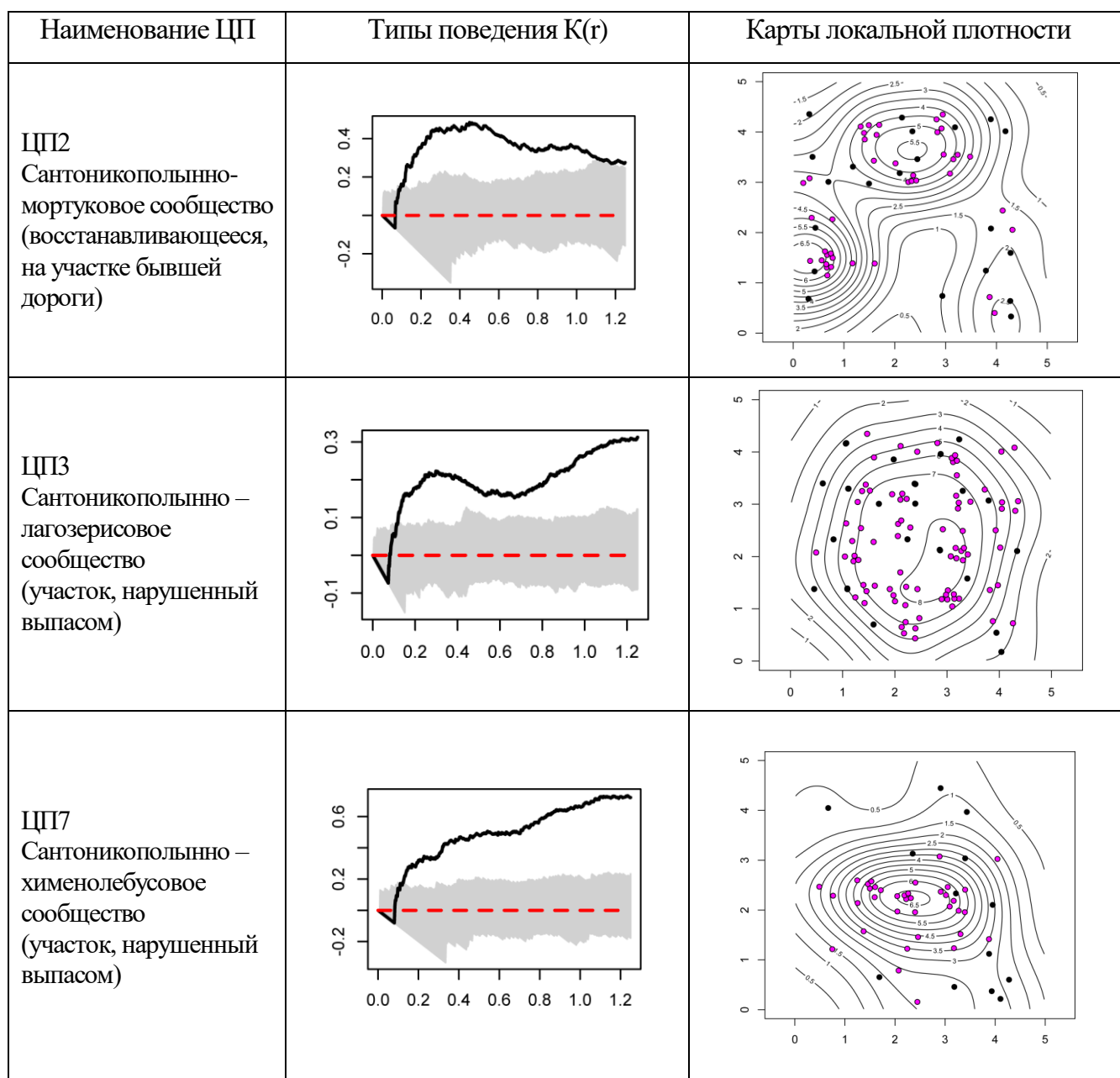


Рис. 34. Пространственная структура размещения прегенеративных особей *Artemisia santonica* ЦП2, ЦП3, ЦП7 (**контагиозный тип дискретный подтип**)

На картах локальной плотности заметна пятнистость, которая обуславливается антропогенным прессом, а также характерными особенностями трансэлювиальной части катены, для которой свойственно неравномерное распределение влаги и химических соединений, стекающих по склону (рис.35).

Так ЦП2, ЦП3, ЦП7 находились под воздействием выпаса, приводящего к частичному скусыванию, уплотнению почвенного покрова, вытаптыванию отдельных особей. Уплотнение также приводило к затруднению прорастания семян (Работнов, 1984). Плотность растений в группах была довольно высока до 8 особей/м<sup>2</sup>.

В 20% трансект ЦП полыни сантонийской отмечался **случайно-контагиозный тип** размещения особей, в котором выделялись два подтипа: 1) *дискретно-континуальный* и 2) *континуально-дискретный*.

1) *Дискретно-континуальный подтип*

Особи объединялись в небольшие группы радиусом 0,5 м, которые распределялись случайным образом. Внутри агрегаций особи также распределялись случайно на расстоянии 0,1 м. (рис.35). Образование микрогруппировок обусловлено неравномерностью условий обитания на склоне катены. При этом плотность растений в маленьких скоплениях более низкая по сравнению с контагиозным типом и составляет 5 особей/м<sup>2</sup>.

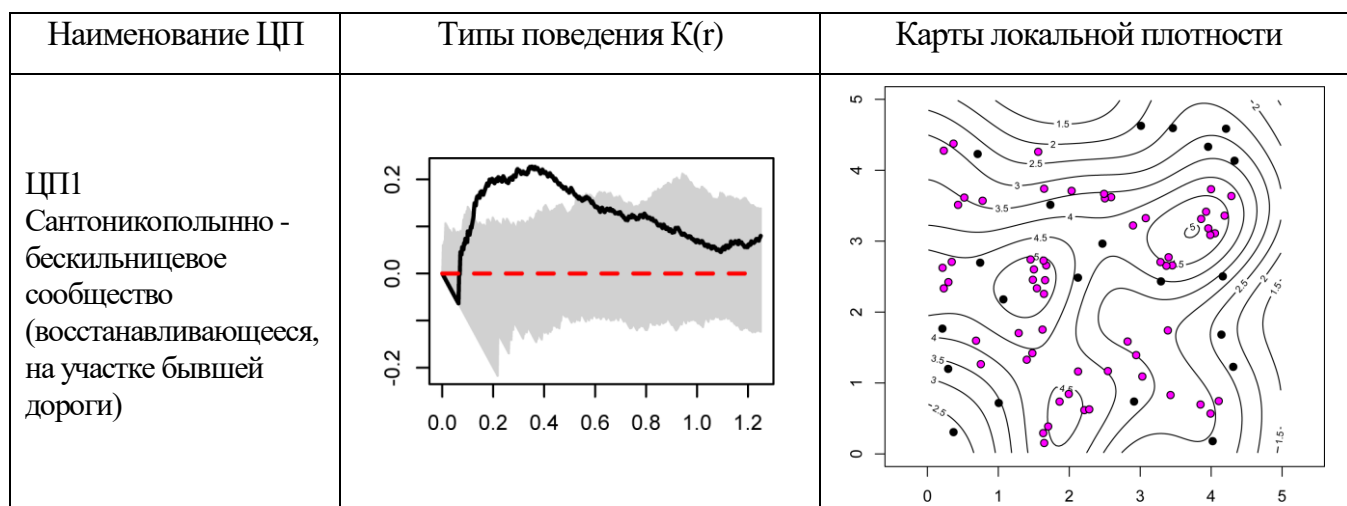


Рис. 35. Пространственная структура размещения прегенеративных особей *Artemisia santonica* (**случайно-контагиозный тип дискретно-континуальный подтип**)

2) *Континуально-дискретный подтип*

Отмечается тенденция к агрегированию (так называемая агрегация 1 порядка, внутри которой особи находятся на расстоянии 0,1 м) далее формируется крупная агрегация размером 1,2 м, внутри которой образования близкие к агрегациям 1 порядка находятся на расстоянии 0,6 м (рис.36).

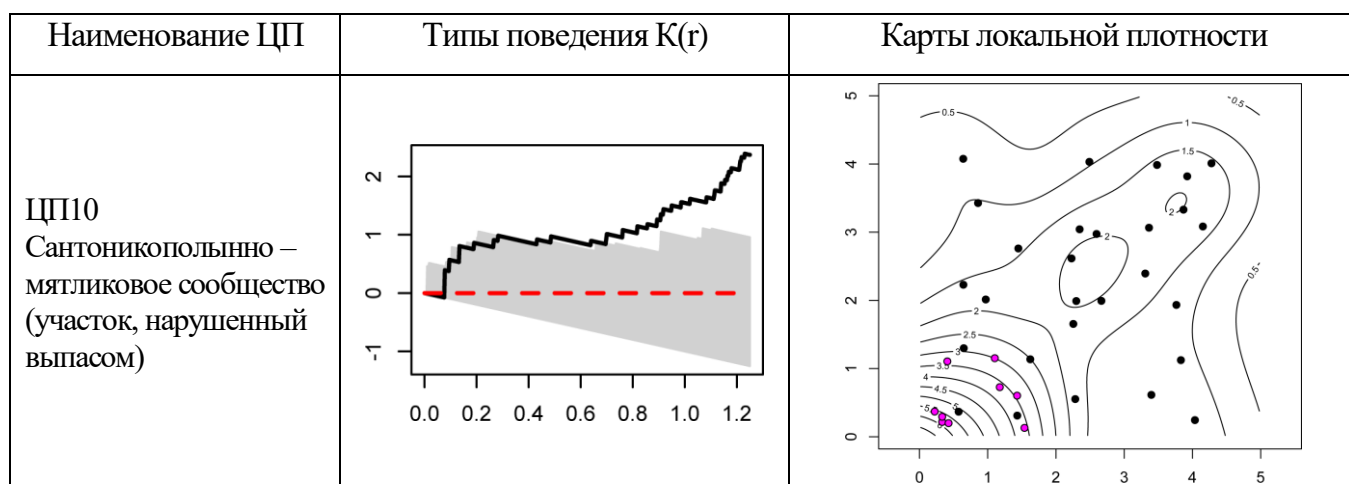


Рис. 36. Пространственная структура размещения прегенеративных особей *Artemisia santonica* (случайно-контагиозный тип континуально - дискретный подтип)

В 10% трансект ЦП полны сантонийской отмечено случайное размещение особей, для которого свойственно отсутствие зон агрегирования и отталкивания – континуальный подтип рис.37.

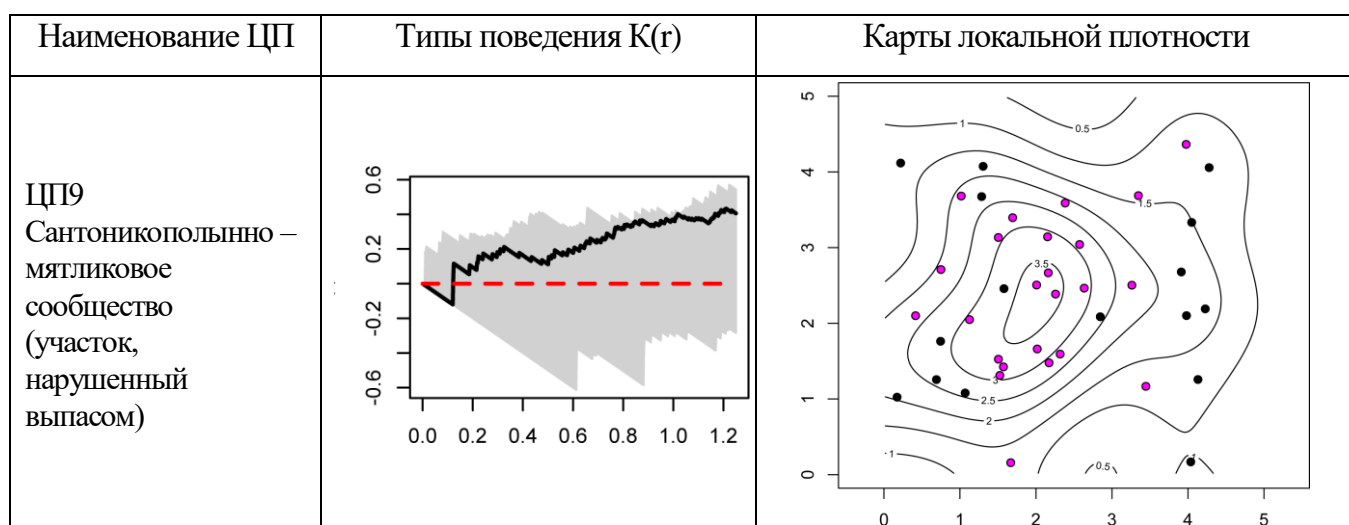


Рис. 37. Пространственная структура размещения прегенеративных особей *Artemisia santonica* (случайный тип континуальный подтип)

Мятликово-сантоникопольнное сообщество (ЦП9) характеризовалось несвойственным для прегенеративных растений случайным типом пространственной структуры. Разреженный тип размещения был обусловлен интенсивным выпасом, ставшим причиной снижения плотности особей до 3,5 особей/м<sup>2</sup>.

## 2. Пространственная структура размещения генеративных особей *A. santonica*

При анализе с помощью функции Рипли во всех исследуемых ЦП выявлен **случайный тип континуальный подтип** размещения растений.

В основном для данного подтипа характерно отсутствие агрегаций и наличие небольшого, почти нефиксируемого, незначимого отталкивания в радиусе 0,2-0,3 м ЦП5 (рис.38), ЦП1, ЦП2, ЦП4, ЦП7, ЦП8, ЦП9, ЦП10 (прил.12).

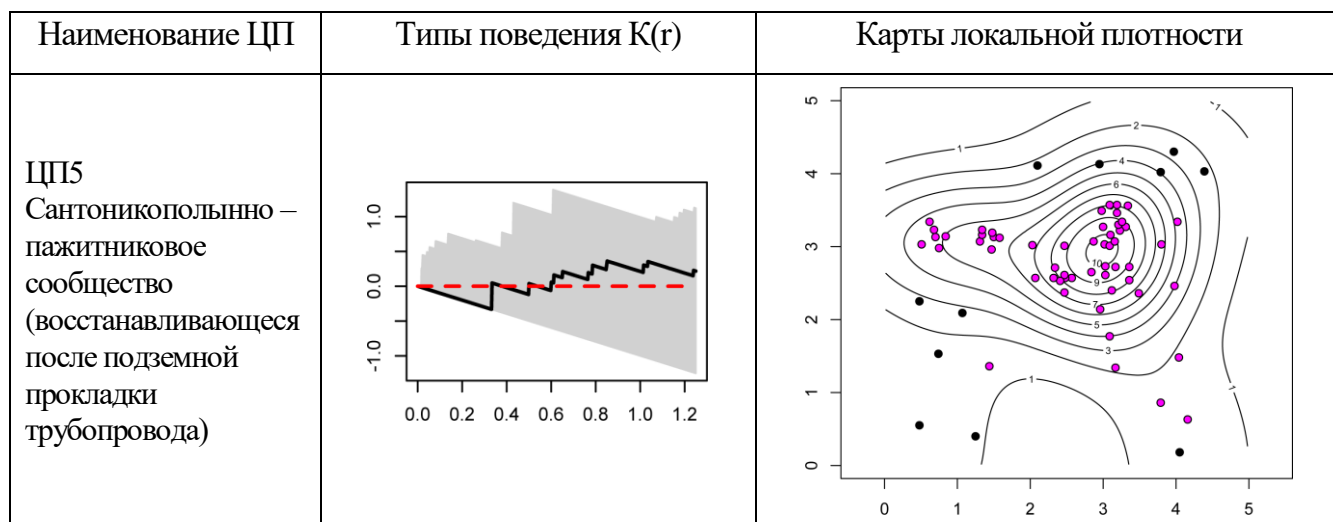


Рис. 38. Пространственная структура размещения генеративных особей *Artemisia santonica* ЦП5 (случайный тип континуальный подтип)

В отдельных ЦП отмечалось более сильное отталкивание в радиусе 0,4 м, переходящее в зону отсутствия взаимодействия. Разреживание происходит, вероятно, из-за большого числа взрослых растений и большого размера их фитогенных полей ЦП6 (рис.39).

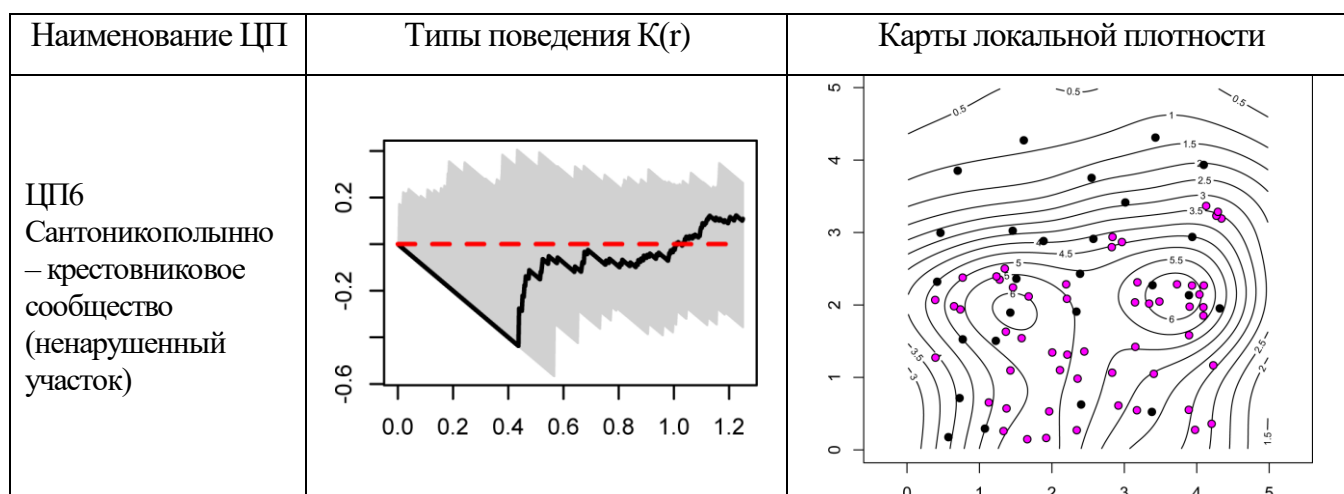


Рис. 39. Пространственная структура размещения генеративных особей *Artemisia santonica* ЦП6 (случайный тип континуальный подтип)

Была также встречена ценопопуляция, в которой наблюдалось образование небольших агрегаций радиусом 0,1 м, что, по сути, не может быть названо полноценным скоплением. Группирование оказалось возможным потому, что большая часть генеративных растений в данной ЦП была представлена  $g_1$  возрастным состоянием, у которого фитогенное поле еще не имеет больших размеров, что позволило растениям, находится близко друг к другу (рис. 40).

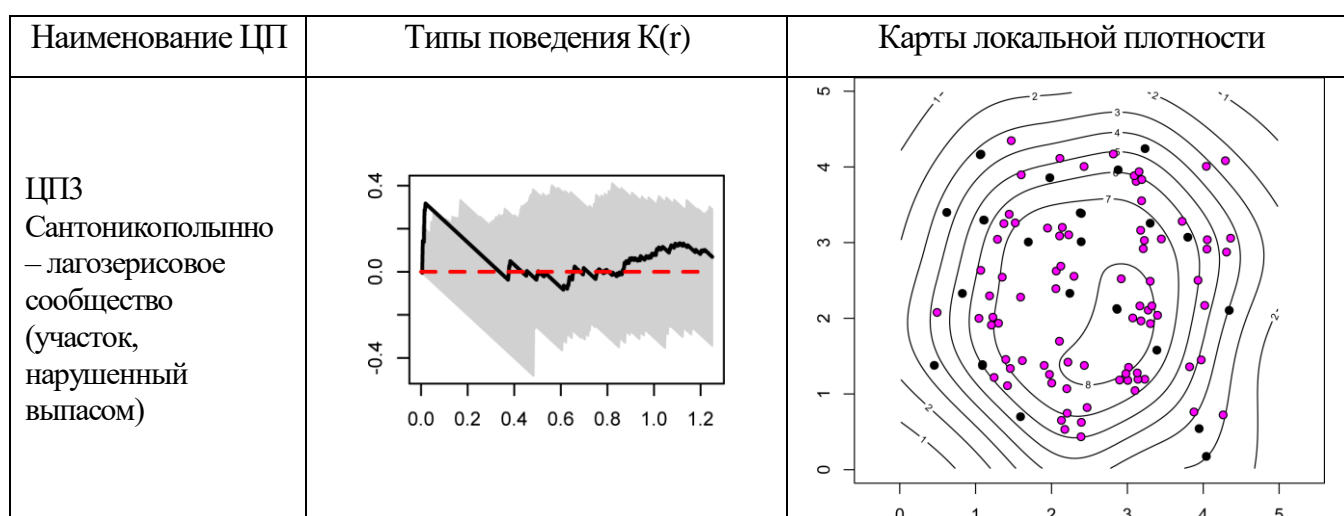


Рис. 40. Пространственная структура размещения генеративных особей *Artemisia santonica* ЦПЗ (случайный тип континуальный подтип)

### ***3. Пространственная структура размещения всех особей *A. santonica* без выделения онтогенетических состояний***

Все исследуемые ЦП по функции Рипли относились к **случайному типу континуальному подтипу**.

Встречались ЦП, для которых характерно наличие зоны незначимого отталкивания размером 0,1-0,3 м (ЦП4) (рис.41), (ЦП1, ЦП6, ЦП8) (прил.12).

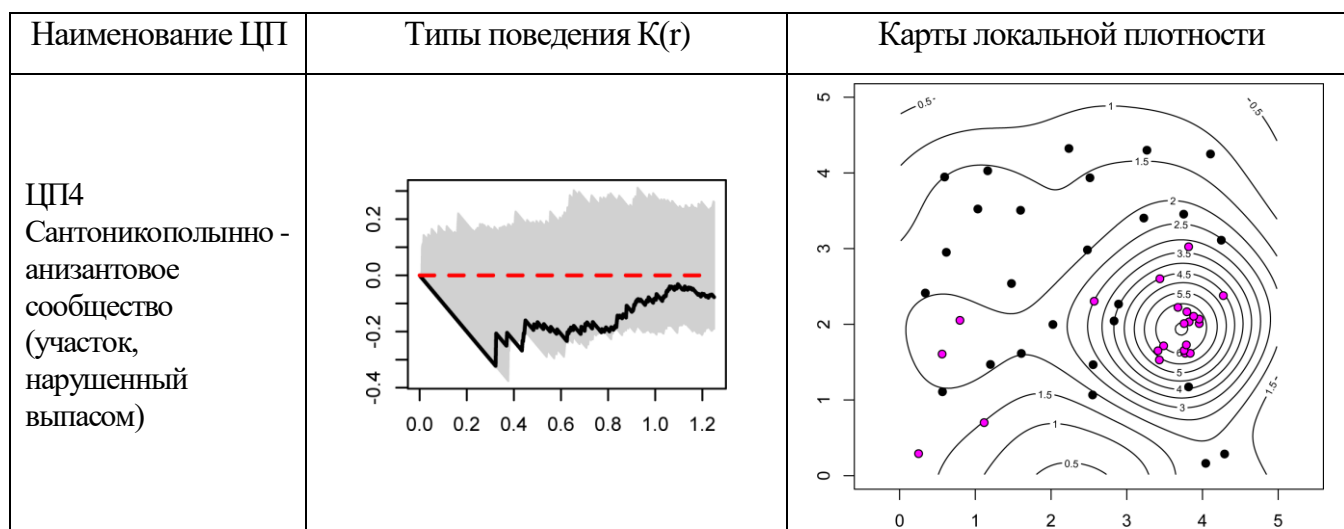


Рис. 41. Пространственная структура размещения всех особей *A. santonica* без выделения онтогенетических состояний ЦП4 (случайный тип континуальный подтип)

В некоторых ценопопуляциях наблюдалась зона отталкивания на расстоянии 0,1-0,2 м, после которого намечалась тенденция к группированию в агрегации 1 порядка размером 0,5 м и далее в более крупные агрегации размером 1,2 м (ЦП3) (рис.42), (ЦП2,) (прил.12).

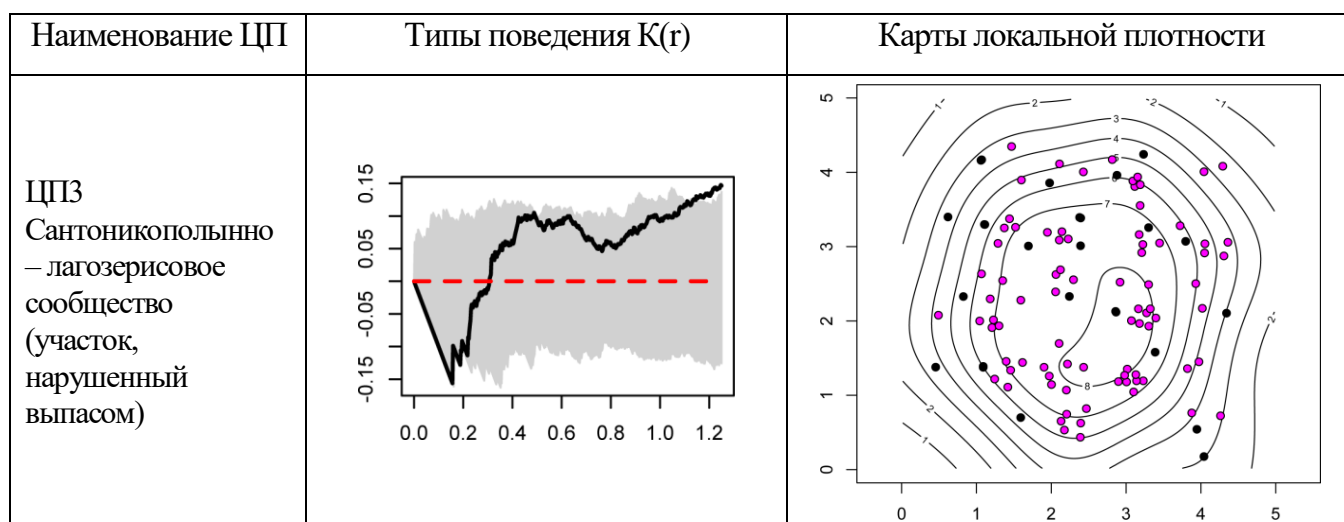


Рис.42. Пространственная структура размещения всех особей *A. santonica* без выделения онтогенетических состояний ЦП3 (случайный тип континуальный подтип)

В отдельном случае, также было отмечено наличие зоны пониженной плотности размером до 1,1 м на участке, восстанавливающемся после подземной прокладки трубопровода (рис.43).



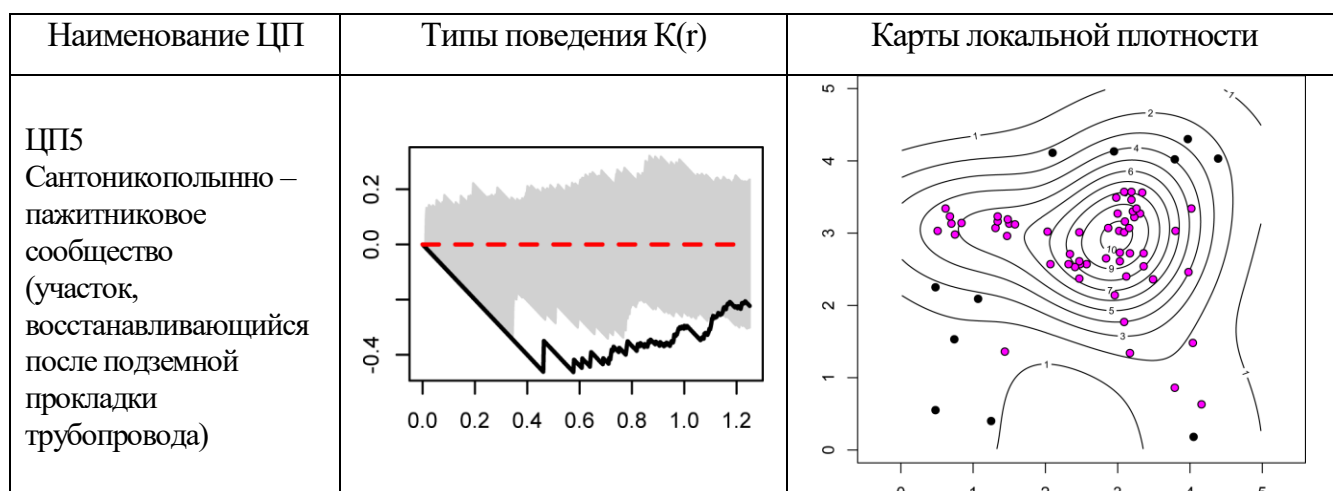


Рис. 43. Пространственная структура размещения всех особей *A. santonica* без выделения онтогенетических состояний ЦП5 (случайный тип *континуальный подтип*)

При рассмотрении всех особей без выделения онтогенетических состояний наблюдается тип пространственной структуры, в которой не образуются агрегации, и нет значимых зон отталкивания ЦП7 (рис.44) ЦП9, ЦП10 (прил.12). При наблюдении, в этой же ценопопуляции, за особенностями размещения только прегенеративных особей выявлена тенденция к группированию. При рассмотрении в этой ЦП только генеративных особей, выявлена тенденция к разреживанию. Следовательно, полученные значения также подтверждают закономерность, отмеченную при исследовании ЦП *Halosnetum strobilaceum* – структура размещения особей в ЦП в целом определяется типом размещения генеративных особей.

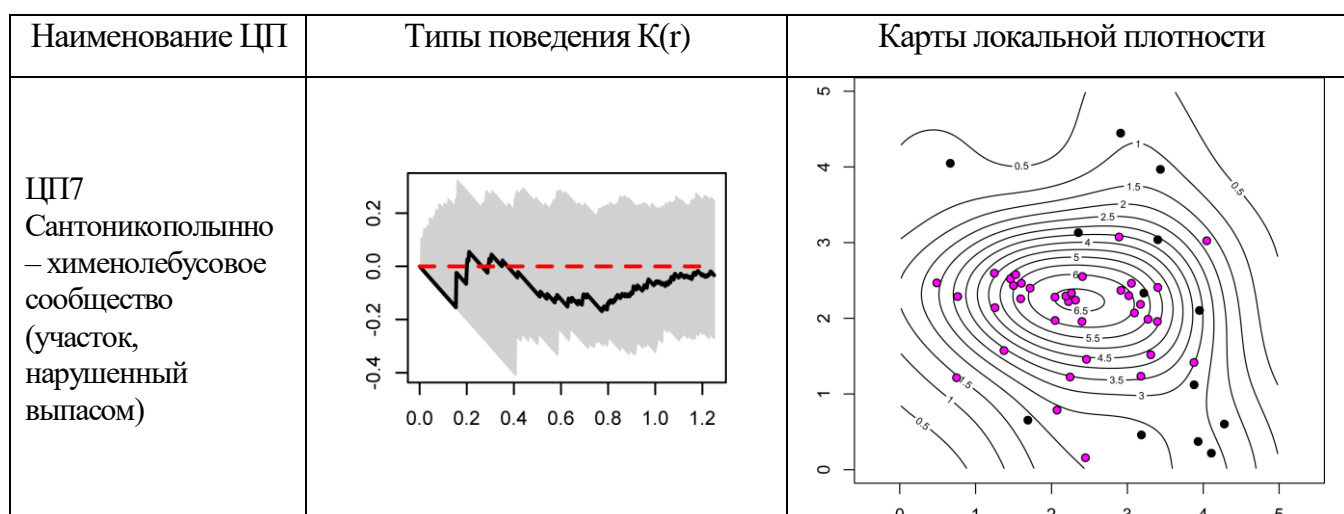


Рис.44. Пространственная структура размещения всех особей *A. santonica* без выделения онтогенетических состояний ЦП7 (случайный тип *континуальный подтип*)

#### ***4.Пространственная структура взаимного размещения генеративных и прегенеративных особей A. santonica***

Взаимное размещение особей различных прегенеративных групп осуществлялось **случайным типом** *континуальным подтипом*.

Встречались ЦП, в которых зоны отталкиваний переходили в зоны отсутствия взаимодействия, вероятно в связи с влиянием фитогенного поля взрослых растений на молодь ЦП1 (рис.45). Также в некоторых ценопопуляциях, характеризующихся мозаичностью благоприятных участков обитания, отмечались склонности к образованию агрегаций размером 1,2 м после отталкивания в радиусе 0,2 м – ЦП2 (рис. 45). На более стабильных засоленных территориях особи не образовывали агрегации и размещались независимо друг от друга – ЦП7 (рис. 45).

На участках, восстанавливающихся после производственной деятельности, особи распределялись на расстоянии 0,5 м друг от друга, в связи с наличием условий способствующих комфортному расселению, а именно низкое количество аллелопатических соединений, достаточная степень увлажнения в нижней части склона – ЦП5 (рис.45).

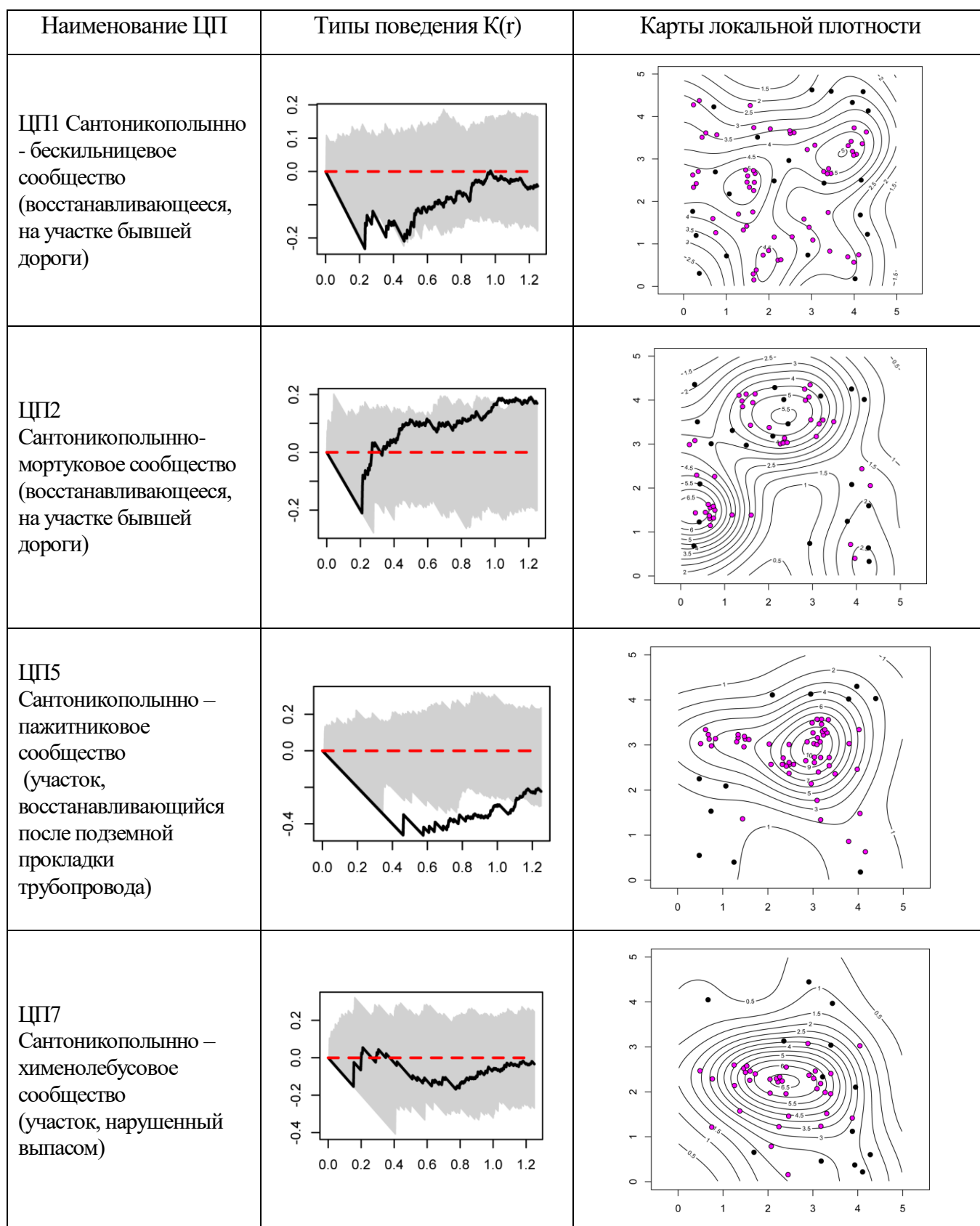


Рис.45. Пространственная структура взаимного размещения прегенеративных и генеративных особей *A. santonica* (случайный тип континуальный подтип)

В ходе работ было выявлено, что для ценопопуляций *Artemisia santonica* характерно наличие трех типов и четырех подтипов пространственного размещения (табл. 7).

Типы и подтипы пространственного распределения особей *Artemisia santonica*

Тип	Подтип	Особенности пространственного размещения
<b>1.Случайно-контагиозный</b>	<i>1. Дискретно-континуальный</i>	1) Особи объединялись в небольшие группы радиусом 0,5 м, которые распределялись случайным образом. Внутри агрегаций особи также распределялись случайно на расстоянии 0,1 м
	<i>2. Континуально-дискретный</i>	1) Отмечается тенденция к агрегированию (так называемая агрегация 1 порядка, внутри которой особи находятся на расстоянии 0,1 м) далее формируется крупная агрегация размером 1,2 м, внутри которой образования близкие к агрегациям 1 порядка находятся на расстоянии 0,6 м
<b>2.Контагиозный</b>	<i>1. Дискретный</i>	1)Образование крупных агрегаций размером 1,1 м, внутри которых особи распределяются случайно, на расстоянии 0,1 м, сами агрегации также распределяются случайным образом
		2)Тенденция к образованию скоплений 1 порядка радиусом 0,3 м и 2 порядка радиусом 1,2 м
		3)Образование крупных скоплений размером 1,2 м, внутри которых особи располагались случайно на расстоянии 0,1 м
<b>3. Случайный</b>	<i>1.Континуальный</i>	1) Отсутствие зон агрегирования и отталкивания
		2) Отталкивание в радиусе 0,2 - 0,4 м, переходящее в зону отсутствия взаимодействия
		3) Тенденция к образованию агрегаций радиусом 0,1 м, распределяющихся случайным образом
		4) Образование зоны пониженной плотности размером до 1,1 м
		5) Склонность к образованию агрегаций размером 1,2 м после отталкивания в радиусе 0,2 м

Отталкивание особей и их разреживание в пределах исследуемых ценопопуляций обусловлено сильными аллелопатическими свойствами данного вида и большими фитогенными полями его особей. Размеры фитогенных полей элементов ЦП полыни сантонийской, также как и у сарсана шишковатого, в процессе онтогенеза увеличиваются от прегенеративных состояний к генеративному и частично уменьшается к сенильному состоянию. Низкая плотность особей в ЦП (1,48-4,24 особей/м<sup>2</sup>) повлияла на невысокое значение коэффициентов напряженности фитогенного поля, изменяющихся в пределах 0,11 – 0,30 (прил.9).

Максимальная мощность фитогенного поля варьировала в диапазоне 103,07 – 111,61 г/м<sup>2</sup> в ЦП6, ЦП8, ЦП10, расположенных на ненарушенных участках. В

данных ЦП большая часть особей была представлена генеративными растениями, характеризующимися большим размером фитогенных полей. Минимальная мощность фитогенного поля составила 83,85 – 84,79 г/м<sup>2</sup> в ЦП2 и ЦП3 и, вероятно, обусловлена невысокой численностью особей, в связи с нарушением участков производственной деятельностью (прил.9).

Коэффициенты сопряженности, рассчитанные для всех ЦП полыни сантонийской, характеризовались отрицательными значениями, т. к. *A.santonica*, также как и *H.strobilaceum* является сильным аллелопатом и видом, доминирующим на данной территории (прил.10).

### 6.3. Пространственная структура ценопопуляций *Artemisia taurica*

#### а.) Трансектный метод

#### 1. Пространственная структура размещения прегенеративных особей *A. taurica*

Для 94% трансект характерно групповое размещение особей исследуемого вида. Такое агрегирование объясняется непростыми условиями существования на элювиальной части катены, которой свойственна засушливость, вытаптывание, поедание, нарушение почвенного покрова строительной деятельностью. Максимальные коэффициенты дисперсии составляли 8,6 (ЦП7) и 10 (ЦП10) (рис.46).

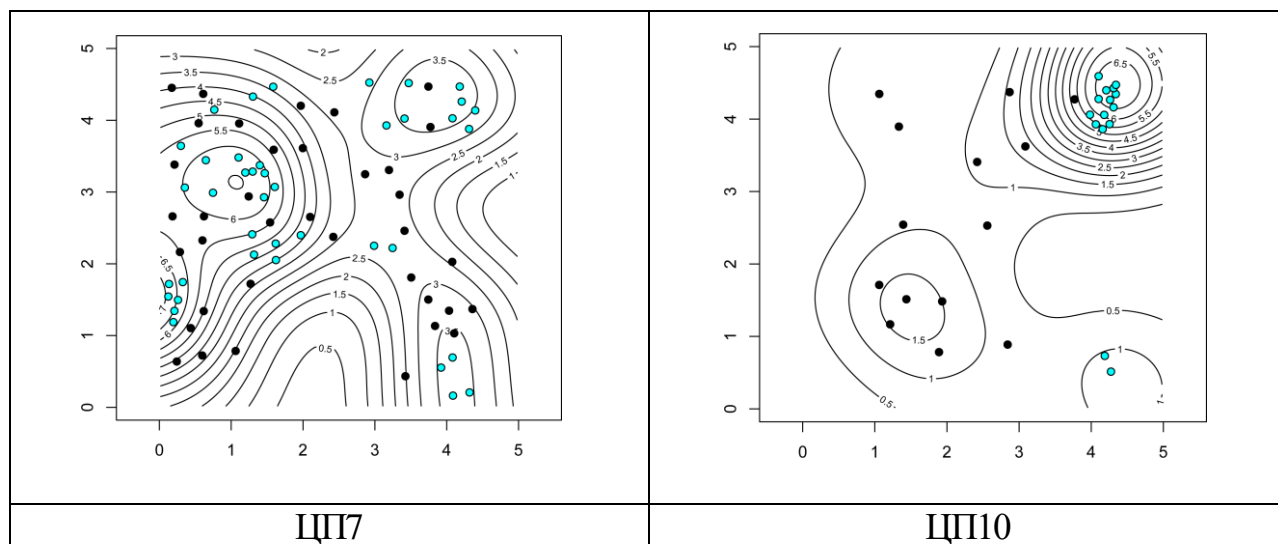


Рис.46. Карты – схемы локальной плотности ЦП7, ЦП10 *Artemisia taurica*

В 3% трансект отмечалось регулярное распределение особей  $K(\sigma)$  составил 0,8, данные участки характеризовались более благоприятными условиями, т.к. не

подвергались хозяйственному воздействию. Случайное размещение особей наблюдалось также в 3% трансект на ненарушенной территории.

## 2. Пространственная структура генеративных особей *A. taurica*

Также как и у двух видов доминантов обитающих на трансэле и трансэляке, у вида, обитающего на эле катены генеративные особи склонны к **случайному** размещению (72 % трансект). Коэффициент дисперсии изменялся в пределах 0,11-0,98. Наличие большого фитогенного поля приводит к рассредоточению взрослых особей по территории обитания.

На 22% трансект отмечено **группирование** особей, в связи с чередованием участков с благоприятными условиями и участков, подверженных вытаптыванию и скусыванию, в связи с интенсивным выпасом. Максимальный  $K(\sigma)$  составил 3,02 в ЦП1 трансекта №5 (рис.47).

Всего 6 % трансект изучаемых ЦП характеризуются **случайным** размещением особей, данная закономерность видна на примере ЦП4 (трансекта №3) (рис.47). Анализ полученных данных показал, что, несмотря на различное положение на склоне, исследуемые виды - доминанты обладают схожими биологическими и экологическими свойствами, обуславливающими сходную пространственную структуру их ценопопуляций.

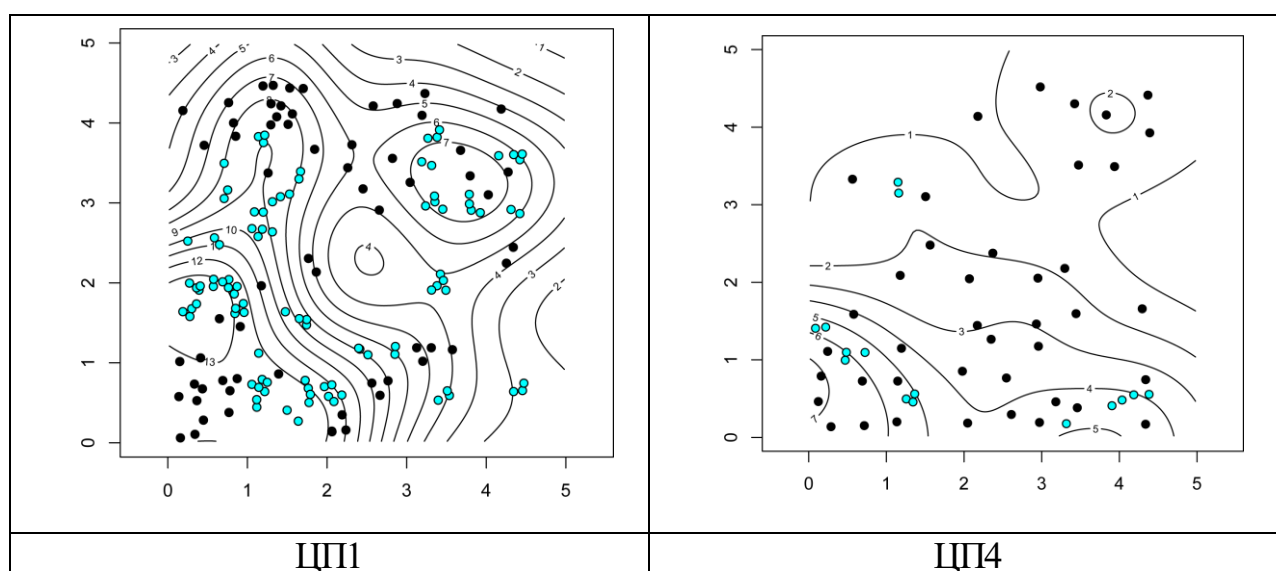


Рис.47. Карты – схемы локальной плотности ЦП1, ЦП4 *Artemisia taurica*

### ***3. Пространственная структура размещения всех особей *A. taurica* без выделения онтогенетических состояний***

Несмотря на то, что генеративные растения задают пространственный рисунок ценопопуляций, было выяснено, что преобладающим типом пространственной структуры при рассмотрении всех особей без выделения возрастных состояний является групповой тип (64% трансект). Вероятно, причиной данного явления послужила высокая плотность размещения особей и незначительные расстояния между ними, вследствие чего, не такой чувствительный к тонкостям пространственной микроструктуры трансектный метод определил наличие агрегаций в ЦП. Изменение коэффициента дисперсии происходило в диапазоне 1,17-7,75.

В 30% трансект растения распределялись **регулярно**, что обусловлено более низкой плотностью особей на исследуемых участках, находящихся под воздействием выпаса. На 6% трансект зафиксировано **случайное** размещение растений.

При изучении пространственной структуры были проанализированы агрегации 1 и 2 порядка, образующиеся на территориях с оптимальными (ЦП2) – ненарушенный участок и пессимальными условиями (ЦП10) – участок восстанавливающийся после производственной деятельности.

В агрегациях первого порядка размером 1м x 1м плотность изменялась в пределах 4-7 особей на м<sup>2</sup>. Группировки были представлены практически всеми возрастными состояниями, за исключением – *v*, *s*. В агрегациях второго порядка большую часть особей представляют генеративные растения, плотность увеличивается до 21 особи (рис.48).

В агрегациях 1 порядка, образующихся на нарушенных участках, особи были распределены неравномерно, их количество изменялось в пределах 1-10 и было поделено в равной степени между всеми возрастными состояниями, кроме сенильных (рис.48).

Агрегации второго порядка были малочисленными, по сравнению с аналогичными агрегациями, на ненарушенных территориях, максимальное число особей в них составляло 13, большая часть растений находилась в *g*<sub>1</sub>-*g*<sub>2</sub> состоянии (рис.48).

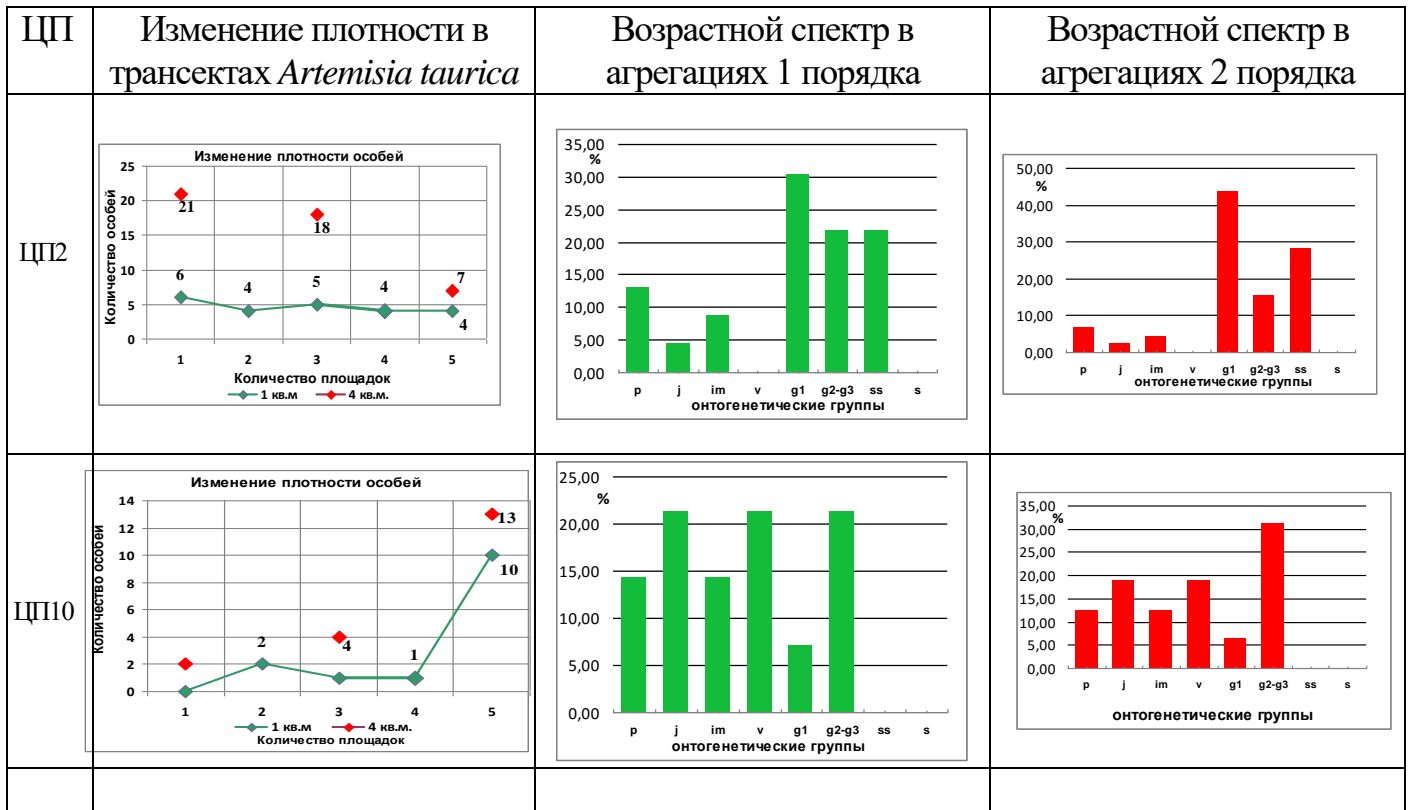


Рис.48. Показатели плотности и возрастные спектры в агрегациях 1 и 2 порядка в ЦП2 и ЦП10 *A. taurica*



*б) Современный математический метод*

*1. Пространственная структура размещения прегенеративных особей *A. taurica**

Большая часть исследуемых трансект обладала **контагиозным типом** пространственной структуры, внутри которой выделялся *дискретный подтип*, согласно которому происходило образование крупных скоплений радиусом около 1,2 м (ЦП10), также отмечалось образование небольших повторяющихся агрегаций радиусом 0,2 м (ЦП1) (табл. 19).

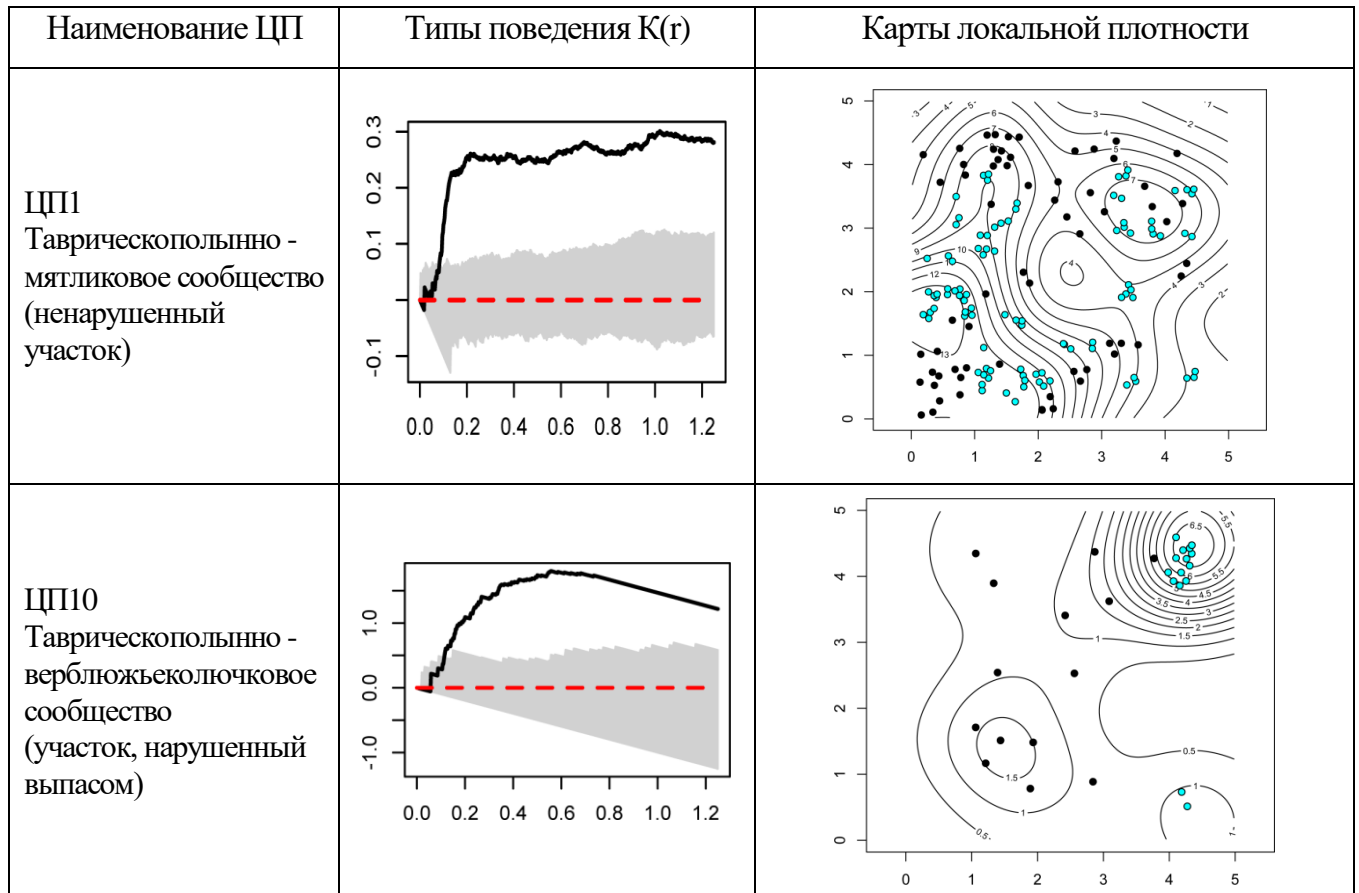


Рис. 49. Пространственная структура размещения прегенеративных особей ЦП1 и ЦП10 *Artemisia taurica* (**контагиозный тип дискретный подтип**)

В исследуемых ценопопуляциях был отмечен **случайно-контагиозный** тип пространственной структуры, включающий следующие подтипы: 1) *дискретный подтип*, 2) *дискретно-континуальный подтип*

*1) Дискретный подтип*

В рамках *дискретного подтипа* образуются крупные скопления размером 0,6-1,2 м, которые далее распределяются случайным образом (рис.50). Плотность особей изменяется от 4,5 до 7 особей на м<sup>2</sup>.

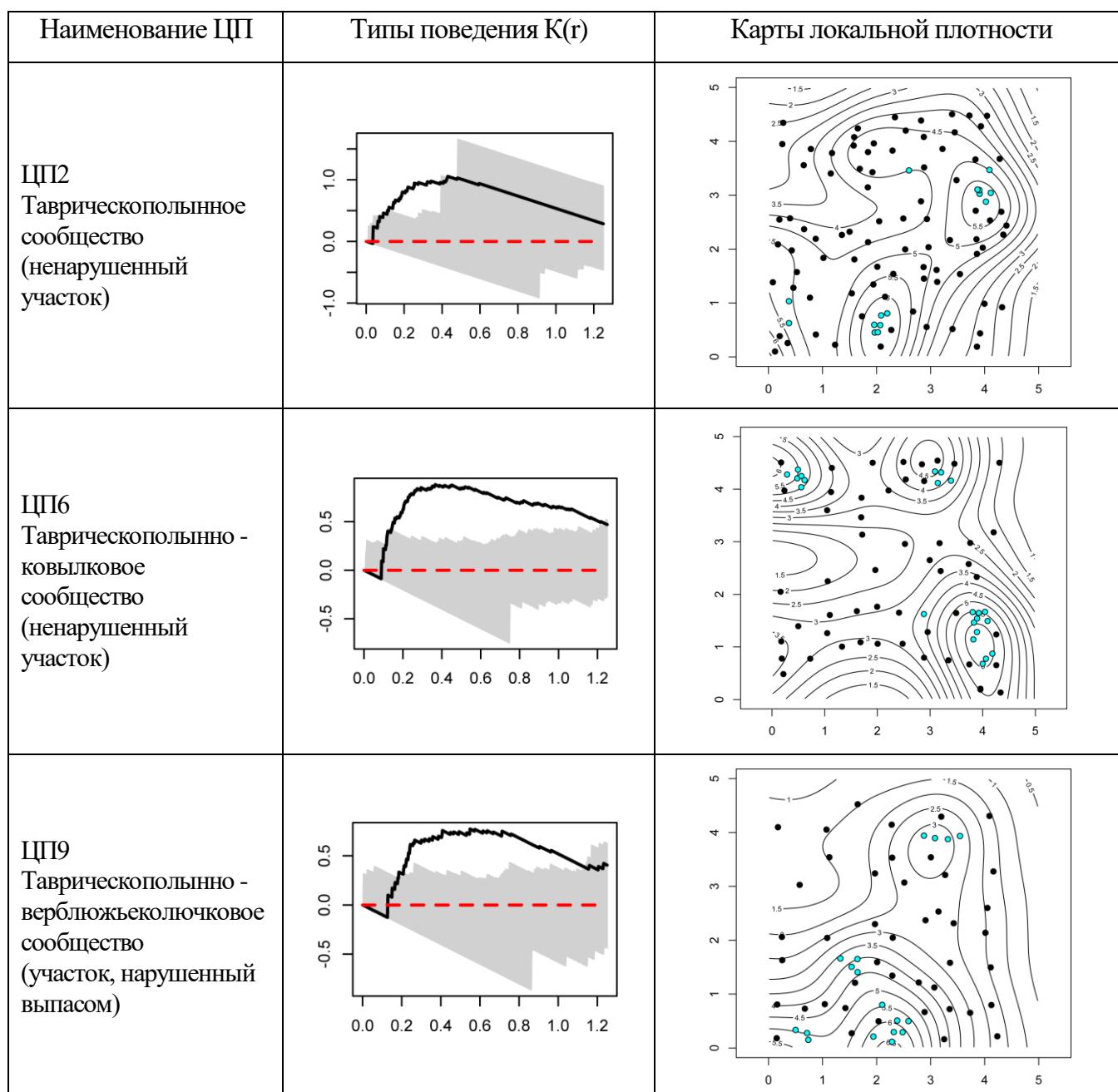


Рис. 50. Пространственная структура размещения прегенеративных особей ЦП2, ЦП6, ЦП9 *Artemisia taurica* (случайно-контагиозный тип дискретный подтип)

## 2) Дискретно-континуальный подтип

В данных трансектах формируются небольшие повторяющиеся агрегации размером 0,1 м (ЦП4) (рис.51). Также, могут образовываться более крупные группировки размером до 1 м (ЦП7) (рис.51), в которых особи располагаются на расстоянии 0,2 м.

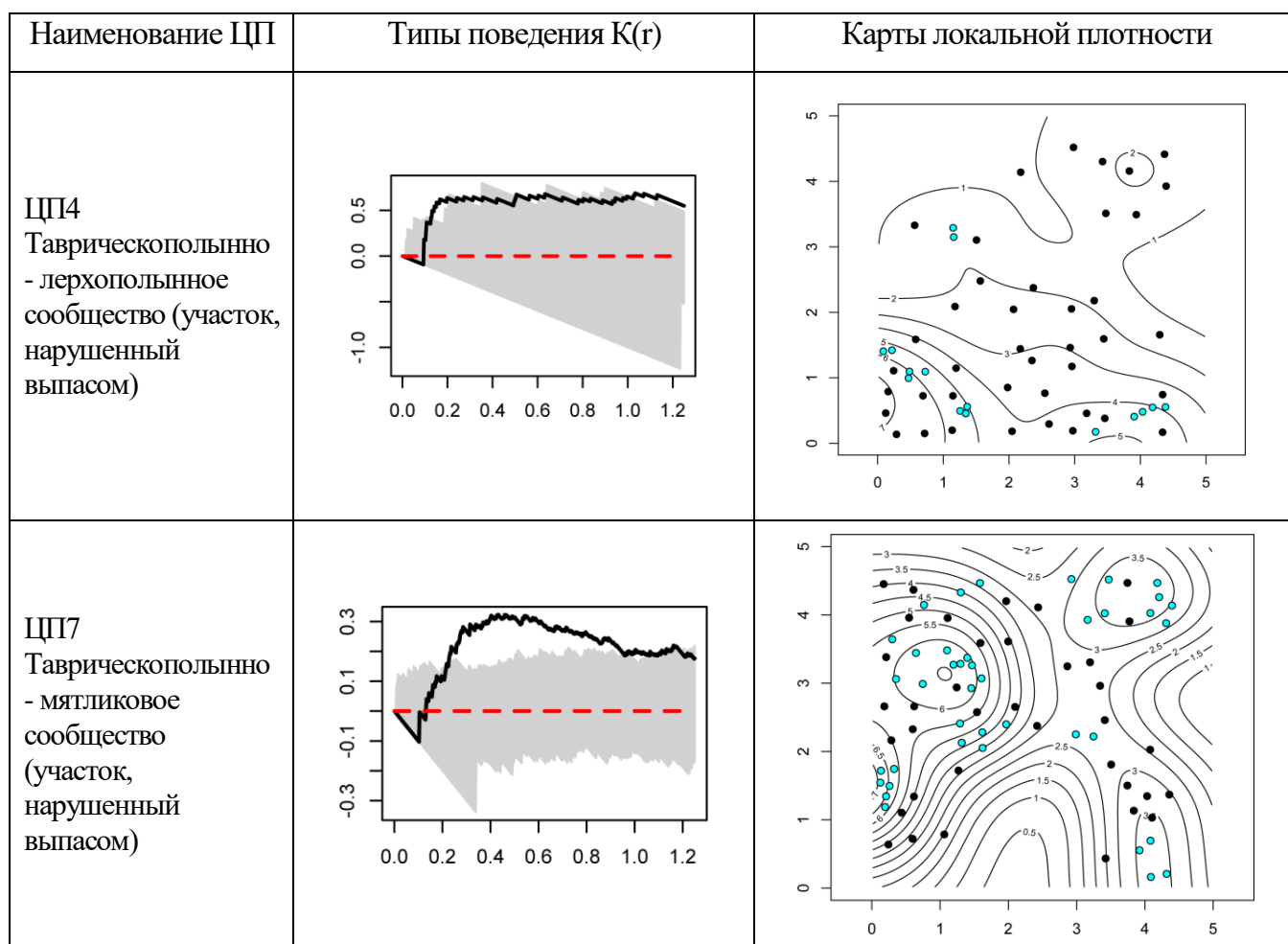


Рис.51. Пространственная структура размещения прегенеративных особей ЦП4, ЦП7, *Artemisia taurica* (**случайно-контагиозный тип дискретно-континуальный подтип**)

Плотность особей в мелких агрегациях невысока и достигает двух особей на  $m^2$ , а в крупных скоплениях до 6 особей на  $m^2$ .

Таким образом, плакор катены представлен микромозаичностью комфортных для прорастания участков, в связи с неблагоприятными почвенными характеристиками данного региона. Макромозаичность территории обуславливается антропогенным прессом со стороны сельскохозяйственного освоения и строительной деятельности.

## **2. Пространственная структура размещения генеративных особей *A. taurica***

Расчеты функции демонстрируют преобладание **случайного типа континуального подтипа размещения** генеративных особей, что подтверждает в целом благоприятные условия для распространения растений, несмотря на пятнистость территорий подходящих для прегенеративных особей. Как уже известно, из анализа

пространственного узора распространения двух вышеуказанных видов, именно генеративные особи задают структуру, которая характеризует ценопопуляцию в целом.

### **Случайный тип** *континуальный подтип*

Для большей части ценопопуляций характерно образование зоны незначимого отталкивания в радиусе 0,2 м далее переходящее в зону случайного распределения - ЦПЗ, ЦП5, ЦП6, ЦП7, ЦП9 (прил.12), ЦП2 (рис.52).

В ходе работ были зафиксированы пространственные структуры, при которых сначала происходит незначимое отталкивание в радиусе около 0,2 м, далее отмечается увеличение плотности, и наблюдается тенденция к образованию агрегации ЦП4 (рис. 52).

Также встречается пространственный рисунок, при котором не образуются ни агрегации, ни зоны отталкивания - особи распределяются случайным образом ЦП8 (рис.52), ЦП10 (прил.12).

При случайном размещении образуется зона незначительного отталкивания радиусом 0,2-0,3 м обусловленная слабым влиянием фитогенного поля (рис.52).

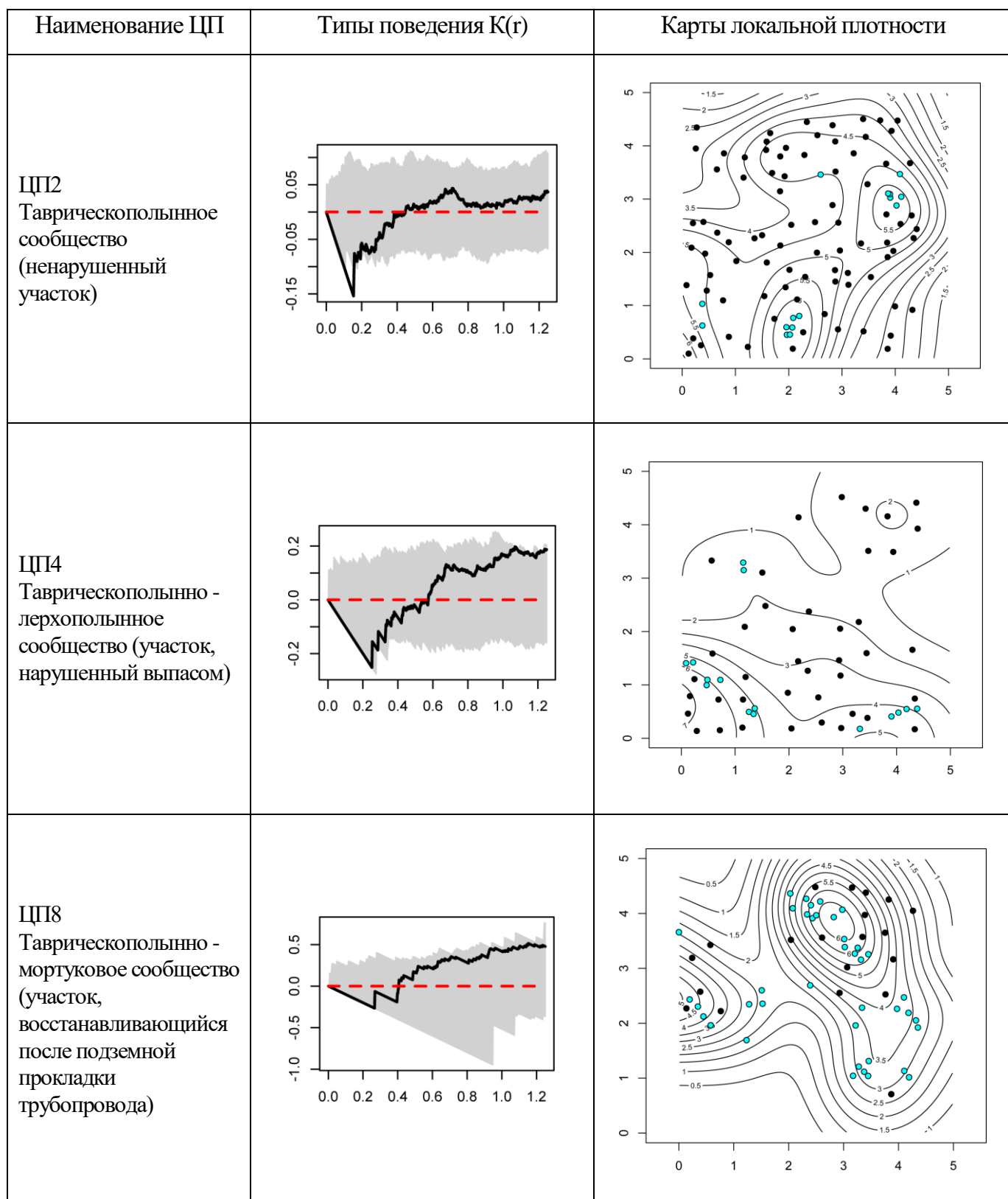


Рис. 52. Пространственная структура размещения генеративных особей ЦП *Artemisia taurica* (случайный тип континуальный подтип)

Для генеративных особей был также отмечен **случайно-контагиозный тип** пространственной структуры, включающий *континуально-дискретный подтип*.

Данный тип является больше исключением в разновидностях пространственных узоров характерных для генеративных особей. В радиусе 0,2 м происходит случайное размещение особей, далее происходит образование крупной агрегации ЦП1 (рис.53).

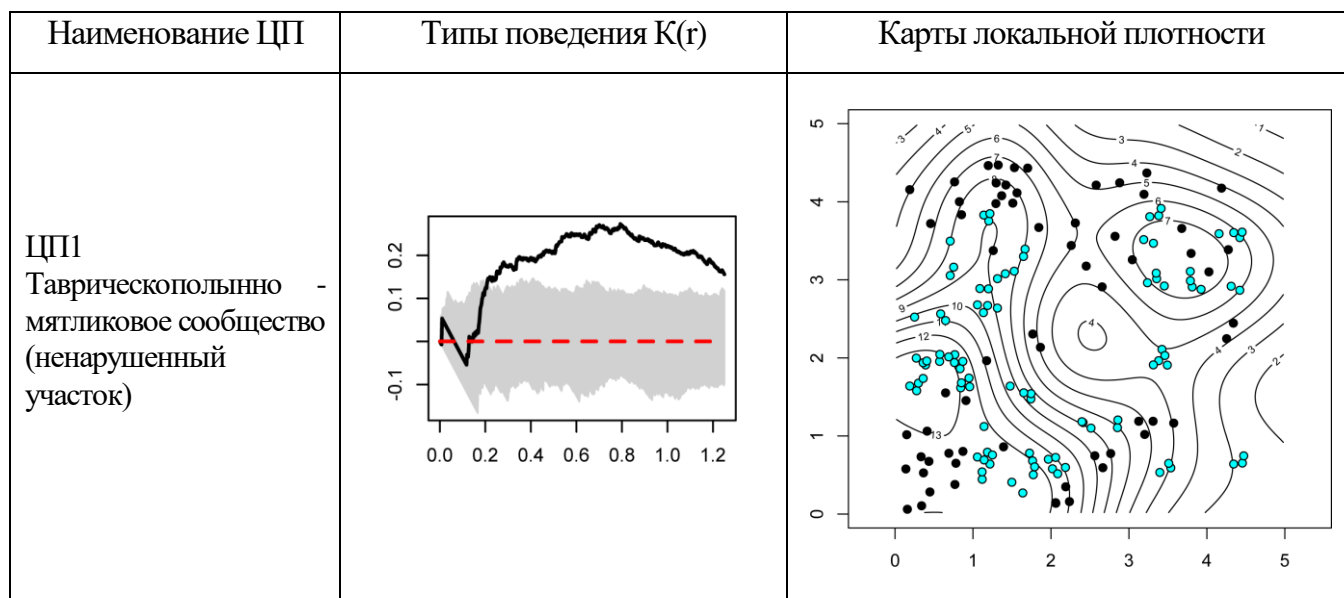


Рис. 53. Пространственная структура размещения генеративных особей ЦП *Artemisia taurica* (**случайно-контагиозный тип** *континуально-дискретный подтип*)

### ***3. Пространственная структура размещения всех особей A. taurica без выделения онтогенетических состояний***

Современный статистический метод позволил более подробно изучить особенности пространственной структуры всех особей *Artemisia taurica* без выделения возрастных состояний. При расчетах также было выявлено образование крупных группировок размером до 1,2 м, внутри, которых особи распределялись случайно. Данный тип размещения особей был отмечен для ЦП, находящихся под влиянием хозяйственной деятельности человека – восстановление территории после выпаса скота и прокладки трубопровода.

В ходе работ был выявлен **случайно-контагиозный тип** размещения особей, включающий *континуально-дискретный подтип*.

Данный тип характеризуется наличием зоны незначимого отталкивания в радиусе 0,2 м, которая переходит в зону отсутствия взаимодействия, и далее переходит в крупную агрегацию размером 1,2 м ЦП5, ЦП7, ЦП8 (рис.54).

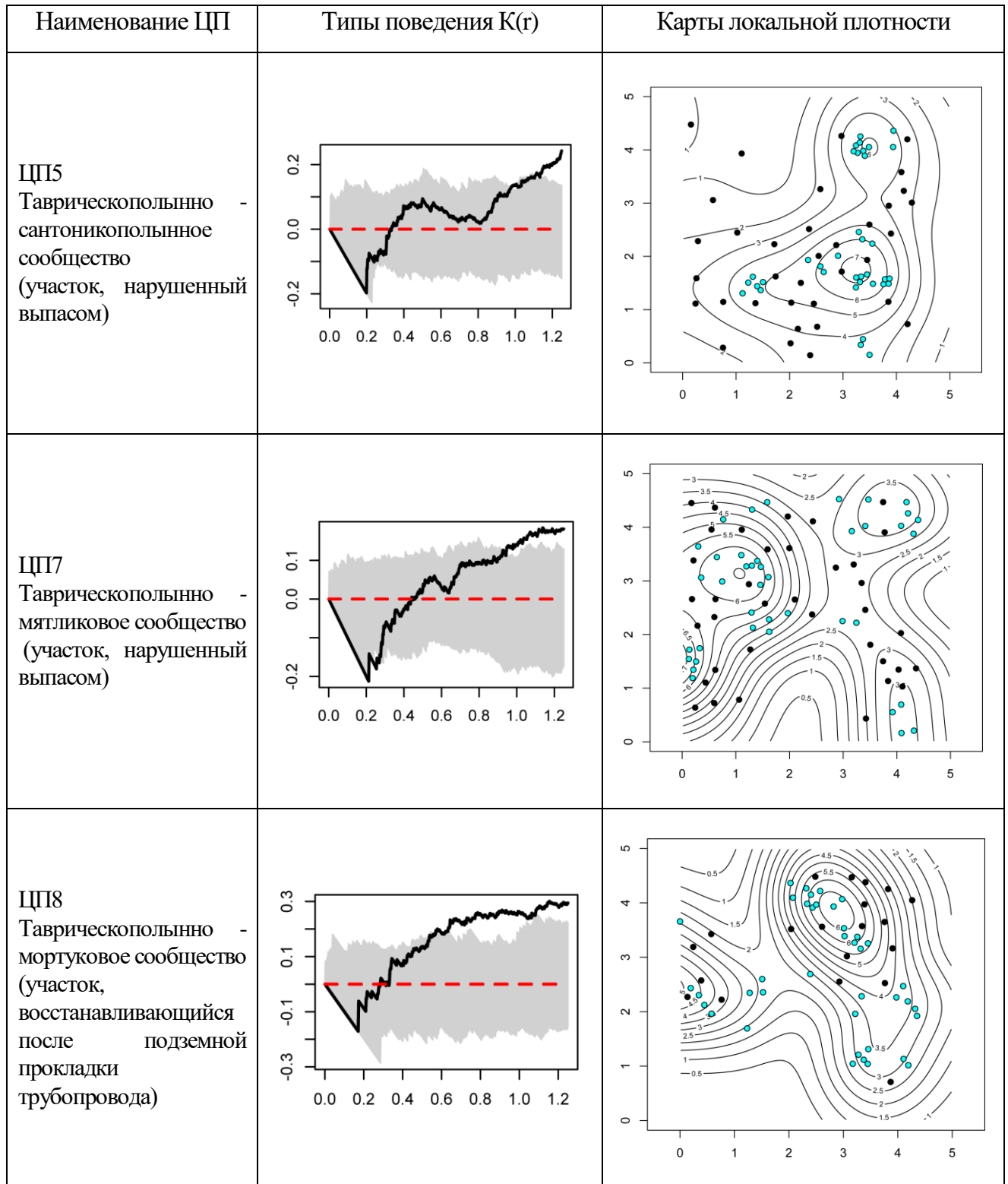


Рис. 54. Пространственная структура размещения всех особей *Artemisia taurica* без выделения онтогенетических состояний (случайно-контагиозный тип континуально-дискретный подтип)

В 60% исследованных ценопопуляций особи распределялись согласно **случайному типу пространственной структуры**, в котором выделялся *континуальный подтип*.

Для данного подтипа было характерно образование зон незначимого отталкивания на расстоянии 0,2 м, с последующей тенденцией к агрегированию на расстоянии 0,6-1 м. (ЦП6, ЦП9). Встречались ЦП, в которых не образовывались ни агрегации, ни зоны отталкивания (ЦП2, ЦП3, ЦП4, ЦП10). Возможные варианты размещения особей представлены на примере ЦП3 и ЦП6 на рис.55.

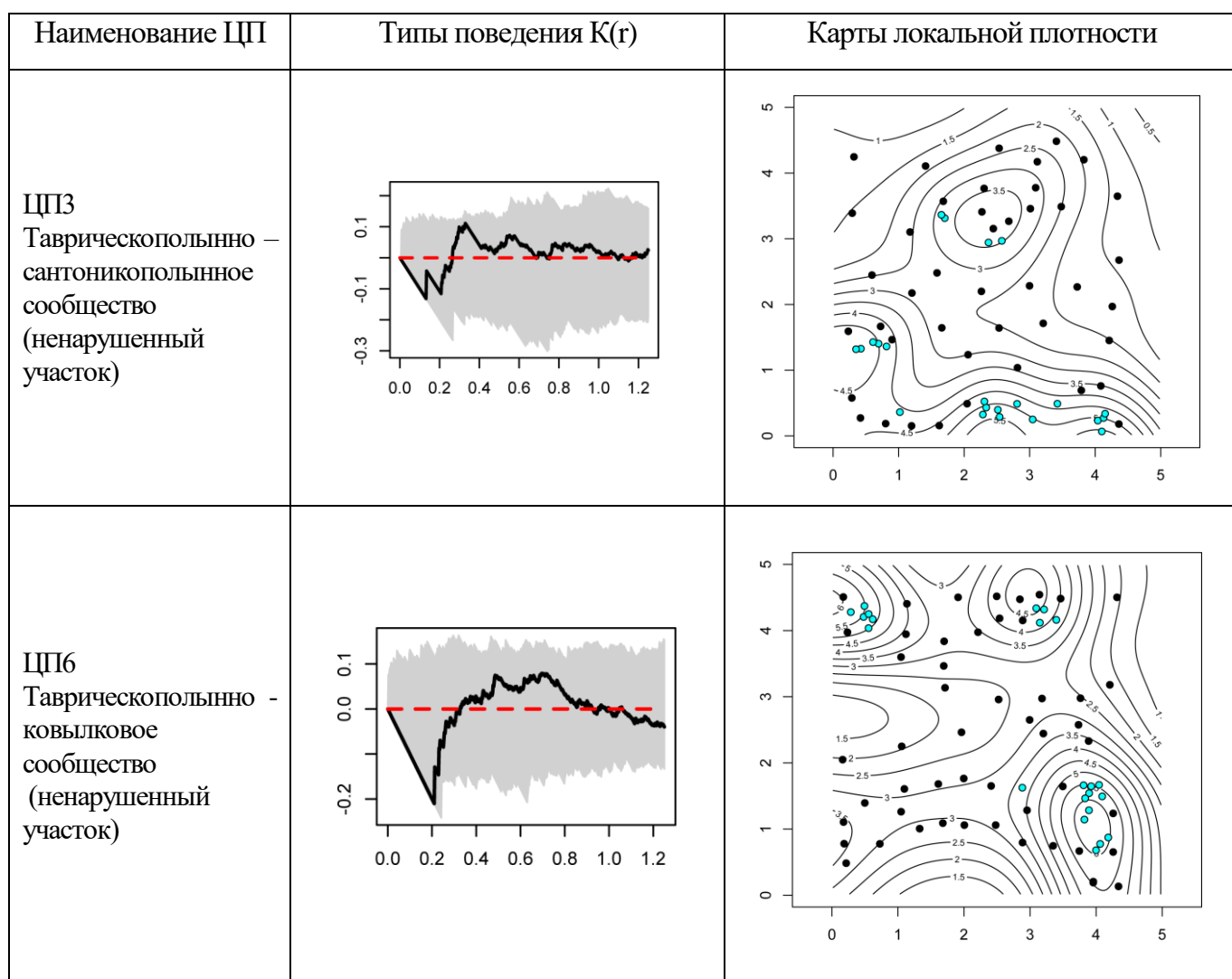


Рис. 55. Пространственная структура размещения всех особей *Artemisia taurica* без выделения онтогенетических состояний ЦП3, ЦП6 (**случайный тип континуальный подтип**)



#### 4. Пространственная структура взаимного размещения генеративных и прегенеративных особей *A. taurica*

Взаимное размещение особей различных возрастных групп характеризуется **случайно-контагиозным типом** *континуально-дискретным подтипом* распределения с образованием крупных агрегаций размером до 1,2 м, внутри которых особи располагаются случайно на расстоянии от 0,6 до 1 м.

Крупные группы из смешанных по возрасту особей распределяются, выбирая благоприятные участки, не попавшие под интенсивный выпас, и имеющие увлажнение, а внутри данных агрегаций особи распределяются на расстоянии друг от друга, с учетом интенсивности воздействия фитогенного поля взрослых особей (ЦП7, ЦП8, ЦП9) (рис.56).

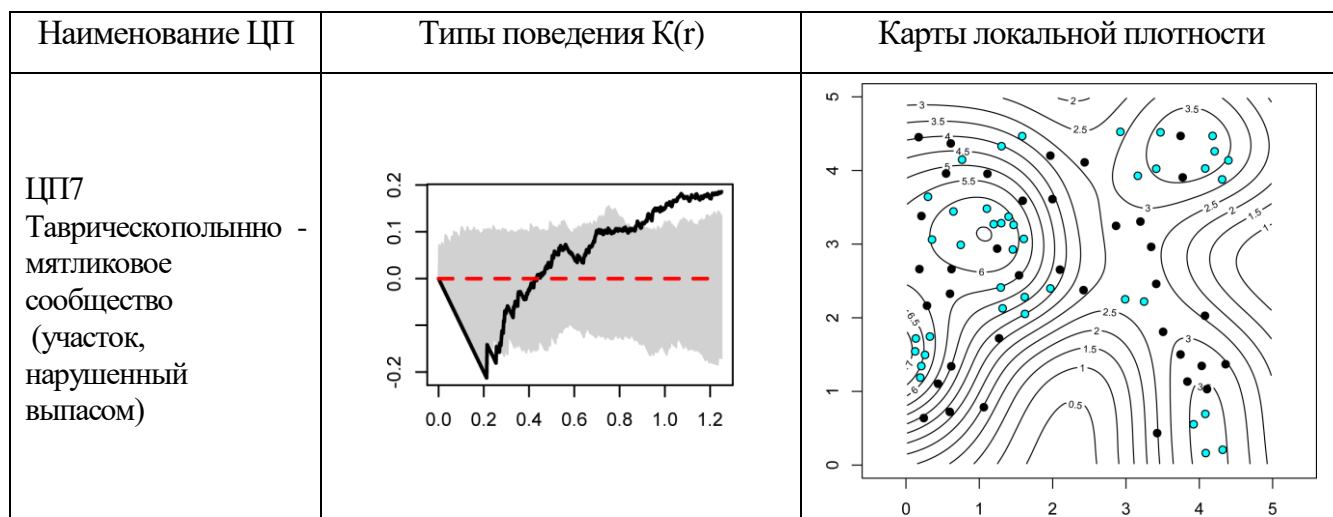


Рис. 56. Пространственная структура взаимного размещения всех особей *Artemisia taurica* без выделения онтогенетических состояний (**случайно-контагиозный тип континуально-дискретный подтип**)

В 70% остальных ЦП взаимное расположение особей происходило согласно **случайному** типу, в котором выделялся *континуальный подтип*.

Происходят незначительные отталкивания в радиусе 0,2-0,4 м и на более отдаленные расстояния, вероятно, зависящие от силы фитогенного воздействия (ЦП1). Или происходит независимое регулярное распределение особей, без образования агрегаций (ЦП3), на однородных по почвенным характеристикам участках и ненарушенных антропогенным воздействием территориях (рис.57).

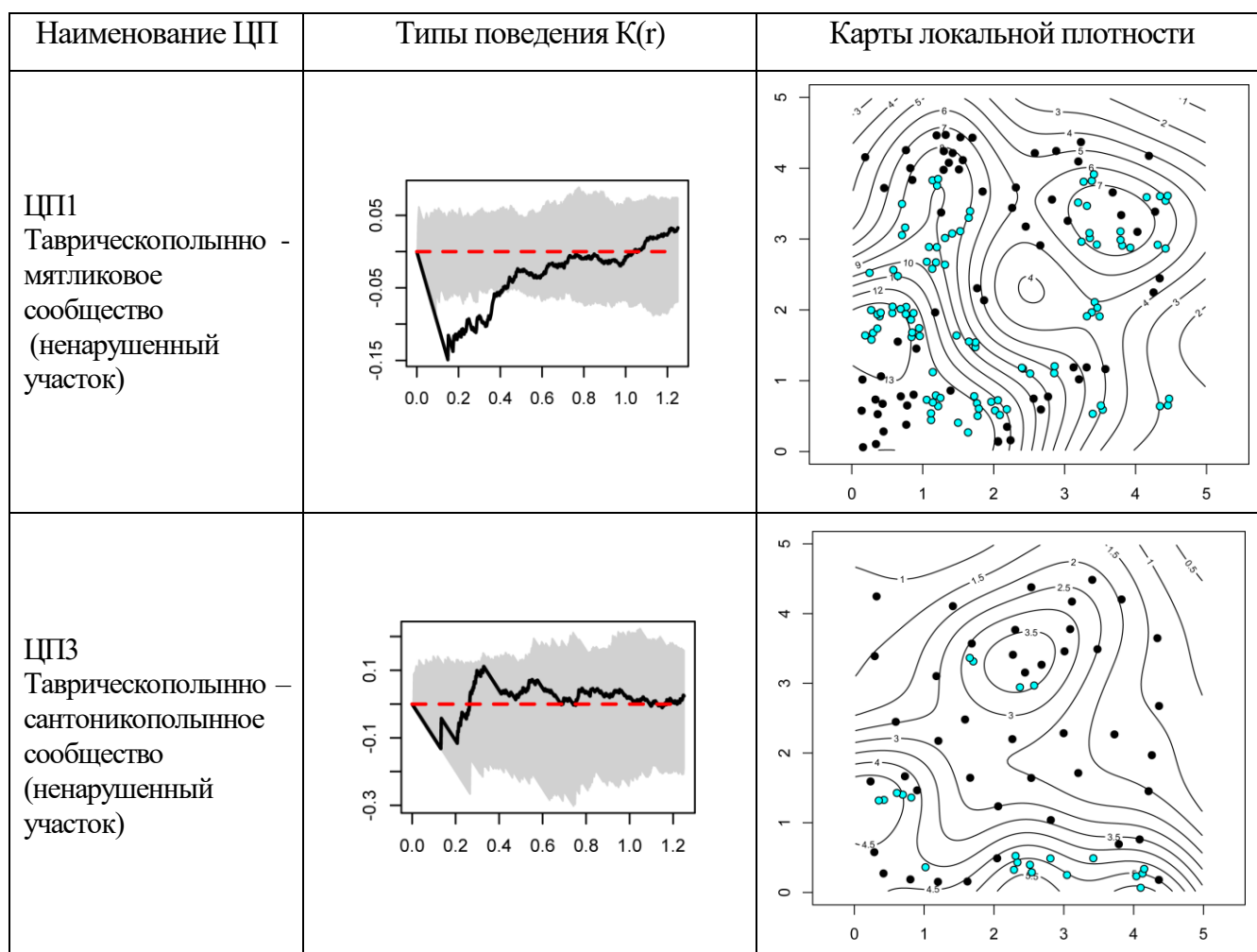


Рис. 57. Пространственная структура размещения всех особей *Artemisia taurica* без выделения онтогенетических состояний ЦП1, ЦП3 (случайный тип континуальный подтип)

Для всех исследованных ценопопуляций *Artemisia taurica* свойственно три типа и пять подтипов пространственного размещения табл. 8.

Типы и подтипы пространственного распределения особей *Artemisia taurica*

Тип	Подтип	Особенности пространственного размещения
<b>1.Случайно-контагиозный</b>	<i>1. Дискретный</i>	1)Образуются крупные скопления размером 0,6-1,2 м, которые далее распределяются случайным образом
	<i>2. Дискретно-континуальный</i>	1)Образуются небольшие повторяющиеся агрегации размером 0,1м 2)Образуются более крупные группировки размером до 1 м , в которых особи располагаются случайно на расстоянии 0,2 м
	<i>3.Континуально-дискретный</i>	1)Данный тип характеризуется наличием зоны незначимого отталкивания в радиусе 0,2 м, которая переходит в зону отсутствия взаимодействия и далее переходит в крупную агрегацию размером 1,2 м
<b>2.Контагиозный</b>	<i>1. Дискретный</i>	1)Образование крупных скоплений радиусом около 0,9- 1,2 м
<b>3. Случайный</b>	<i>1.Континуальный</i>	1)Для данного подтипа было характерно образование зон незначимого отталкивания на расстоянии 0,2 м, с последующей тенденцией к агрегированию на расстоянии 0,6-1м 2)Агрегации и зоны отталкивания не образуются 3)Образование зон незначимого отталкивания на расстоянии 0,2-0,4 м переходящее в зону отсутствия взаимодействия

Размеры фитогенных полей элементов ЦП в процессе онтогенеза увеличивались от прегенеративных состояний к генеративному и сенильному состояниям.

Плотность особей в ЦП была невысокой и изменялось в пределах 1,16 – 8,12 особь/ м<sup>2</sup> , в связи с чем, коэффициент напряженности фитогенного поля также был невысок и варьировал в диапазоне 0,2 – 1,3 (прил. 9).

Максимальная мощность фитогенного поля составила 144,56 г/м<sup>2</sup> в ЦП4, представленной большим количеством субсенильных растений, у которых, по-видимому, сохраняется высокая активность фитогенных полей. Минимальная мощность составила 72,3 г/м<sup>2</sup> в ЦП8. Данная ЦП расположена на участке засоленном, в связи с производственной деятельностью, поэтому аллелопатическое воздействие особей оказалось менее активным в таких условиях (прил. 9).

Рассчитанные коэффициенты Пирсона составили (0,07-0,57), т.е. сопряженность *A. taurica* со всеми встреченными видами в ЦП является отрицательной, что также подтверждает высокую степень аллелопатической активности данного вида (прил. 10).

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 поросоль, 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**

Под ценопопуляционными стратегиями понимаются способы выживания и самоподдержания ценопопуляций растений в сообществах и экосистемах.

Для анализа стратегий ценопопуляций исследуемых видов были использованы две системы: система типов стратегий Раменского-Грайма (Миркин, 1985; Работнов, 1985; Миркин, Наумова, 1998) и система В. А. Черемушкиной (Черемушкина, 2001).

В системе Раменского-Грайма эколого-ценотическая стратегия вида определяется как место в системе независимых и определяющих выживание организмов факторов – стресса и нарушения (Ишбирдин, 2004; Ишбирдин, 2005). Выделение принадлежности растений к тем, или иным типам стратегий по системе Раменского-Грайма осуществляется на основе анализа ряда ценопопуляционных признаков: абиотические условия среды, наличие нарушений, уровень интерференции, жизненная форма, способ регуляции плотности популяции, типы возрастного состава популяции, наличие банков семян, тип реагирования на стресс, характер экологической ниши (Миркин, 1985). Согласно вышеуказанной системе выделяют три первичных типа стратегии С (виоленты), S (пациенты), R (эксплеренты) (Grime, 1979; Grime et al., 1988).

В основе классификации, описанной В. А. Черемушкиной, лежат следующие признаки: особенности онтогенеза (длительность, поливариантность), характер онтогенетического спектра, пространственная структура ценопопуляций, тип размножения (семенной, вегетативный) (Черемушкина, 2001).

Проведенные исследования ценопопуляций изучаемых видов, позволили выполнить оценку стратегий их самоподдержания и выживаемости.

### **7.1. Особенности ценопопуляционной стратегии сарсазана шишковатого (*Halocnemum strobilaceum* (Pall.) Bieb.)**

В ходе работ было выявлено, что тип реагирования *H. strobilaceum* на изменение условий окружающей среды является физиолого-биохимическим и проявляется, например, в поливариантности онтоморфогенеза. Так, при появлении благоприятных

эдафических факторов, сенильное возрастное состояние может давать вегетативные и даже генеративные побеги. Исследования показали зависимость ценопопуляций данного вида от абиотических факторов (в том числе и антропогенных), так проведение земельных работ, приводящих к пересыпанию кустов и появлению рассолённых участков почвы, дало возможность прорастанию семян и дополнительному укоренению большого количества плагитропных побегов.

Согласно вышеприведённому описанию по классификации Раменского-Грайма *H. strobilaceum* можно отнести к **S-стратегам** – **экопикические 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). Вышеприведённые 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, смещённый 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 полыни сантонийской (*Artemisia santonica* L.)**

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). Объём 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.

Преодоление абиотического стресса (высокая степень засоления), обуславливает интенсификацию синтеза различных органических веществ, что в свою очередь приводит к высокой аллелопатической активности, что позволяет виду занимать доминирующую роль в сообществах (Симагина, 2006).

В процессе исследований было выяснено, что для *A. santonica* свойственно как семенное, так и вегетативное размножение (корневыми отпрысками, укореняющимися стеляющимися 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* Willd.)**

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. Уровень интерференции данного вида высок, т.к. *A. taurica* сама является сильнейшим аллелопатом, и, произрастающие на данной территории, другие виды-доминанты, также обладают ярко выраженными аллелопатическими свойствами. Реализованная экологическая ниша ценопопуляций узкая и хорошо выраженная. Согласно классификации Раменского-Грайма наибольшее число признаков ценопопуляций *A. taurica* соответствует **Sk-стратегии** -

**фитоценоотические 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.

Исследования показали, что механическое воздействие на почвенно-растительный покров влияет на состояние ценопопуляций исследуемых видов по-разному, в зависимости от их эколого-биологических особенностей и положения на катене. Вынос на поверхность незасоленных, и свободных от аллелопатических веществ слоев почвы, в результате земельных работ в нижней части катены, способствует укоренению плагиотропных побегов особей *H. strobilaceum*, находящихся в генеративном ( $g_1-g_3$ ) онтогенетическом состоянии, а также прорастанию семян и формированию проростков ( $p$ ). Поэтому на нарушенных участках преобладают молодые ценопопуляции и, как правило, отсутствуют субсенильные ( $ss$ ) и сенильные ( $s$ ) особи. Хозяйственная деятельность приводит к омоложению ценопопуляций и дает дополнительные возможности для размножения *H. strobilaceum*.

В средней части катены размыв и перемещение почвенного субстрата под воздействием эрозии способствует интенсивному прорастанию большого числа семян *A. santonica*, которое было бы невозможным в обычных условиях обитания, в связи с повышенным содержанием аллелопатических веществ, выделяемых в почву данным видом, и конкуренции со стороны других видов растительности, занимающих свободное пространство. Механическое воздействие на почвенный субстрат со стороны человека в ходе его хозяйственной деятельности (прокладка трубопроводов, разработка карьеров, строительство дорог и т. д.) способствует интенсивному семенному размножению *A. santonica*, реализации запаса семян вида в почве и освоению им новых территорий. Антропогенный фактор в этом случае действует аналогично процессам водной эрозии, усиливая процессы самовосстановления и омоложения ценопопуляций.



На верхнем участке катены в плакорных условиях антропогенное воздействие стимулирует проявление неотенизации – пропуска отдельных состояний жизненного цикла у *A. taurica*, что приводит к ее плодоношению на ранних стадиях онтогенеза.

Таким образом, производственная деятельность в рамках обустройства нефтегазовых промыслов в районе исследования стимулирует процессы самовосстановления и самоподдержания пространственной и демографической структуры ценопопуляций изученных видов-доминантов, создает для них дополнительные возможности освоения новых пространств, свободных от естественного растительного покрова.

Таким образом, несмотря на схожесть жизненных форм, исследуемые виды обладают различными стратегиями самоподдержания.

Так *H. strobilaceum*, обитающий в специфических условиях обитания, исключая конкуренцию за территорию и ресурсы является экотопическим пациентом и толерантно-реактивным видом. Виды *A. taurica* и *A. santonica* являются толерантными фитоценотическими пациентами, так как характеризуются активным воздействием на окружающие виды в борьбе за ресурсы, находящиеся в ограниченном количестве.

## 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.

## ЛИТЕРАТУРА

1. Абрамова, Т. А. Реконструкция палеогеографических условий эпох четвертичных трансгрессий и регрессий Каспийского моря (по данным палеоботанического анализа) / Т. А. Абрамова // Автореф. дисс..... канд. географ. наук. – М., 1974. – 24 с.
2. Абрамова, Т. А. Развитие природных условий ледниковой и внеледниковой зон (Каспийская область) по палеоботаническим данным / Т. А. Абрамова // Палинология СССР. – М., 1976. – С. 129.
3. Абрамова, Т. А. Изменение растительного покрова Прикаспия как отражение колебаний увлажненности и теплообеспеченности в голоцене / Т. А. Абрамова // Водные ресурсы. – 1983. – № 5. – С. 86-91.
4. Акжигитова, Н. И. Галофитная растительность Средней Азии и ее индикационные свойства / Н. И. Акжигитова – Ташкент, 1982. – 190 с.
5. Акопян, Ж. А. Биолого-морфологические особенности и таксономический состав семейства маревых (*Chenopodiaceae* Vent.) в Южном Закавказье: Автореф. дисс. док. биол. наук / Ж. А. Акопян. – Ереван, 2013. – 49 с.
6. Атлас Калмыцкой АССР. – М.: ГУТК, 1974. – 32 с.
7. Аюшева, Е.Ч. Видовой состав и продуктивность фитоценозов, улучшенных путем фитомелиорации на бурых полупустынных почвах Калмыкии/ Е.Ч. Аюшева, Р.Р.Джапова//Известия Самарского научного центра РАН/гл.ред В.П. Шорин. – Самара,2012. – Т.14-№1(5). – С.1187-1190.
8. Базелюк, А. А. Изменение гидрографии и стока рек Кумо-Манычской впадины под влиянием антропогенной деятельности / А.А. Базелюк // Известия вузов. Северо-Кавказский регион. Естественные науки. – 2007. – № 2. – С. 89-91.
9. Бакинова, Т. И. Почвы Республики Калмыкия / Т. И. Бакинова, Н. П. Воробьева, Е. А. Зеленская. – Элиста: Издательство СКНЦ ВШ, 1999. – 116 с.
10. Бакташева, Н. М. Флора Калмыкии и ее анализ / Н. М. Бакташева – Элиста: Джангар, 2000. – 135 с.

11. Бакташева, Н. М., Эколого-биологические особенности видов и биологические ресурсы флоры лесных полос Ергеней / Н. М. Бакташева, С. Г. Босхамджиева // Калмыцкий государственный университет SWorld – 2-12. October 2012.
12. Бананова, В. А. Растительный покров Калмыкии / В. А. Бананова, В. Г. Лазарева – Элиста: Изд-во Калмыцкого университета, 1996. – 78 с.
13. Бананова, В. А. Устойчивость растительного покрова семиаридных территорий Южного федерального округа РФ к природным и антропогенным факторам / В. А. Бананова, В. Г. Лазарева, В. В. Сератирова // Отечественная геоботаника: основные вехи и перспективы: Матер. Всероссийской науч. конф. – Санкт-Петербург, 2011. – С.6-8.
14. Бананова, В. А. Фитоценотическое разнообразие калмыцких степей России. / В. А. Бананова, В. Г. Лазарева // Степи Северной Евразии: Материалы VI Международного симпозиума, 2012.
15. Басагин, Д. Д. Некоторые черты биоморфологии борщевика Мелендорфа (к вопросу о партикуляции) / Д. Д. Басагин, П.Г. Горовой // Бюлл. Гл. бот. сада. – 1972. – Т. 78. – Вып. 5. – С. 107-120.
16. Бейдеман, И. Н. Развитие растительности и почв в низменности Восточного Закавказья / И. Н. Бейдеман // Вопросы улучшения кормовой базы в степной, полупустынной и пустынной зонах СССР. – 1954.
17. Белова, Е. А. К биологии цветения / Е. А. Белова // Тр. Алма-Атинского бот. сада. – 1963. – Т. 7. – С. 100-107.
18. Бембеева, О. Г. Структура растительного покрова Сарпинской низменности / О. Г. Бембеева, Р. Р. Джапова // XIII Съезд Русского ботанического общества (Тольятти, 16-22 сентября 2013). – Том 2. Геоботаника. – С.169-170.
19. Беспалова, З. Г. К биологии размножения полыней *Artemisia salina* Kell. s. l., *Artemisia taurica* Willd. и кермека *Limonium meyeri* (Boiss.) Ktze в Ногайской степи / З.Г. Беспалова // Ботан. журн. – 1956. – Т. 41. – № 11. – С.1623-1629.

20. Беспалова, З. Г. К биологии *Halocnemum strobilaceum* (Pall.) M. V. / З. Г. Беспалова // Ботанический журнал. – 1959. – Т. 44. – № 1 – С. 92-101.
21. Беспалова, З. Г. К биологии плукустарничков-эдификаторов фитоценозов Ногайских пустынных степей и сухих степей Центрального Казахстана / З. Г. Беспалова // Ботан. журн. – 1960. – Т. 45. – № 1. – С. 1462-1475.
22. Беспалова, З. Г. О цветении некоторых представителей семейства Chenopodiaceae / З. Г. Беспалова // Биология и экология растений целинных районов Казахстана. – Академия наук СССР Ботанический институт им. В.Л. Комарова. Труды. Серия III. Геоботаника. – вып. 17. – М.; Л.: Наука, 1965. – С. 100-114.
23. Бэзр, А. С. Сравнительное биоморфологическое исследование восточноевропейских представителей рода *Artemisia* L. (*Asteraceae* Dumort.) / А. С. Бэзр. – М., 2005. – 20 с.
24. Бова, Н. В. Климат Юго-Востока Европейской части СССР / Н. В. Бова. – Саратов, 1961. – 134 с.
25. Большев, Н. Н. Происхождение и свойства почв полупустыни / Н. Н. Большев – М.: Изд-во МГУ, 1972. – 196 с.
26. Борисов, А. А. Климаты СССР / А. А. Борисов – М.: Мысль, 1988. – 528 с.
27. Борликов, Г. М. Динамика природных кормовых угодий Республики Калмыкия / Г. М. Борликов, Р. Р. Джапова, Н. Б. Кензеева // Геоботанические исследования в семиаридных и аридных регионах: современное состояние, проблемы и перспективы. Материалы международной конференции. – Алматы, 2001. – С. 42-45.
28. Ботаническая география Казахстана и Средней Азии (в пределах пустынной области). – СПб.: Ботан. ин-т РАН, «Бостон-Спектр», 2003. – 424 с.
29. Буданова, Г. В. Польшь таврическая – *Artemisia taurica* Willd. (*A. maritima* var. *taurica* Ledeb., *Seriphidium tauricum* (Willd.) Poljak.) / Г. В. Буданова // Атлас ареалов и ресурсов лекарственных растений СССР. М.: ГУГК, 1976. – 287 с.
30. Буланый, Ю.И. Биология и структура ценопопуляции *Chartolepis glastifolia* (L.) Cass. (*Asteraceae*) в условиях Саратовской области / Ю. И.

- Буланый, О.В. Чеботарева // Отечественная геоботаника: Основные вехи и перспективы: Материалы Всероссийской конф. Т. 2: Структура и динамика растительных со-обществ. Экология растительных сообществ. – СПб., 2011. – С. 307–309.
31. Булгаков, Т. С. Влияние выпаса скота на растительные сообщества долинных степей Маныча (Ростовская область) / Т. С. Булгаков // Отечественная геоботаника: основные вехи и перспективы: Матер. Всероссийской науч. конф. – Санкт-Петербург, 2011. – С.21-24.
32. Бурда, Р. И. Антропогенная трансформация флоры / Р. И. Бурда. – Киев: Наукова Думка, 1991. – 168 с.
33. Бутков, А. Я. К биологии цветения и плодоношения полыней подрода *Serephidium* (Bess.) Roug. / А. Я. Бутков // Узб. биол. журн. – 1962. – № 6. – С. 38-41.
34. Василевич, В. И. Статистические методы в геоботанике / В. И. Василевич. – Л.: Наука, 1969. – 232 с.
35. Васильченко, И. Т. Неотенические изменения у растений / И. Т. Васильченко. – М.;Л.: Наука, 1965. – 84 с.
36. Васина, А. Н. Использование растений диких видов для борьбы с вредителями садовых и овощных культур / А. Н. Васина. – Издательство «Колос». – Москва, 1972. – 58 с.
37. Викторов, С. В. Индикационная геоботаника: Учебное пособие / С. В. Викторов, Г. Л. Ремезова. – М.: Изд-во Московского университета, 1988. – 168 с.
38. Водорезова, Л. А. Фармакогностическое изучение полыни сантониковой: Автореф. дис. ...канд. фармацевт. наук: (15.00.02) / Л. А. Водорезова. – Пятигорск: ГОУ ВПО «Пятигор. гос. фармацевт. акад.», 2006. – 23 с.
39. Воронцова, Л. И. Мультивариантность развития особей в течение онтогенеза и ее значение в регуляции численности и состава ценопопуляций растений / Л. И. Воронцова, Л. Б. Заугольнова // Журн. Общ. биол. – 1978. – № 4. – С. 555-562.

- 40.Высоцкий, Г. Н. Ергеня, культурно-фитологический очерк / Г. Н. Высоцкий // Труды Бюро по прикладной ботанике. – 1915. – Т. 8. – № 10-11. С. 1113-1443.
- 41.Высоцкий, Г. Н. О перспективах нашего степного полеводства и скотоводства / Г. Н. Высоцкий // Труды по прикладной ботанике и селекции. – Петроград, 1923. – №3. – Т. 13. – С. 1 - 20.
- 42.Габриэлян, Э. Ц. Обзор полыней (*Artemisia* L., Asteraceae) Южного Закавказья / Э. Ц. Габриэлян, Н. С. Ханжян // Новости систематики высших растений. – Т. 23. – Л.: Наука, 1986. – С. 206-217.
- 43.Геологическое строение и полезные ископаемые Нижнего Поволжья. Вып. I, Саратов, 1975.
- 44.Глотов, Н. В. Об оценке параметров возрастной структуры популяций растений / Н. В. Глотов // Жизнь популяций в гетерогенной среде (Ч. 1). – Йошкар-Ола, 1998. – С. 146-149.
- 45.Гольинец, Ф. Ф. Геологическое строение Калмыцко-Сальских степей и перспективы района на основе работ 1932 г. / Ф. Ф. Гольинец // Труды Сев.-Кавказ. конференции геологов-нефтяников. – Вып. 7. – Элиста, 1934. – С. 24-31.
- 46.Грейг-Смит, П. Количественная экология растений / П. Грейг-Смит. – М.: Изд-во «Мир», 1967. – 359 с.
- 47.Дедова, Э. Б. Хозяйственно-мелиоративная оценка оросительных систем Республики Калмыкия / Э. Б. Дедова, В. В. Бородычев, А. В. Шуравилин // Мелиорация и водное хозяйство, 2011. – № 4. – С.11-13.
- 48.Джапова, Р. Р. Изучение возрастного состава ценопопуляции *Artemisia lerchiana* белополынных пастбищ Калмыкии // Вестник МГУ, сер биол., 1982а. – № 3. – С. 29-32.
- 49.Джапова, Р. Р. Сезонная и погодичная динамика видового состава, урожайности и запасов корма сенокосов Северо-Западного Прикаспия / Р. Р. Джапова, З. М. Санкуева, И.А. Трофимов // Растительные ресурсы Л. – 1991а. – т.27. – вып. 3. – С. 16-30.
- 50.Джапова, Р. Р. Сезонная и погодичная динамика видового состава, урожайности и запасов корма белополынных пастбищ Северо - Западного



- Прикаспия (Калмыцкая АССР) / Р. Р. Джапова, З. М. Санкуева, И. А. Трофимов // Растительные ресурсы Л. – 1991б. – т. 27. – вып. 4. – С. 1-10.
51. Джапова, Р. Р. Возрастной спектр популяций эдификаторов как фактор устойчивости растительных сообществ / Р. Р. Джапова // Экосистемы Прикаспия - XXI века: материалы Международной научной конференции. - 1999. На рубеже тысячелетий: экология, образование, экономика, медицина. – 2001а. – Ч. 1. – С. 129-133.
52. Джапова, Р. Р. Возрастной спектр популяции ковыля Лессинга в фитоценозах на светло-каштановых почвах Калмыкии / Р. Р. Джапова, О. В. Богославская // На рубеже тысячелетий. Сб. научных трудов. Т.8. Северо-Кавказский научный центр высшей школы. Рос-тов-на-Дону: Северо-Кавказский научный центр высшей школы. – 2001б. – С. 35-37.
53. Джапова, Р. Р. Динамика растительного покрова Ергенинской возвышенности и Прикаспийской низменности: Автореф. дисс. док. биол. наук / Р. Р. Джапова. – Москва, 2007. – 47 с.
54. Джапова, Р. Р. Растительность и флора участка дерновиннозлаковой степи на территории Республики Калмыкия / Р. Р. Джапова, Н. М. Бакташева, Е. Л. Егорова // Естественные науки. – 2012. – №4 (41). – С.15-20.
55. Джиргалова, Е.А Эколого-биологические особенности и хозяйственная ценность представителей рода *Artemisia* в условиях Северо-Западного Прикаспия. / Е. А. Джиргалова, М. М.Оконов, М. Ю. Пучков // Вестник Московского областного государственного университета, – Серия: Химия и экология. – 2006. – №1. – С. 121-123.
56. Димеева, Л. А. Природная динамика растительности полуострова Барсакельмес (Аральское море) / Л. А. Димеева, З. Ж. Алимбетова // Растительный мир и его охрана: Материалы международной научной конференции. – Алматы, 2007а. – С. 124-128.

57. Димеева, Л. А. Закономерности первичных сукцессий Аральского побережья / Л. А. Димеева // Аридные экосистемы. – 2007б. – Т.13. – №33-34. – С.91-102.
58. Димо, Н. А. В области полупустыни / Н. А. Димо, Б. А. Келлер. – Саратов, 1907. – 215 с.
59. Динамика ценопопуляций. – М.: Наука, 1985. – 208 с.
60. Доскач, А. Г. Орография / А. Г. Доскач // Юго-Восток Европейской части СССР. – М.: Наука, 1971а. – С. 19-23.
61. Доскач, А. Г. Геологическое строение и морфоструктура / А. Г. Доскач, А. И. Мушенко, Ю. А. Мещеряков // Юго-Восток Европейской части СССР. – М.: Наука, 1971б. – С. 23-35.
62. Доскач, А. Г. Основные черты природных условий Северного Прикаспия / А. Г. Доскач // Почвенное районирование Прикаспийской низменности. – М., 1977. – С. 4-15.
63. Доскач, А. Г. Природное районирование Прикаспийской полупустыни / А. Г. Доскач. – М.: Наука, 1979. – 144 с.
64. Животовский, Л. А. Онтогенетические состояния, эффективная плотность и классификация популяций растений / Л. А. Животовский // Экология. – 2001. – № 1. – С. 3-7.
65. Жирков, К. Ф. Климатический очерк Манычской ложбины / К. Ф. Жирков // Уч. записки Ростовского н/Д гос. университета. – 1956. – Т. 34. – Вып.7. – С. 125-137.
66. Жудова, П. П. Растительность Волжско-Кумско-Терского междуречья и прилегающих склонов Ергенинской и Ставропольской возвышенностей / П. П. Жудова // Вестник Моск. Гос. Ун-та. – 1951. – № 11. – С. 67-90.
67. Жуков, М. М. Геоморфология Северо-Западного Прикаспия / М. М. Жуков // Бюлл. Московского общества испытателей природы. Отд. геологии. – 1937. – Т. 15. – Вып. 3. – С. 169-186.
68. Жуков, В. М. Климат / В. М. Жуков // Юго-Восток Европейской части СССР. М.: Наука, 1971. – С. 96-106.

69. Жукова, Л. А. Изменение возрастного состояния популяций луговика дернистого на окских лугах / Л. А. Жукова. – М., 1967. – 19 с.
70. Жукова, Л. А. Онтогенез и циклы воспроизведения растений / Л. А. Жукова // Журн. общ. биологии. – 1983. – Т. 44. – № 3. – С. 361-374.
71. Жукова, Л. А. Введение / Л. А. Жукова, Л. Б. Заугольнова // Динамика ценопопуляций. – М.: Наука, 1985 а. – С. 3-9.
72. Жукова, Л. А. Заключение / Л. А. Жукова, Л. Б. Заугольнова, О. В. Смирнова // Динамика ценопопуляций. – М.: Наука, 1985 б. – С. 187-197.
73. Жукова, Л. А. Динамика ценопопуляций луговых растений в естественных фитоценозах растений / Л. А. Жукова // Динамика ценопопуляций травянистых растений. – Киев: Наукова Думка, 1987. – С. 9-19.
74. Жукова, Л. А. Поливариантность онтогенеза и динамика ценопопуляций растений / Л. А. Жукова, А. С. Комаров // Журн. общ. биол. – 1990. – № 4. – С. 450-461.
75. Жукова, Л. А. Популяционная жизнь луговых растений / Л. А. Жукова. – Йошкар-Ола: «Ланар», 1995. – 224 с.
76. Жукова, Л. А. Многообразие путей онтогенеза в популяциях растений / Л. А. Жукова // Экология. – 2001а. – № 3. – С. 169-176.
77. Жукова, Л. А., Глотов Н. В. Морфологическая поливариантность онтогенеза в природных популяциях растений / Л. А. Жукова, Н. В. Глотов // Онтогенез. – 2001б. – Т. 32. – № 6. – С. 455-461.
78. Жукова, Л. А. Концепции фитогенных полей и современные аспекты их изучения / Л. А. Жукова // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. – Т. 14. – №1(6). – 2012. – С. 1462-1465.
79. Жукова, Л. А. О некоторых подходах к прогнозированию перспектив развития ценопопуляций растений / Л. А. Жукова, Т.А. Полянская // Вестник ТвГУ. Серия «Биология и экология». – 2013. – №31. – С. 160-171.
80. Зарядов, И. С. Введение в статистический пакет R: типы переменных, структуры данных, чтение и запись информации, графика / И. С. Зарядов. – Москва Издательство Российского университета дружба, 2010. – 207 с.

81. Заугольнова, Л. Б. Типы возрастных спектров нормальных ценопопуляций растений / Л. Б. Заугольнова // Ценопопуляции растений (основные понятия и структура). – М., 1976. – С. 81-92.
82. Заугольнова, Л. Б. Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии) / Л. Б. Заугольнова, Л. А. Жукова, А. С. Комаров, О. В. Смирнова. – М.: Наука, 1988. – 184 с.
83. Заугольнова, Л. Б. Структура популяций семенных растений и проблемы их мониторинга / Л. Б. Заугольнова: автореф. дис. докт. биол. наук. – СПб., 1994. – 70 с.
84. Земельные ресурсы Республики Калмыкия (Справочник). – Элиста: АПП «Джангар», 1999. – 126 с.
85. Зенкина, Т. Е. Особенности онтогенеза сарсазана шишковатого [*Halocnemum strobilaceum* (Pall.) Vieb., *Chenopodiaceae*] в условиях Нижнего Поволжья / Т. Е. Зенкина // Современные проблемы географии, экологии и природопользования: Материалы международной научной конференции, г. Волгоград, 22-24 апреля 2012 г. Волгоград: Изд-во ВолГУ, 2012. С. 56-58.
86. Зиман, С. Н. Жизненные формы и биология степных растений Донбасса: АН УССР, Ин-т ботаники им. Н. Г. Холодного / С. Н. Зиман. – Киев: «Наук. думка», 1976. – 191 с.
87. Злобин, Ю. А. Принципы и методы изучения ценологических популяций растений: Учебно-методич. пособие / Ю. А. Злобин – Казань: Изд-во Казан. ун-та, 1989. – 146 с.
88. Зонн, С. В. Почвы / С. В. Зонн // Юго-Восток Европейской части СССР. – М.: Наука, 1971. – С. 192-194.
89. Изучение структуры и взаимоотношения ценопопуляций (Методические разработки для студ. биологич. специальностей) / Отв. ред. Т. И. Серебрякова. – М.: Изд-во МГПИ, 1986. – 73 с.
90. Ильин, М. М. Семейство Маревые – *Chenopodiaceae* Vent. / М. М. Ильин // Флора СССР. – Т. 6. – М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1936 а. – С. 2-354, 873-880.

91. Ильин, М. М. Сарсазан – *Halocnemum* М. В. / М. М. Ильин // Флора СССР. – Т. 6. – М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1936 б. – С. 170-171.
92. Ишбирдин, А. Р. Адаптивный морфогенез и эколого-ценотические стратегии выживания травянистых растений / А. Р. Ишбирдин, М. М. Ишмуратова // Методы популяционной биологии: материалы VII Всерос. Популяционного семинара (Сыктывкар 16-21 февраля, 2004 года). – Ч. 2. – Сыктывкар, 2004. – С. 112-113.
93. Ишбирдин, А. Р. Стратегии жизни ценопопуляции *Cephalanthera rubra* (L.) RICH. на территории Башкирского государственного заповедника / А. Р. Ишбирдин, М. М. Ишмуратова, Т. В. Жирнова // Вестн. Нижегород. Ун-та. Сер. Биология. Вып. 1 (9). – Н. Новгород, 2005. – С. 85-98.
94. Казанцев, В. А. Ландшафтоведение [Текст] : учеб.-метод. пособие / В.А. Казанцев, О. Г. Быкова. – Новосибирск: СГГА. – 2008. – 104 с.
95. Каплин, В. Г. Биоиндикация состояния экосистем / В. Г. Каплин. // Учеб. пособие для студентов биол. специальностей ун-тов и с.-х. вузов / Самарская ГСХА. – Самара, 2001. – 143 с.
96. Карамышева, З. В. Ботаническая география степной части Центрального Казахстана / З. В. Карамышева, Е. И. Рачковская. – Л.: Наука, 1973. – 279 с.
97. Карандеева, М. В. Вопросы палеогеографии западной части Прикаспийской низменности / М. В. Карандеева // Уч. зап. МГУ. Серия географическая. – 1952. – Т. 5. – Вып. 3. – С. 5-30.
98. Карта восстановленной растительности Центральной и Восточной Европы / Отв. ред. С. А. Грибова, Р. Нейхейсл. М: 1:2500000. БИН РАН, 1989. Лист IV-V. [БИН РАН, спецсодержание, 1996; ГКФ Украины, картоснова, 1990-1995, 1996].
99. Келлер, Б. А. Растительный мир русских степей, полупустынь и пустынь, вып. 1. Тр. Гос. солонцово-мелиорат. ин-та. / Б. А. Келлер. – Воронеж, 1923 т. 1—2.
100. Келлер, Б. А. *Artemisia maritima* L. s. l. – Полынь приморская / Б. А. Келлер, Н. Ф. Комаров // Флора Юго-Востока Европейской части СССР. – Вып. 6. – М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1936. – С. 354-356.

101. Климатическая справка ЦГМС. – Волгоград, 2008 – 30 с. [рукопись, хранится в архиве ООО «Волгограднефтепроект»].
102. Кобечинская, В. Г. Пространственная - временная изменчивость структуры степных сообществ опукского природного заповедника / В. Г. Кобечинская, И. П. Отурина, М. В. Котолуп, А. И. Сидякин // Ученые записки Таврического национального университета им. В. И. Вернадского. Серия «Биология, химия». – 2013. – №3. – Том 26 (65) . – С.84-99.
103. Ковда, В. А. Почвы Прикаспийской низменности (северо-западная часть). Научный отчет о результатах исследований, проведенных в 1932-1938 гг. / В. А. Ковда – М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1950. – 256 с.
104. Кокшунова, Л. Е. Кардиальные эффекты экстрактов *Artemisia Austriaca* и *Artemisia Santonica* L. / Л. Е. Кокшунова // Прикаспийский регион: человек и природная среда: материалы заочной научн. конф., 20 июня 2001 г. / Ассоциация университетов прикаспийских государств. – Элиста, 2003. – С. 47-49
105. Колев, И. Д. Неотения у сорных растений / И. Д. Колев // Вест. с.-х. науки. – 1960. – №9. – С. 150-152.
106. Комолова, А. С. Влияние эдафотопа на свойства ценопопуляций полыни лерха в пустынной зоне республики Калмыкия / А. С. Комолова, Р. Р. Джапова, Б. В. Халгинова //Фундаментальные исследования, № 9 (часть 9). – 2014. – С. 1993-1997.
107. Кондратюк, Е. Н. Влияние антропопрессии на флору и растительность Донбасса / Е. Н. Кондратюк, А. И. Хархота // Промышленная ботаника. – К.: Наук. Думка, 1980. – 260 с.
108. Кондышев, О. Ю. Возрастная структура ценопопуляций *Tulipa biebersteiniana* на Ергенинской возвышенности / О. Ю. Кондышев, Н. Ц. Лиджиева, А.С. Очирова // X Международная научно-практическая конференция «Динамика научных исследований». – Белгород, 2014. – С. 50-53.

109. Кобычева, В. О. О цветении полыней *A. turanica* Krasch. и *A. diffusa* Krasch. ex Polyak. / В. О. Кобычева // Бот. журн. – 1966. – Т. 51. – № 4. – С. 1232-1234.
110. Кормовые растения сенокосов и пастбищ СССР: в 3-х т. / И. В. Ларин и др. – Т. 3. – М.-Л.: Сельхозгиз, 1956. – 879 с.
111. Кормовые растения сенокосов и пастбищ СССР: в 3-х т. / И. В. Ларин и др. – Т. 3. – М.-Л.: Сельхозгиз, 1956. – 879 с.
112. Корчагин, А. А. Внутривидовой (популяционный) состав растительных сообществ и методы его изучения / А. А. Корчагин // Полевая геоботаника. – Т. 46. – Л.: Наука, 1964.
113. Котов, С. Ф. Экосистемы, их оптимизация и охрана / С. Ф. Котов. – 2014. вып. 10. С. 52–56.
114. Красная книга Республики Тыва: Растения / И. М. Красноборов, Д. Н. Шауло, В. М. Ханминчун и др. – Рос. акад. наук, Сиб. отд-ние, Центр. сиб. ботан. сад и др. – Новосибирск : СО РАН, 1999. – 149 с. – Т. 5. – Новосибирск: Наука, 1992. – С. 135-183.
115. Крайнюк, Е. С. Мыс Такиль – ценный природный комплекс Керченского полуострова / Е. С. Крайнюк, В. О. Смирнов // Геополитика и экогеодинамика регионов. – 2013. – Том 9. – Вып. 2 – Ч. 2. – С. 17-25.
116. Крашенинников, И. М. К систематике рода *Artemisia* L. Естественные циклы рас и видов секции *Seriphidium* русского Туркестана / И. М. Крашенинников // Бот. мат-лы герб. Гл. бот. сада – II –45-48 – Птг, 1921 – С.177 – 191.
117. Куваев, В. Б. Об одной разновидности полыни таврической (*Artemisia taurica* Willd.) / В.Б. Куваев, Д.А. Пакалин // Новости систематики высших растений. – Т. 8. – Л.: Наука, 1971. – С. 240-243.
118. Куваев, А. В. Сосудистые растения Черных земель и Приманычья (Биосферный заповедник «Черные земли») / А. В. Куваев, Б. С. Убушаев, Н. Ю. Степанова // Элиста: Изд-во КГУ, 2010. – 104 с.

119. Лавренко, Е. М. Соч.: История флоры и растительности СССР по данным современного распространения растений, в кн.: Растительность СССР [Сборник статей Степи СССР] / Е. М. Лавренко. – М.-Л.: 1940. – т. 2.
120. Лавренко, Е. М. Степи Евразийской степной области, их география, динамика и история / Е. М. Лавренко // В кн.: Вопросы ботаники. Вып. 1. – М.-Л., 1954. – С. 157-173.
121. Лавренко, Е. М. Средиземные пустыни / Е. М. Лавренко // Растительность европейской части СССР. Л.: Наука, 1980 – С. 298-299.
122. Лапаева, И. В. Характеристика зональной растительности территории Алексеевского месторождения / И. В. Лапаева, А. Л. Сальников // Вестник ОГУ. – 2008. – №12. – С. 8-14
123. Ларин, И. В. Основные закономерности распределения растительности и геоботаническое районирование северного Прикаспия в пределах междуречья Волга-Урал / И. В. Ларин, Е. В. Шифферс, Ф. Я. Левина, Б. Н. Замятнин, Л. И. Иванина, Е. А. Варивцева, Г. Н. Непли, И. В. Сырокомская // Вопросы улучшения кормовой базы в степной, полупустынной и пустынной зонах СССР. – М.-Л., 1954. – С. 9-30.
124. Левина, Ф. Я. Полынь таврическая (*Artemisia taurica* Willdenov) в пределах пустынно-степного юга и юго-востока Европейской части СССР / Ф. Я. Левина // Тр. Ботан. ин-та АН СССР. Серия 3 (Геоботаника). – 1952. – Вып. 8. – С. 140-155.
125. Левина, Ф. Я. Растительный покров Ергений / Ф. Я. Левина // тр. комплексной науч. экспедиции по вопросам полезного лесоразведения. – М.: АН СССР, 1953. – С. 112 - 126.
126. Левина, Ф. Я. К вопросу о зональности и подразделения европейских пустынь / Ф. Я. Левина // Ботан. журнал. – 1959. – Т. 44. – № 8. – С. 1051-1061.
127. Левина, Ф. Я. Растительность в полосе подпора водами Цимлянского и Волгоградского водохранилищ / Ф. Я. Левина // Ботанический журнал. – М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1963. – Т. 48. – № 11. – С. 1598 – 1609.



128. Левина, Ф. Я. Новые данные к ареалу полыни *Artemisia taurica* Willd. / Ф. Я. Левина // Ботан. журн. – 1963. – Т. 58. – № 3. – С. 49-52.
129. Левина, Ф. Я. Растительность / Ф. Я. Левина // Юго-Восток Европейской части СССР. – М.: Наука, 1971. – С. 230-240.
130. Леонова, Т. Г. Род Полынь – *Artemisia* L. / Т. Г. Леонова // Флора европейской части СССР. – Т. 7. – С.-Петербург: Наука, 1994. – С. 150-174.
131. Лиджиева, Н. Ц. Возрастная структура в ценопопуляциях *Festuca valesiaca* в условиях Ергенинской возвышенности / Н. Ц. Лиджиева, О. В. Берикова (Манджикова) // Вестник института комплексных исследований аридных территории – Элиста, 2009. – №1. – С.80-82.
132. Лиджиева, Н. Ц. Онтогенез и возрастная структура ценопопуляций *Festuca valesiaca* (Poaceae) на Ергенинской возвышенности / Н. Ц. Лиджиева, О. В. Берикова (Манджикова) // Проблемы сохранения и рационального использования биоразнообразия Прикаспия и сопредельных регионов: Материалы 7 международной научной конференции – Элиста: КГУ, 2010. – С.18-20.
133. Липатов, В. В. Субаридные и аридные поймы / В. В. Липатов // Растительность европейской части СССР. Л.: Наука, 1980. – С. 258-271.
134. Ломоносова, М. Н. Семейство Chenopodiaceae – Маревые / М. Н. Ломоносова // Флора Сибири в 14 томах. – Т. 5. – Новосибирск: Наука, 1992. – С. 135-183.
135. Лысенко, Т. М. Растительные сообщества засоленных почв озера Эльтон и его окрестностей (Волгоградская область) / Т. М. Лысенко // Самарская Лука. – 2008а. – Т. 17. – № 1(23). – С. 98-104.
136. Лысенко, Т.М. Современное состояние растительного покрова южной части самарской области (Россия) / Т. М. Лысенко // Мониторинг и оценка состояния растительного мира. – Материалы Междунар. науч. конф. Минск: Право и экономика. – 2008б. – С. 273-274.
137. Лысенко, Т.М. Характеристика растительного покрова солонцовых почв особо охраняемых природных территорий – озер Эльтон и

- Баскунчак / Т. М. Лысенко // Вектор науки ТГУ. – 2013. – № 2 (24). – С. 47-53.
138. Лыу, Т. Н. Изменчивость признаков растений *Tulipa gesneriana* в ценопопуляции, полиморфной по окраске цветков / Т. Н. Лыу, Р. В. Бадаев, Д. А. Обгенова, Н. Ц. Лиджиева // Вестник Калмыцкого университета. – 2013. – №1(17). – С. 39-43.
139. Лыу, Т.Н. Жизненность и изменчивость количественных признаков растений *Tulipa gesneriana*, различающихся по окраске околоцветника / Т. Н. Лыу, Р. В. Бадаев // Материалы Международного молодежного научного форума «Ломоносов 2014». Секция Биология. URL: <http://lomonosov-msu.ru/> (дата обращения 01.11.2014).
140. Марков, М. В. Популяционная биология растений (учебное пособие) / М. В. Марков – М: КМК, 2012. – 388 с.
141. Мельник, И. В., Сукцессии растительности на территории астраханского газоконденсатного месторождения / И. В. Мельник, А. В. Левашин // – Вестник АГТУ. – 2008. – № 3 (44) . – С.142-145.
142. Миркин, Б. М. Что такое растительные сообщества / Б. М. Миркин. – М.: Наука, 1986. – 160 с.
143. Миркин, Б. М. Основы фитоценологии / Б. М. Миркин. – Уфа: Башгосуниверситет, 1986. – 76 с.
144. Миркин, Б. М. Словарь понятий и терминов современной фитоценологии / Б. М. Миркин, Г. С. Розенберг, Л. Г. Наумова. – М.: Наука, 1989. – 223 с.
145. Миркин, Б. М. Наука о растительности (история и современное состояние основных концепций) / Б. М. Миркин, Л. Г. Наумова. – Уфа, 1998. – 413 с.
146. Мирошниченко, Ю. М. Новые взгляды на растительность степей и новые границы между степями и пустынями / Ю. М. Мирошниченко // Вопросы степеведения. – Оренбург, 2000а. – С. 30-41.
147. Мирошниченко, Ю. М. О границе между степями и пустынями в Прикаспии / Ю. М. Мирошниченко // Современные проблемы ботанической географии, картографии, геоботаники, экологии. – СПб., 2000б. – С. 72-74.

148. Мирошниченко, Ю. М. Степи Евразии и новые границы между степями и пустынями / Ю. М. Мирошниченко // Фиторазнообразии Восточной Европы. – 2006. – № 1. – С. 215-231.
149. Мокеева, Е. А. К биологии пустынной полыни / Е. А. Мокеева // Бюлл. Ср.-аз. гос.унив.-.1945.
150. Мордкович, В. Г. Степные экосистемы / В. Г. Мордкович – «Наука» Сибирское отделение, Новосибирск, 1982 – 206 с.
151. Муха, В. Д. Агрочвоведение / В. Д. Муха, Н. И. Картамышев, Д. В. Муха. – М.: КолоС, 2004. – 529 с.
152. Назарбекова, С. Т. К вопросу состояния растительности кормовых угодий северо-западной части Таласского района Джамбульской области / С. Т. Назарбекова, С. К. Таирова, С. Л. Дуйсенбеков, Е. В. Рахимова, Ж. Нармуратова, Н. Жахан // Вестник КазНУ Серия экологическая. – 2014. – № 1/1 (40). – С. 337-341.
153. Нестеров, В. Н. Физиолого-биохимические особенности галофитов в условиях приэльтонья / В.Н. Нестеров, О.А.Розенцвет, Е.С. Богданова // XIII Съезд Русского ботанического общества (Тольятти, 16-22 сентября, 2013). – С.230-232.
154. Нестеров, В. Н. Перекисное окисление липидов дикорастущих галофитов в условиях Приэльтонья / В. Н. Нестеров, Е.С. Богданова, Г.Н. Табаленкова // Известия Самарского научного центра Российской академии наук, 2014 – № 5– Т. 16.
155. Нефедов, А. А. Часть IV Особо охраняемые природные территории (ООПТ) / А. А. Нефедов // Состояние и охрана окружающей среды Омской области в 2002 году. – ГУПР МПР РФ по Омской области. – Омск, 2003. – С. 1-12.
156. Новиков, Г. Н. Растительно-почвенные комплексы северной части Каспийской равнины, их типы и происхождение / Г. Н. Новиков // Растительность Каспийской низменности между реками Волгой и Уралом.

- (Серия Волжско-Каспийская. Вып. 2) – М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1936. – Т. 1. – С. 75-176.
157. Новиков, Г. Н. О формах размножения пустынных полукустарничков / Г. Н. Новиков // Советская ботаника. – 1943. – № 2. – С.30-37.
158. Носова, Л. И. Цветение и плодоношение *Artemisia rhodantha* Rupr. Доминанта высокогорных пустынь / Л. И. Носова // Ботанический журнал. – «Наука» Ленинградское отделение, Ленинград, 1976. – Т.61. – №2. – С. 226-234.
159. Нухимовский, Е. Л. О соотношении понятий «партикуляция» и «вегетативное размножение» / Е. Л. Нухимовский // Бюлл. МОИП. отд. биол. – 1973. – Т. 78. – Вып. 5. – С. 107-120.
160. Одум, Ю. Экология / Ю. Одум. – М.: Мир, 1986. – 376 с.
161. Онтогенетический атлас лекарственных растений: Учебное пособие Т.1. – Йошкар-Ола, МарГУ, 1997. – С. 3-27.
162. Онтогенетический атлас лекарственных растений: Учебное пособие. Т.5 – Йошкар-Ола, МарГУ, 2000. – 268 с.
163. Очирова, А. С. Фитоценотическая приуроченность ценопопуляций *Tulipa biflora* в Калмыкии / А. С. Очирова, О. Ю. Кондышев, Ж. В. Овадыкова, Н. Ц. Лиджиева // Естественные и технические науки. – №2(62). – 2015.
164. Панкратова, И. В. Начальные стадии формирования экосистем на обсохшем дне северного Арала: фитоценозы и почвы / И. В. Панкратова // XIII Съезд Русского ботанического общества (Тольятти, 16-22 сентября 2013). – Том 2. Геоботаника. – С.285-287.
165. Пачоский, И. К. Описание растительности Херсонской губернии / И. К. Пачоский // Степи – Херсон: Паровая типо-литография С. Н. Ольховикова и С. А. Ходушина, 1917. –Т. 2.
166. Поленов, Л. В. Про явище неотені у однорічних ярих бур'янів / Л. В. Поленов // Укр. Ботан. журн. – 1960. – Т. 17. – № 3. – С. 29-33.

167. Петровский, В. В. Синузии как формы совместного существования растений / В. В. Петровский // Ботан. журн. – 1961. – Т. 46. – № 11. – С. 1615-1626.
168. Поляков, П. П. К биологии полыни подрода *Seriphidium* (Bess.) Rouy. / П. Поляков // Ботанический журнал. – 1958. Т. 43. – №4. – С. 579–580.
169. Поляков, П. П. Материалы к систематике рода полынь *Artemisia* L. / П. Поляков // Тр. ин. бот. Каз. ССР. – 1961 а. – Т. II. – С. 137-177.
170. Поляков, П. П. Род *Artemisia* L. Флора СССР/ П. Поляков. – М.-Л. – 1961б. – Т. 26. – С. 425-631.
171. Поляков, П. П. Систематика и происхождение сложноцветных / П. П. Поляков. – Алма-Ата: Изд-во «Наука» Казахской ССР, 1967. – 335 с.
172. Поливариантность развития организмов, популяций и сообществ: научное издание / Отв. ред. Воскресенская О.Л. – Йошкар-Ола: Марийский гос. ун-т, 2006. – 326 с.
173. Попов, Г. И. История Манычского пролива в связи со стратиграфией черноморских и каспийских отложений / Г.И. Попов. // Бюлл. Московского общества испытателей природы. Отдел геологический. – 1955. – Т. 30. – Вып. 2. – С. 12-24.
174. Попов, Г. И. Плейстоцен Черноморско-Каспийских проливов (стратиграфия, корреляция, палеофаунистика, геологическая история) / Г. И. Попов. – М.: Наука, 1983. – 215 с.
175. Прозорова, Т.А., Кормовые растения Казахстана / Т.А. Прозорова, И. Б. Черных. – Книга - Павлодар. – 2004. – С. 278.
176. Работнов, Т. А. Биологические наблюдения на субальпийских лугах Северного Кавказа/ Т. А. Работнов // Ботан. журн. – 1945. – Т. 30. – № 4. – С. 167-177.
177. Работнов, Т. А. Вопросы изучения состава популяций для целей фитоценологии / Т. А. Работнов // Проблемы ботаники. Вып. 1. – М.-Л., 1950а. – С. 465-483.

178. Работнов, Т. А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений / Т. А. Работнов // Геоботаника VI. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1950б. – Т. 6. – 483 с.
179. Работнов, Т. А. Некоторые вопросы изучения ценологических популяций / Т. А. Работнов // Бюлл. Московского общества испытателей природы. Отдел биол. – 1969. – Т. 74. – Вып. 1. – С. 141-149.
180. Работнов, Т. А. Луговоеведение / Т. А. Работнов. – М.: МГУ, 1984. – 320 с.
181. Работнов, Т. А. О типах стратегии растений / Т. А. Работнов // Экология. – 1985. – № 3. – С. 3-12.
182. Раменский, Л. Г. Введение в комплексное геоботаническое исследование земель / М.: Сельхозгиз, 1938
183. Раменский, Л. Г. Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову / Л. Г. Раменский, И. А. Цаценкин, О. Н. Чижиков, Н. А. Антипов М.: Сельхозгиз. 1956.
184. Растительность европейской части СССР / Под ред. С. А. Грибовой, Т. И. Исаченко, Е. М. Лавренко. – Л.: Наука, 1980. – 429 с.
185. Растительные ресурсы СССР: Цветковые растения, их химический состав, использование. Семейства *Magnoliaceae-Limoniaceae*. – Л.: Наука, 1985. – 460 с.
186. Растительные ресурсы СССР: Цветковые растения, их химический состав, использование. Сем. *Asteraceae (Compositae)*. – СПб.: Наука, 1993. – 352 с.
187. Рачковская, Е. И. К биологии пустынных полукустарничков / Е. И. Рачковская // Тр. Ботан. - Ин-та АН СССР. Сер. 3. геоботан. – 1957. – № 11. – С. 3-87.
188. Рачковская, Е. И. К вопросу о зональности растительного покрова пустынь Казахстана и Средней Азии / Е. И. Рачковская, И. Н. Сафронова, В. Н. Храмцов // Ботан. журн. – 1990. – Т. 75. – № 5. – С. 17-26.
189. Рачковская, Е. И. Растительность Гобийских степей Монголии / Е.И. Рачковская. – СПб.: Наука С.-Петербур. отд-ние, 1993. – 134 с.
190. Рачковская, Е. И. О пустынном типе растительности // Ботан. журн. – 1995. – Т. 80. – № 9. – С. 53-58.

191. Розенцвет, В. Н. Особенности состава липидов мембран галофитов в условиях приэльтонья / О. А. Розенцвет, Е. С. Богданова, В. Н. Нестеров // XIII Съезд Русского ботанического общества (Тольятти, 16-22 сентября, 2013) экологическая физиология. – Том 3 – С. 239-241.
192. Рощина, В. Д. Выделительная функция высших растений / В. Д. Рощина, В. В. Рощина. – М.: Наука, 1989. – 173 с.
193. Рухленко, И. А. Конспект сообществ подкласса подкласса *Kalidienea* Golub et al. 2001 (кл. *Salicornietea fruticosae*) на территории Евразии / И. А. Рухленко // Изв. Самар. науч. центра РАН. – 2011. – Т. 13. – Вып. 5. – С. 114-121.
194. Сангаджиева, Л. Х. Подвижные формы микроэлементов в Калмыкии // Охрана почв Калмыкии / Л. Х. Сангаджиева // Сб. науч. тр. – Элиста, 1996. – С. 159-166.
195. Сангаджиева, Л. Х. Мониторинг загрязнения окружающей среды в республике Калмыкия / Л. Х. Сангаджиева, В. У. Манджиев // Актуальные проблемы экологии и охраны окружающей среды: Тезисы докл. Всерос. Конф. – Уфа, 2004. – С. 99-101.
196. Сангаджиева, Л. Х. Устойчивость пустынных ландшафтов Черных Земель к химическому загрязнению / Л. Х. Сангаджиева, В. У. Манджиев // Вестник Саратов. ГАУ. – 2005. – №2. – С. 18-21.
197. Сангаджиева, Л. Х. Ландшафтно-геохимический анализ изменения природных сред в районах нефтедобычи (на примере Черных Земель Республики Калмыкия) / Л. Х. Сангаджиева, Г. М. Борликов, О. С. Сангаджиева // Известия вузов. Северо-Кавк. регион. Естест. науки. – № 4. – 2005. – С. 79-83.
198. Сангаджиева, Л. Х. Влияние нефтяного загрязнения на фитотоксичность светло-каштановых почв Калмыкии / Л. Х. Сангаджиева, Ц. Д. Даваева, А. А. Булуктаев // Вестник Калмыцкого университета. – 2013. – №1(17). – С. 44-47.
199. Сафронов, И. Н. Палеогеоморфология Северного Кавказа / И. Н. Сафронов. – М.: Недра, 1972. – 160 с.

200. Сафронова, И. Н. Пустыни / И. Н. Сафронова // Растительность Европейской части СССР – Л.: Наука, 1980. – С. 285-298.
201. Сафронова, И. Н. Пустыни Мангышлака (очерк растительности) / И. Н. Сафронова // Тр. БИН РАН. – Вып. 18. – СПб., 1996. – 212 с.
202. Сафронова, И. Н. Некоторые актуальные вопросы ботанической географии Северного Прикаспия / И. Н. Сафронова // Проблемы ботанической географии. К 80-летию кафедры биогеографии Санкт-Петербургского государственного университета. – СПб., 1998. – С. 100-106.
203. Сафронова, И. Н. Об общих закономерностях распространения растительного покрова на Прикаспийской низменности и влияния антропогенного фактора / И. Н. Сафронова // Биологические проблемы и перспективы их изучения в регионах Каспийского моря (Материалы Всеросс. конф., посвящ. 25-летию Прикаспийского Ин-та биол. ресурсов ДНЦ РАН). – Махачкала, 1999. – С. 45-49.
204. Сафронова, И. Н. Фитоэкологическое картирование Северного Прикаспия / И. Н. Сафронова // Геоботаническое картографирование. 2001-2002. – СПб., 2002. – С. 44-65.
205. Сафронова, И. Н. Некоторые проблемы установления границы между степной и пустынной зонами на Прикаспийской низменности / И. Н. Сафронова // Степи Северной Евразии. Эталонные степные ландшафты: проблемы охраны, экологической реставрации и использования. Материалы III международного симпозиума. Под научной редакцией члена-корреспондента А. А. Чибилева. – Оренбург: ИПК «Газпромпечатъ» ООО «Оренбурггазпромсервис», 2003. – С. 447-449.
206. Сафронова, И. Н. Об опустыненных степях Нижнего Поволжья / И. Н. Сафронова // Поволж. экол. журн. – 2005а. – № 3. – С. 262-268.
207. Сафронова, И. Н. О фитоценоотическом разнообразии опустыненных степей Причерноморско-Казахстанской подобласти Евразиатской степной области / И. Н. Сафронова // Вопросы степеведения (Оренбург) – 2005б. – № 5. – С. 19-27.



208. Сафронова, И. Н. Еще раз к вопросу о границе между степной и пустынной зонами в Нижнем Поволжье / И. Н. Сафронова // Поволжский экологический журнал. – 2008. – № 4. – С. 334-343.
209. Сафронова, И. Н. О проблемах зонального деления аридной территории Европейской части России / И. Н. Сафронова // Ботан. журн. – 2012. – Т. 97, № 6. – С. 705-711.
210. Серебряков, И. Г. Биолого-морфологический и филогенетический анализ жизненных форм покрытосеменных / И. Г. Серебряков // Учен. Зап. Моск. Гос. пед. ин-та им. В. П. Потемкина. – 1954. – Т. 37, каф. бот. – Вып. 2. – С. 21-89.
211. Серебряков, И. Г. Основные направления эволюции жизненных форм у покрытосеменных растений / И. Г. Серебряков // Бюлл. Моск. об-ва испытат. природы. отд. биологии. – 1955. – № 60. – Вып. 3. – С. 71-91.
212. Серебряков, И. Г. Экологическая морфология растений. Жизненные формы покрытосеменных и хвойных растений / И. Г. Серебряков. – М.: Высшая школа, 1962. – 377 с.
213. Серебряков, И. Г. Жизненные формы высших растений и их изучение / И. Г. Серебряков // Полев. геоботаника. Т. 3. – М., Л.: Наука, 1964. – С. 146-208.
214. Серебряков, И. Г. Жизненные формы покрытосеменных и их эволюция в отдельных систематических группах / И. Г. Серебряков, Т. И. Серебрякова // Ботан. журн. – 1969. – Т. 54. – № 9. – С. 1321-1326.
215. Серебрякова, Т. И. Типы большого жизненного цикла и структура наземных побегов у цветковых растений / Т. И. Серебрякова // Бюлл. МОИП. отд. биол. – 1971. – Т. 76. – Вып. 1. – С. 105-119.
216. Серебрякова, Т. И. Еще раз о понятии «жизненная форма» у растений / Т. И. Серебрякова // Бюлл. МОИП. Отд. биол. – 1980. – Т. 85. – Вып. 6. – С. 75-86.
217. Серебрякова, Т. И. Ботаника с основами фитоценологии. Анатомия и морфология растений / Т. И. Серебрякова. – М.: Академкнига, 2006. — 543 с.
218. Сидорова, Л. А. Эколого-демографическая структура ценопопуляций *Silene cretacea* Fisch, ex Spreng. (*Caryophyllaceae*) бассейна Среднего Дона / Л. А. Сидорова // Журнал фундаментальных и

- прикладных исследований «Естественные науки». Астрахань: Изд-во «Астраханский университет». – 2008. – № 2 (23). – С. 41-48.
219. Симагина, Н. О. Аллелопатия в галофитных сообществах / Н. О. Симагина, Н. Ю. Лысякова // Питання біоіндикації та екології. – Запоріжжя: ЗДУ, 2000. – Вип.5, № 3. – С.10-16.
220. Симагина, Н. О. Аллелопатические взаимодействия в сообществах галофитов Крыма / Н. О. Симагина // Ученые записки Таврического национального университета. Серия биология. – 2001а. – Т.14, № 1. – С. 203-206.
221. Симагина, Н. О. Взаимодействия между растениями в галофитных сообществах на ранних этапах развития / Н. О. Симагина // Экосистемы Крыма, их оптимизация и охрана. Тематический сборник научных трудов. – Симферополь: ТНУ, 2001б. – № 11. – С.145-149.
222. Симагина, Н. О. Аллелопатическое влияние *Artemisia santonica* L. и *Halocnemum strobilaceum* Vieb. на *Salicornia europaea* L. и *Suaeda prostrata* Pall / Н. О. Симагина // Тезисы докладов научной конференции молодых ученых "Еколого-біологічні дослідження на природних та антропогенно-зміненіх територіях". – Кривой Рог, 2002. – С.354-355.
223. Симагина, Н. О. Межвидовые взаимодействия в сообществах ассоциаций *Halocnemum salicorniosum* / Н. О. Симагина // Ученые записки Таврического национального университета. Серия биология. – Симферополь: ТНУ, 2003а. – Т.16 (55), № 2. – С.164-169.
224. Симагина, Н. О. Біоіндикація фітотоксичної активності ґрунту угруповань галофітної рослинності Криму / Н. О. Симагина // Питання біоіндикації та екології. – Запоріжжя: ЗДУ, 2003б. – Вип. 8, № 2. – С.13-20.
225. Симагина, Н. О. Аллелопатические аспекты конкурентных взаимодействий в галофитных сообществах / Н. О. Симагина // Материалы 7-ой Пущинской школы-конференции молодых ученых "Биология – наука XXI века". – Пущино, 2003в. – С.217-218.

226. Симагина, Н. О. Влияние аллелопатического фактора на взаимодействия галофитов на начальных стадиях онтогенеза / Н. О. Симагина // Вісник Луганського державного університету. – Луганск: Альма-Матер, 2004а. – № 4 (72). – С.96-102.
227. Симагина, Н. О. Биохимические аспекты межвидовых взаимодействий в галофитных сообществах / Н. О. Симагина // Материалы VIII молодежной конференции ботаников. – Санкт-Петербург, 2004б. – С. 187-188.
228. Симагина, Н. О. Гистохимические исследования *Salicornia europaea* L. при аллелопатическом воздействии *Artemisia santonica* L. / Н. О. Симагина // Материалы 8-ой Пушкинской школы-конференции молодых ученых "Биология – наука XXI века". – Пушкино, 2004в. – С. 225-226.
229. Симагина, Н. О. Аллелопатические свойства гликогалофита *Artemisia santonica* L. / Н. О. Симагина // Ученые записки Таврического национального университета им. В.И. Вернадского. Серия «Биология, химия». – 2006. – Т. 19 (58). – №4. – С. 177-185.
230. Симагина, Н. О. Фенольные соединения *Artemisia santonica* L., *Halocnemum strobilaceum* (Pall.) Vieb., проявляющие аллелопатическую активность / Н. О. Симагина, Н. В. Глумова // Ученые записки Таврического национального университета им. В.И. Вернадского. Серия «Биология, химия». – 2008а. – Т. 21 (60). – № 2. – С. 113-120.
231. Симагина, Н. О. Аллелопатическая эффективность корневых систем галофитов / Н. О. Симагина // Экосистемы Крыма, их оптимизация и охрана. – 2008 б. – Вып. 18. – С. 75-78.
232. Симагина, Н. О. Влияние эдафических факторов на проявление аллелопатического эффекта галофитов / Н. О. Симагина, Л. Ю. Лысякова // Ученые записки Таврического национального университета. Серия «Биология, химия». – 2009. – Т. 22 (61), № 3. – С. 140-147.
233. Скворцов, А. К. Гербарий: Пособие по методике и технике / А. К. Скворцов. – М.: Наука, 1977. – 200 с.

234. Смирнова, О. В. Объем счетной единицы при изучении ценопопуляций растений различных биоморф / О. В. Смирнова // Ценопопуляции растений (основные понятия и структура). – М.: Наука, 1976. – С. 72-80 с.
235. Смирнова, О. В. Структура травянистого покрова широколиственных лесов / О. В. Смирнова. – М.: Наука, 1987. – 207 с.
236. Смирнова, О. В. Популяционная организация растительного покрова лесных территорий (на примере широколиственных лесов европейской части СССР) / О. В. Смирнова, А. А. Чистякова, Р. В. Попадюк, О. И. Евстигнеев, В. Н. Коротков, М. В. Митрофанова, Е. В. Пономаренко – Пушино: Изд-во АН СССР, 1990. – 92 с.
237. Солонцы Прикаспийской низменности и их улучшение / Сборник работ под ред. проф. Р. И. Аболина и С. В. Зонн. / Труды Ленинградского отделения / НКЗ СССР. Акад. с.-х. наук им. В. И. Ленина. Всесоюз. науч.-иссл. ин-т удобрений, агротехники и агропочвоведения им. К. К. Гедройца. – Вып. 48. – 1937. – 152 с.
238. Сосаева, И. А. Виталитетная структура видов житняка в Республике Калмыкия / И. А. Сосаева // Материалы XIX Международной молодежной научной конференции студентов, аспирантов и молодых ученых «Ломоносов», 2012 – С.295-296.
239. Справочник по водным ресурсам СССР. Т. V. Нижнее Поволжье. – Л.: Изд. Госуд. гидрологич. Ин-та и Центрального бюро водного кадастра, 1934. – 681 с.
240. Сукачев, В. Н. Некоторые общие теоретические вопросы фитоценологии / В. Н. Сукачев // Вопросы ботаники – Вып. 1. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1957.
241. Ташнинова, Л. Н., наземные исследования степных экосистем в экотонной зоне озера Маныч-Гудило. Современные проблемы аридных и семиаридных экосистем юга России. Российская академия наук южный научный центр. / Л. Н. Ташнинова, Н. М. Богун, А. Г. Санджиева // Ростов-на-Дону Издательство ЮНЦ РАН. – 2006 – С. 221-224.

242. Туровцев, В. Д. Биоиндикация / В. Д. Туровцев В. С. Краснов // Учеб. Пособие. – Тверь: Твер. гос. ун-т. – 2004. – 260 с.
243. Убушаев, Б. С. Мониторинг флористического состава и урожайности сухостепных пастбищных биоценозов / Б. С. Убушаев, В. С. Бадмаев, А. В. Куваев // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. – 2012. – том 14. – №1(9).
244. Уничев, Н. Д. Биохимическая характеристика полыни таврической (*Artemisia taurica*) / Н. Д. Уничев // Ботан. журн. – 1957. – Т.42. – № 7. – С. 1090-1097.
245. Уранов, А. А. Жизненное состояние вида в растительном сообществе / А. А. Уранов // Бюлл. МОИП. Отд. Биол. – 1960. – Т. 65. – Вып. 3. – С. 77–92.
246. Уранов, А. А. К вопросу о сопряженности растений в фитоценозе / А. А. Уранов // Вопросы морфогенеза цветковых растений и строения популяций. – М.: Наука, 1968. – С. 183-208.
247. Уранов, А. А. Классификация и основные черты развития популяций многолетних растений / А. А. Уранов, О. В. Смирнова // Бюлл. МОИП. Отд. Биол. – 1969. – Т. 74. – Вып. 1. – С. 119-134.
248. Уранов, А. А. Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов / А. А. Уранов // Науч. докл. Высш. шк. Биол. науки. – 1975. – № 2. – С. 7-16.
249. Фардеева, М. Б. Динамика пространственно-возрастной структуры клубнеобразующих орхидей / М. Б. Фардеева, Н. А. Чижикова, О. В. Корчебокова // Вестн. Тверского ун-та, серия биология и экология. – 2007. – №8 (36). – С. 172 – 177.
250. Фардеева, М. Б. Особенности пространственной популяционной структуры хохлатки луковичной (*Corydalis bulbosa* (L.) DC) в зоне хвойно-широколиственных лесов / М. Б. Фардеева, Г. Р. Исламова, Л. Я. Мухаметгалиева // Принципы и способы сохранения биоразнообразия (Матер. III Всерос. науч. конф.). Пушино, 2008. – С. 380-382.

251. Фардеева, М. Б. К изучению пространственной структуры черники (*Vaccinium myrtillus* L.) / М. Б. Фардеева, Г. Р. Исламова, // Тр. Всерос. конф. с межд. уч. «Окружающая среда и устойчивое развитие регионов: новые методы и технологии исследований». Казань, 2009 а. – С.307-312.
252. Фардеева, М. Б. Математические подходы к анализу пространственно-возрастной структуры популяций дерновинных видов трав / М. Б. Фардеева, Н.А. Чижилова, Н. В. Бирючевская, Т. В. Рогова, А.А. Савельев // Экология. 2009 б. № 4. – С. 249-257.
253. Фардеева, М. Б. Многолетняя динамика онтогенетической и пространственной структуры ценопопуляций *Cypripedium calceolus* L. / М. Б. Фардеева, Н. А. Чижилова, О. В. Красильникова // Ученые записки Казанского гос. ун-та. Серия: Естеств. науки, 2010 – Т.152 – Кн. 3. – С. 159-173.
254. Фардеева, М. Б., Методы изучения пространственно-возрастной структуры популяций растений / М. Б. Фардеева, Т. В. Рогова // Растительные ресурсы, 2012 – Т. 48 – вып. 4 – С. 597-613.
255. Фардеева, М. Б. Многолетняя динамика пространственно-временной структуры популяций *Orchis militaris* L. (*Orchidaceae* Juss.) / М. Б. Фардеева // Известия Самарского научного центра РАН, 2013. – Т. 15. – № 3(1). – С. 352-357.
256. Филатова, Н. С. Система полыней подрода *Seriphidium* (Bess.) Peterm. (*Artemisia* L. *Asteraceae*) Евразии и Северной Африки / Н. С. Филатова // Новости сист. высш. раст. – Т. 23. – Л.: Наука, 1986. – С. 217 - 239.
257. Филатова, Н. С. Полыни СССР (*Artemisia* L. *Asteraceae*) из подрода *Seriphidium* (Bess.) Peterm. / Н. С. Филатова // Новости сист. высш. раст. – Т. 21. – Л.: Наука, 1984. – С. 155-185.
258. Филатова, Н. С. Род Полынь – *Artemisia* L. / Н. С. Филатова // Флора Казахстана. – Т. 9. – Алма-Ата: Изд-во «Наука» КазССР, 1966. – С. 76-140.
259. Фисюнов, А. В. Развитие неотенических форм степных растений в степи Украины / А. В. Фисюнов // Ботан. журн. –1968. – Т. 53. –№ 5. – С. 682-689.

260. Флора европейской части СССР / Отв. ред. Ан. А. Федоров (Т. 7-11 отв. ред. Н. Н. Цвелев). – Т. 1-11. – Л.: Наука, 1974-1996. – Т. 1. – 1974. – 404 с.; – Т. 2. – 1976. – 236 с.; – Т. 3. – 1978. – 259 с.; – Т. 4. – 1979. – 355 с.; – Т. 5. – 1981. – 380 с.; – Т. 6. – 1987. – 254 с.; – Т. 7. – СПб., 1994. – 317 с.; – Т. 8. – 1989. – 412 с.; – Т. 9. [= Флора Восточной Европы]. – СПб.: Изд-во “Мир и семья-95”, 1996. – 456 с.; – Т. 10. – [= Флора Восточной Европы]. – СПб.: Изд-во “СПб. госуд. химико-фармацевт. академии”, 2001. – 670 с.; – Т. 11. – [= Флора Восточной Европы]. – М.-СПб.: Товарищество научных изданий КМК, 2004. – 536 с.
261. Флора Нижнего Дона: определитель. Ч. 1-2 / Под ред. Г. М. Зозулина и В. В. Федяевой. – Ростов-на-Дону: Изд-во Ростов. ун-та, 1984. – Ч. 1. – 280 с.; – 1985. – Ч. 2. – 239 с.
262. Флора Юго-Востока Европейской части СССР. – Вып. 1-6. – Л.: Изд-во АН СССР, 1927-1936. – Вып. 1. – 1927. [2] + [4] + 74 с.; – Вып. 2. – 1928. – С. 75-256; – Вып. 3. – 1929. – С. 257-436; – Вып. 4. – 1930. – 360 с.; – Вып. 5. – 1931. – С. 361-839; – Вып. 6. – М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1936. – 483 с.
263. Храмцов, В. Н. Растительность солончаков / В. Н. Храмцов // Ботаническая география Казахстана и Средней Азии (в пределах пустынной области). – СПб., 2003. – С. 112-118.
264. Цаценкин, И. А. Геоботаническая классификация пастбищ и сенокосов правобережной части Прикаспийской низменности и Ергеней / И. А. Цаценкин // Ученые записки Московского университета. Вып. 100 (География). – 1952. – Т. 5. – С. 32 - 50.
265. Цвелев, Н. Н. Злаки СССР / Н. Н. Цвелев. – Л.: Наука, 1976. – 788 с.
266. Ценопопуляция растений (основные понятия и структура). – М.: Наука, 1976. – 217 с.
267. Ценопопуляции растений (развитие и взаимоотношения). – М.: Наука, 1977. – 131 с.
268. Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии). – М.: Наука, 1988. – 184 с.
269. Чеботарева, О.В. Онтогенез и структура ценопопуляций *Chartolepis glastifolia* (L.) Cass. (*Asteraceae*) в Саратовской области / О.В. Чеботарева

- // Во-просы биологии, экологии, химии и методики обучения. Сб. науч. ст. – Вып. 12. – Саратов, 2010. – С. 23–26.
270. Чеботарева, О.В. Биология и структура ценопопуляции *Iris halophila* Pall. (Iridaceae) в условиях Саратовской области / О.В. Чеботарева // Исследования молодых учёных в биологии и экологии: – Сб. науч. тр. – Вып. 9. – Саратов: Изд-во Сарат. ун-та, 2011. – С. 121–125.
271. Чемидов, М. М. Естественное зарастание деградированных пастбищ-один из рациональных способов их восстановления / М. М. Чемидов // Вестник Тамбовского университета. Серия: Естественные и технические науки. – 2009. – № 2 (14). – С.430-432.
272. Черемушкина, В. А. Биоморфология видов рода *Allium* L. Евразии и структура их ценопопуляций / В. А. Черемушкина – Новосибирск, 2001 – 32 с.
273. Чижикова, Н. А., Использование электронных баз в популяционных исследованиях / Н. А. Чижикова, М. Б. Фардеева, В. Е. Прохоров // Материалы Второй Национальной конференции с международным участием ЭКОМАТМОД. – Пущино, 2011. – С.292 – 294.
274. Чуниховская, В. Н. Укореняемость зелёных черенков полыни таврической в зависимости от длины черенков в разные сроки черенкования / В. Н. Чуниховская, О. Б. Скипор. // Наукові праці Південного філіалу «Кримський агротехнологічний ун-т» Національного аграрного університету (Сімферополь). – Вип. 100: Сільськогосподарські науки. – 2007. – С. 57-62.
275. Шамсутдинов, З. Ш. Галофиты России, их экологическая оценка и использование / З.Ш. Шамсутдинов, В.И. Савченко, Н.З. Шамсутдинов. – М.: Эдель-М, 2000. – 399 с.
276. Шмараева, А. Н. / Касатик ненастоящий (*Iris notha* Bieb.) в Азовском районе Ростовской области // А. Н. Шмараева, Ж. Н. Шишлова, В. В. Федяева, «Живые и биокосные системы». – 2014. – № 8.



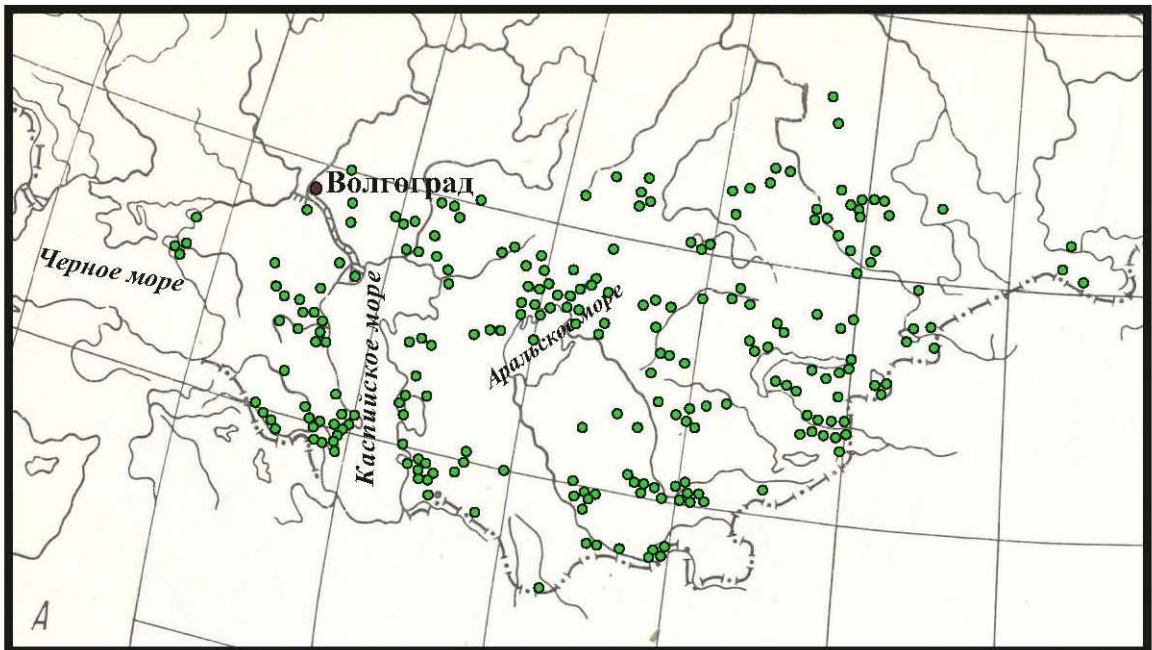
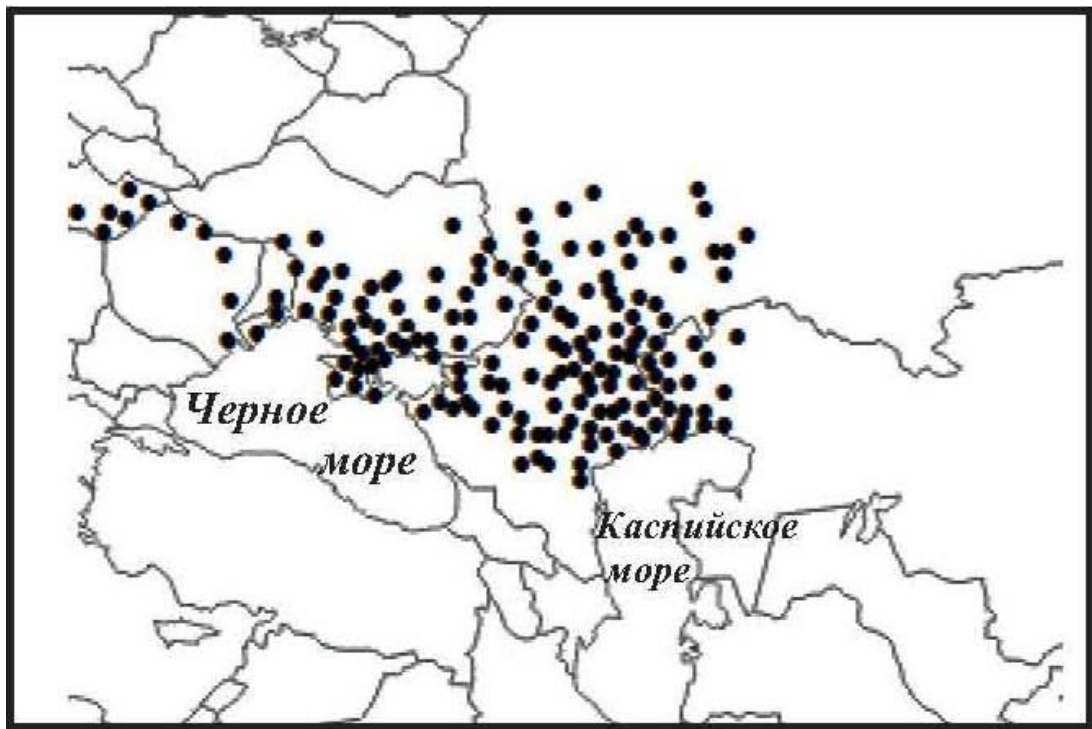
277. Щучкина, В. П. История развития рельефа юго-западной части Прикаспийской низменности / В. П. Щучкина // Вопросы географии Нижнего Поволжья. – Волгоград, 1973. – С.44-56.
278. Янов, В. И. Роль новых сельскохозяйственных культур в воспроизводстве биосферных ресурсов / В. И. Янов, М. В. Ленкова // Экосистемы Прикаспия -XXI века: тез. докл. Междунар. науч. конф. 23-30 мая 1998 г. в ГОУ ВПО Калмыцкий ГУ. – Элиста, 1999. – С. 48-54.
279. Янов, В. И. Некоторые результаты изучения дикорастущих и культурных эфиромасличных растений Калмыкии / В. И. Янов // Социально-экономические преобразования в прикаспийском регионе: поиск оптимальной модели устойчивого развития: матер. Междунар. науч.-практ. конф. 15-16 апреля 2002 г. – Элиста, 2002. – С. 97-99.
280. Янов, В. И. Сравнительное изучение и оценка продуктивности основных видов полыни в аридной зоне Калмыкии / В. И. Янов // Нетрадиционное растениеводство. Селекция. Охрана природы. Эниология. Экология и здоровье: матер. XVII Междунар. симп. 13-21 сентября 2008 г. в г. Алуште. – Симферополь, 2008. – С. 291-294.
281. Янов, В. И. Продуктивность некоторых видов полыни в условиях Северо-Западной части Прикаспия / В. И. Янов // Кормопроизводство. – 2009. – № 1. – С. 18-20.
282. Ярошенко, П. Д. Геоботаника. Основные понятия, направления и методы / П. Д. Ярошенко. – М.: Ленинград: Изд-во АН СССР, 1961. – 474 с.
283. Altesor, A. Allometric neoteny and the evolution of succulence in cacti / A Altesor, C. Silva, E. Ezcurra // Botanical Journal of the Linnean Society. – 1994. – V. 114, № 3. – p. 283–292.
284. Baddeley, A. Analyszing spatial point patterns in R CSIRO and University of Western Australia. Workshop Notes Version 4.1 Desember, 2010. – PP. 232.
285. Baddeley, A. and Turner R. Spatstat: an R packadge for analyszing spatial point patterns. Journal of Statistical Software, 12 (6): 1-42, 2005 URL:[www.jstatsoft.org](http://www.jstatsoft.org), ISSN:1548-7660.

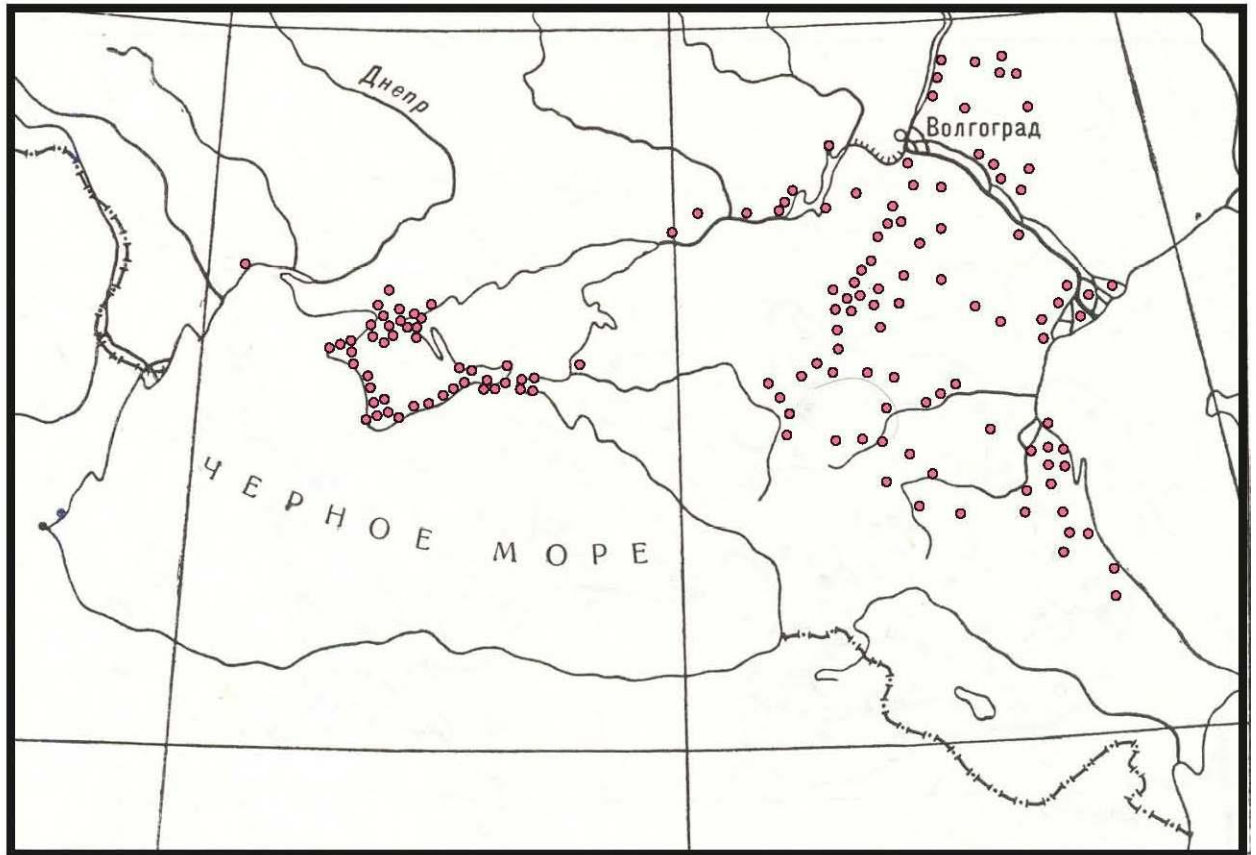
286. Ball, P. W. *Halocnemum* Bieb. / P. W. Ball // *Flora Europaea*. – Ed. 2. – V. 1. – Cambridge, etc., 1993. – P. 121.
287. Bailey, T. C., and Gatrell A. *Interactive spatial data analysis*. Harlow, England: Longman Scientific & Technical, 1995.
288. Besag, J. Contribution to the discussion of Dr Ripley's paper / J. Besag // *Journal of the Royal Statistical Society, Series B*, 1977.
289. Chizhikova, N. A. Using of data bases and digital maps of species for investigations of distribution patterns at the local scale / N. A. Chizhikova, M. B. Fardeeva, T. V. Rogova & A. A. Saveliev // 17th International Workshop European Vegetation Survey. Using phytosociological data to address ecological questions. 2008, Masaryk University Brno, Czech Republic, 2008. – P. 22.
290. Diggle, P.J. *Statistical analysis of spatial point patterns*. / P. J. Diggle, London: Academic Press, 1983.
291. Besag, J. Simple Monte Carlo tests for spatial pattern / J. Besag & P.J. Diggle // *Applied Statistics*, 1977.
292. Dixon, P. Ripley's K-function *The encyclopedia of environmetrics*. / P. Dixon, New York: John Wiley & Sons Ltd. 2002, PP.1796-1803.
293. Einhellig, F. A. Mechanisms and modes of action of allelopathy / F. A. Einhellig // *The science of allelopathy* – New York: John Wiley and Sons, 1986. – P. 171-188.
294. Frank, D. *Biologisch-okologische Daten zur Flora der DDR* / D. Frank, S. Klotz // Halle-Wittenberg: Martin-Luter-Universitat, 1990.
295. Greig-Smith, P. The use of random and contiguous quadrats in the study of the structure of plant communities / P. Greig-Smith // *Annals of Botany*. – 1952. – pp 293-316.
296. Greig-Smith, P. The use of pattern analysis in ecological investigations. *Recent advances in botany* / P. Greig-Smith – Toronto 2, 1961. – pp 1354-1358.
297. Grime, J. P. *Plant strategies and vegetation processes*. Chichester; N. Y.; Brisbane; Toronto: Wiley&Sons, Ltd., 1979.-XI+222 p.

298. Grime, J. P., Hodgson J.G., Hunt R. Comparative Plant Ecology: a Functional Approach to Communities of British Species. L.: Unwin Hyman Publ., 1988 p.
299. Hansen-Quartey, S. A. Effect of aquas extract from *Artemisia arfa* parts and soil on seed germination and early seedling development in selected plant species / S. A. Hansen-Quartey // S. Afr. Plant and soil. – 1998. – V. 15. – № 1. – P. 1-5.
300. Hedge, I. C. *Halocnemum* / I. C. Hedge // [Flora Iranica] Flora des Iranischen Hochlandes und der umrahmenden Gebirge Persien, Afganistan, Teile von West-Pakistan, Nord-Iraq, Azerbaidjan, Turkmenistan von K. H. Reichinger. – Lfg. Cont. № 172/Juni 1997. [Chenopodiaceae / Hedge I. C., Akhani H., Freitag H., Kothe-Heinrich G., Podlech D., Rilke S., Uotila P.] – Akademische Druck- und Verlagsanstalt, Graz-Austria, 1997. – P. 126-128.
301. Hosseini, S. A. Autecology of *Halocnemum strobilaceum* (Pall.) M. Bieb. in saline and alkaline rangelands of Golestan province / S. A. Hosseini, A. A. Shahmoradi // Journal of Plant Science Reseach. – Ser. 22. – 2011. – N 2. – P. 30.
302. Keller, B. [A.] Die Methoden zur Erforschung der Ökologie der Steppen- und Wüstenpflanzen / B. [A.] Keller // Handbuch der biologischen Arbeitsmethoden (ed E. Abderhalden). – Berlin: Urban und Schwarzenberg, 1930. – 1-128 S.
303. Khan, M.A., Gul, B., 2006. Halophyte seed germination. In: Ecophysiology of High Salinity Tolerant Plants. (Eds.): MA. Khan and DJ. Weber. Springer, Netherlands. 11-30.
304. Lingshao, M. The biological characteristics of *Halocnemum strobilaceum* and its community on the border of oasis in hutubi, Xinjiang / M. Lingshao // Acta Ecologica Sinica. – 1995. – N. 15 (4). – P. 351–358.
305. Marcon, E. Generalizing Ripley's K-function to inhomogeneous populations halshs / E. Marcon, F Puech – 00372631, version 1-1 Apr 2009.
306. Melville, R. Neoteny, evolution and the New Zealand *Parsonsia* hybrids (Apocynaceae) / R. Melville // Botanical Journal of the Linnean Society. – 1976. – V. 72, № 3. – p. 171–189.

307. Putnam, A. R. Allelopathy: State of the science / A. R. Putnam , C. S. Tang // The science of allelopathy – New York: John Wiley and Sons, 1986. – P. 1-19.
308. Ripley, B. D. The second-order analysis of stationary point processes / B. D. Ripley // Journal of Applied Probability 13. – 1976. – pp 255-266.
309. Silverman, B.W. Density estimation for statistics and data analysis. London: Chapman and Hall, 1986.
310. Scott, D. W. Multivariate density estimation. Theory, Practice and Visualization. New-York: John Wiley & Sons Ltd, 1992.
311. Tug, Gul N. Soil Determinants for Distribution of *Halocnemum strobilaceum* Bieb. (Chenopodiaceae) Around Lake Tuz, Turkey / N. Tug Gul, A. E. Yaprak, O. Ketenoglu // Pakistan Journal of Biological Sciences. – 2008. – V. 11. – № 4. – P. 565-570.

## Ареалы исследуемых видов

Рис.1. Ареал *Halocnemum strobilaceum*Рис.2. Ареал *Artemisia santonica*

Рис.3. Ареал *Artemisia taurica*

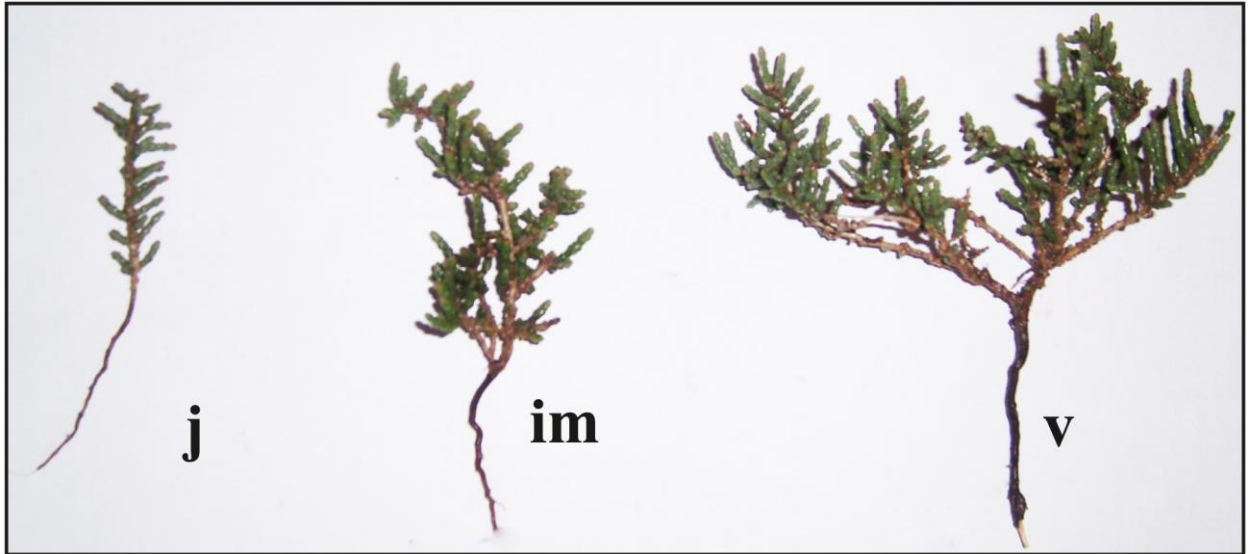
Биоморфологические особенности *Halocnemum strobilaceum*

Рис.1. Ювенильное, имматурное, виргинильное возрастные состояния *H. strobilaceum*



Рис.2. Молодое генеративное возрастное состояние *H. strobilaceum*



Рис.3. Средневозрастное генеративное возрастное состояние  
*H. strobilaceum*



Рис.4. Старое генеративное возрастное состояние  
*H. strobilaceum*

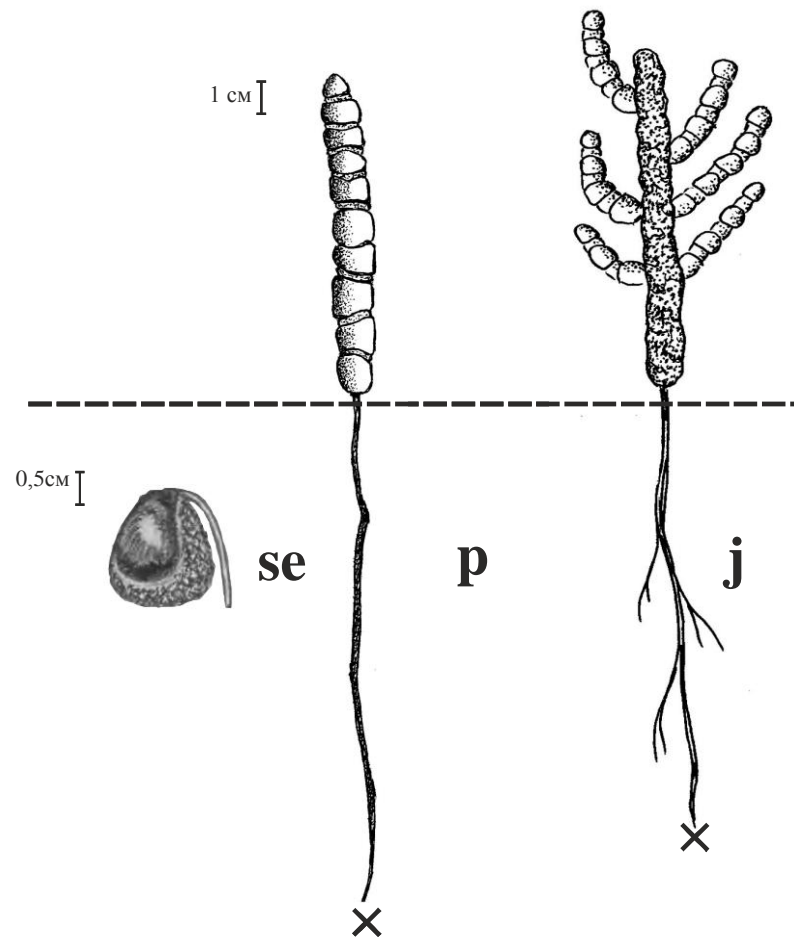


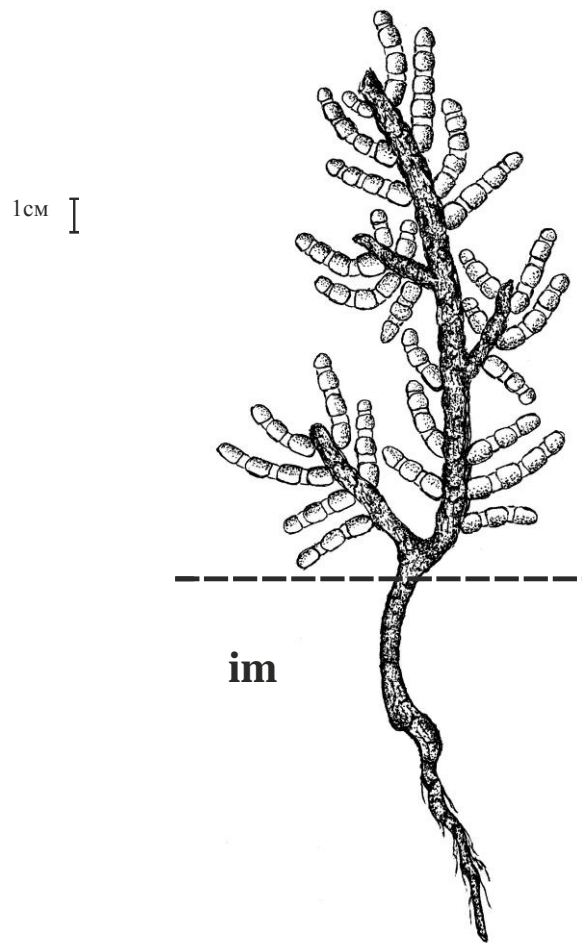
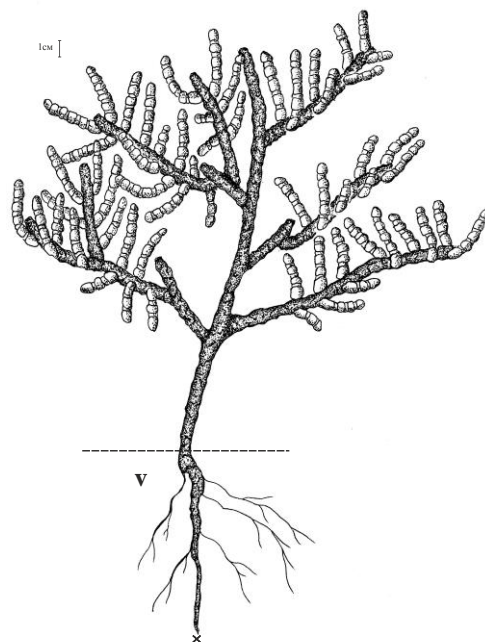


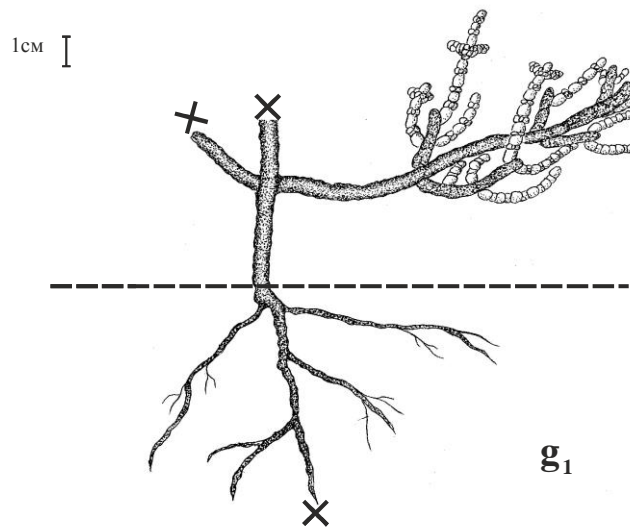
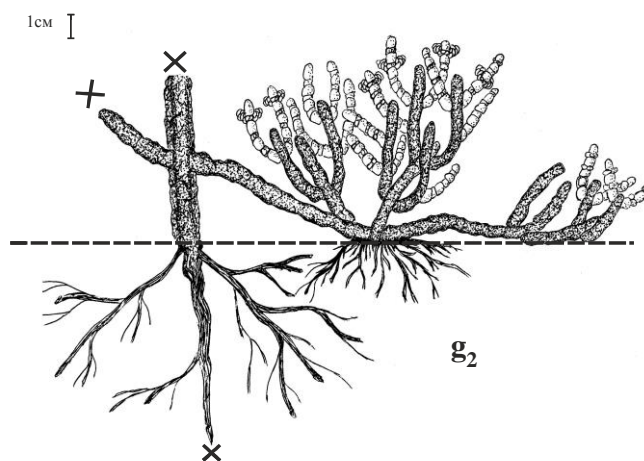
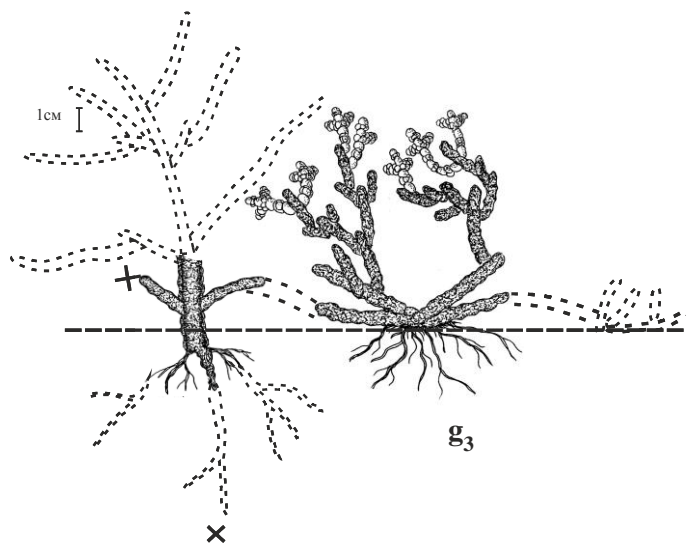
Рис.5. Субсенильное возрастное состояние *H. strobilaceum*

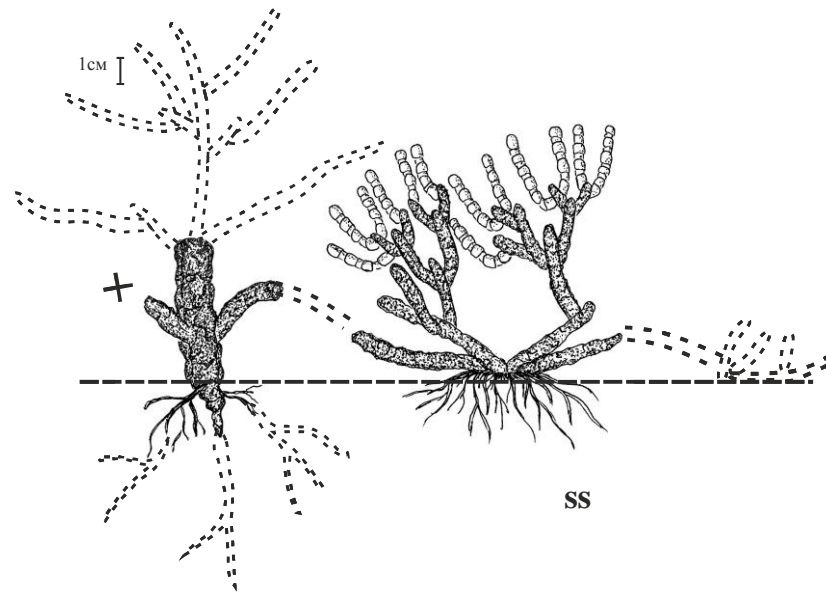
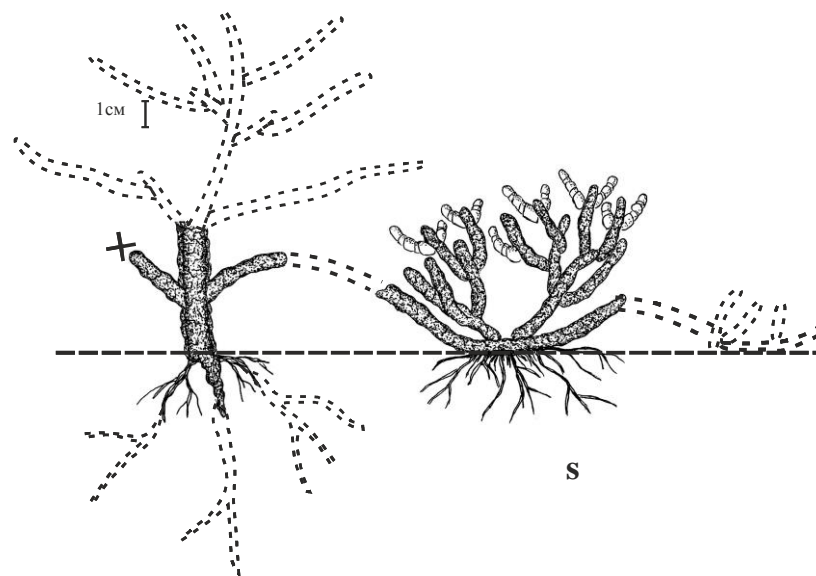


Рис.6. Сенильное возрастное состояние *H. strobilaceum*

Приложение 2  
(продолжение)Рис.7. Семя, проросток, ювенильное возрастное состояние *H. strobilaceum*

Рис.8. Имматурное возрастное состояние *H. strobilaceum*Рис.9. Виргинильное возрастное состояние *H. strobilaceum*

Рис.10. Молодое генеративное возрастное состояние *H. strobilaceum*Рис.11. Средневозрастное генеративное возрастное состояние *H. strobilaceum*Рис.12. Старое возрастное состояние *H. strobilaceum*

Рис.13. Субсенильное возрастное состояние *H. Strobilaceum*Рис.14. Сенильное возрастное состояние *H. strobilaceum*

Биоморфологические особенности *Artemisia santonica*Рис.1. Проростки *A. santonica*Рис.2. Возрастные состояния прегенеративного периода *A. santonica*

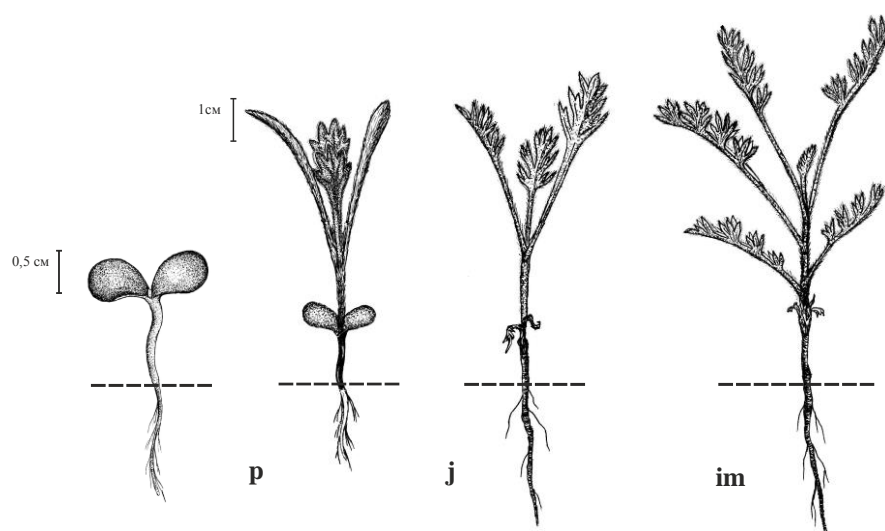


Рис.3. Проростки, ювенильное, имматурное возрастные состояния *A. santonica*

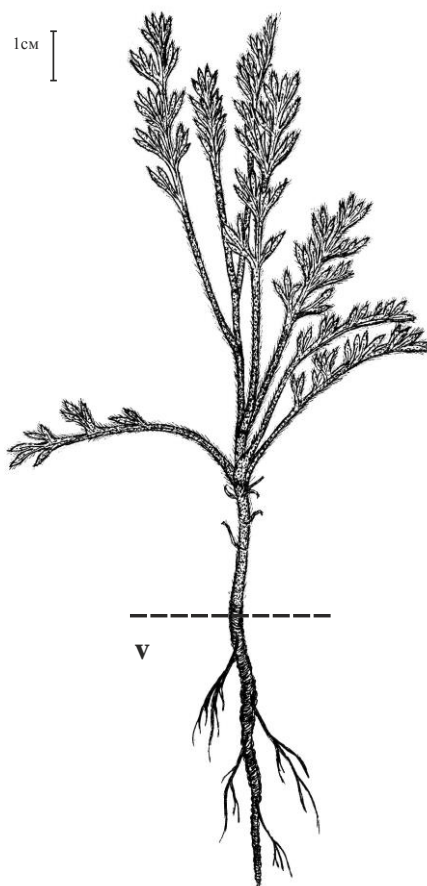
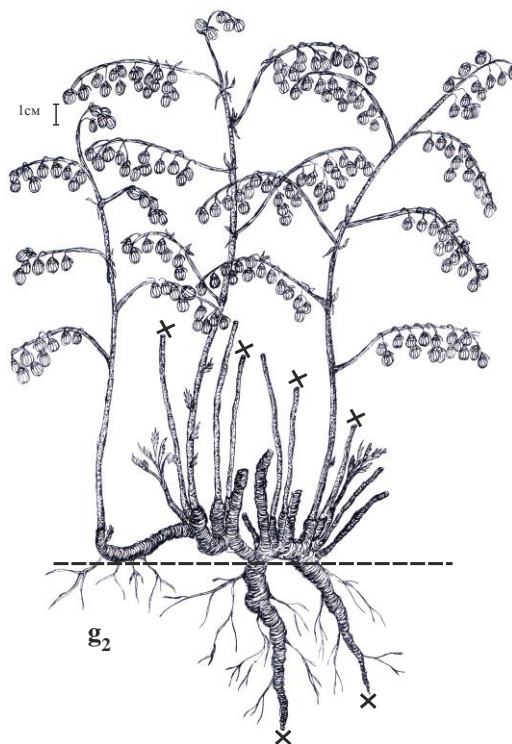
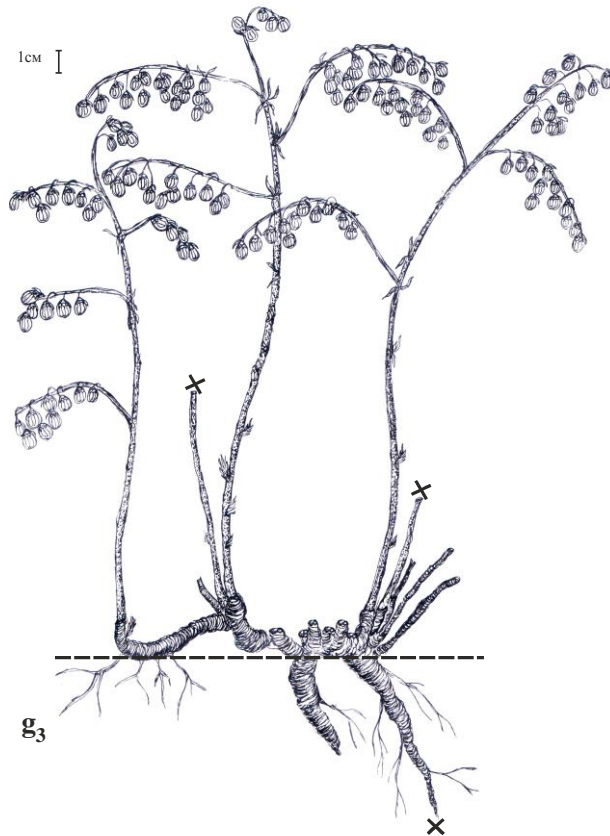
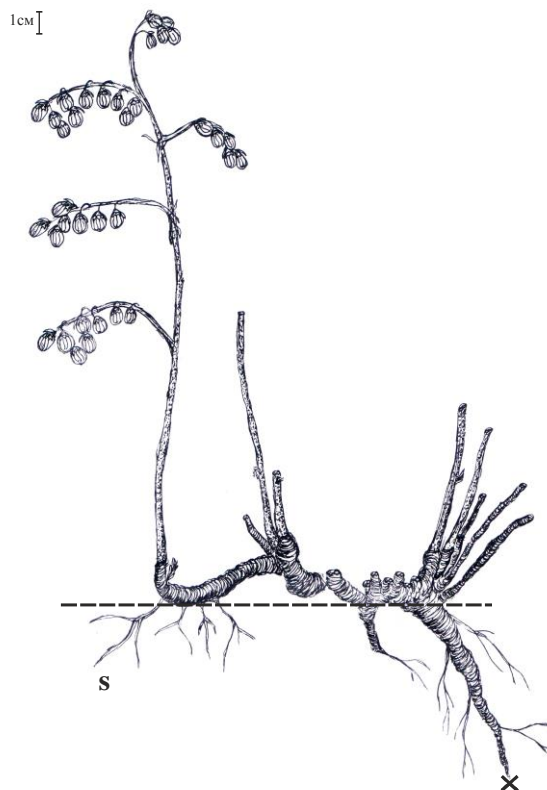


Рис.4. Виргинильное возрастное состояние *A. santonica*

Рис.5. Молодое генеративное возрастное состояние *A. santonica*Рис.6. Средневозрастное генеративное состояние *A. santonica*



Рис.7. Старое генеративное состояние *A. santonica*Рис.8. Сенильное возрастное состояние *A. santonica*

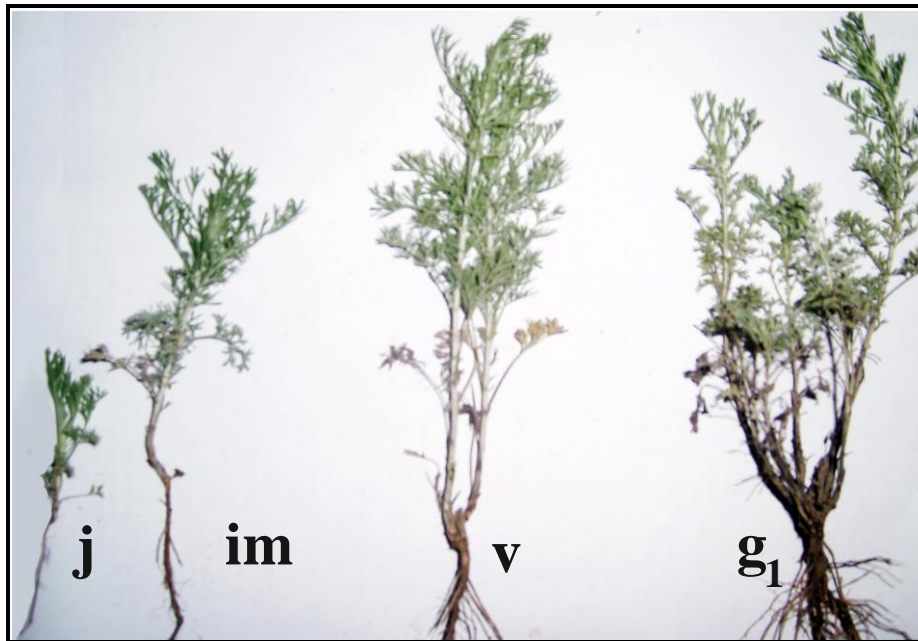
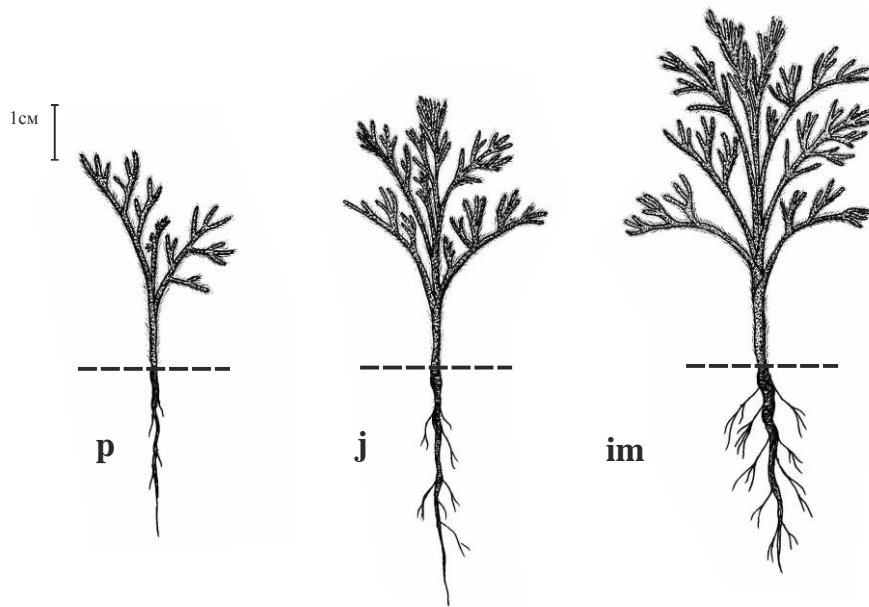
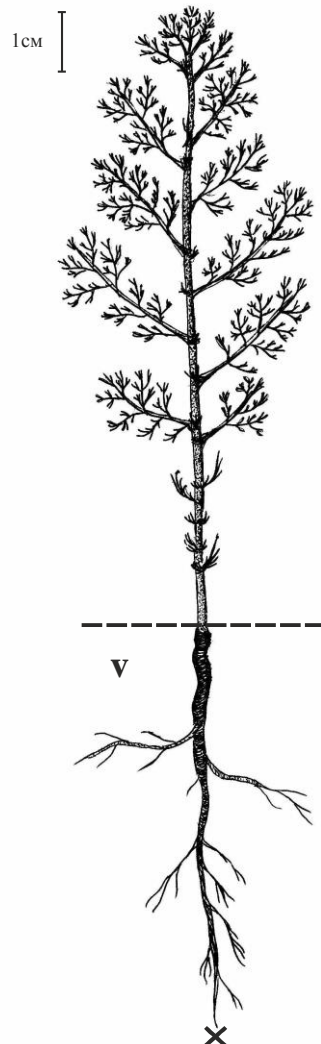
Биоморфологические особенности *Artemisia taurica*

Рис.1. Ювенильное, имматурное, виргинильное, молодое генеративное состояния *A. taurica*



Рис.2. Средневозрастное-старое генеративное состояние *A. taurica*

Рис.3. Проросток, ювенильное, имматурное возрастные состояния *A. taurica*Рис.4. Виргинильное возрастное состояние *A. taurica*

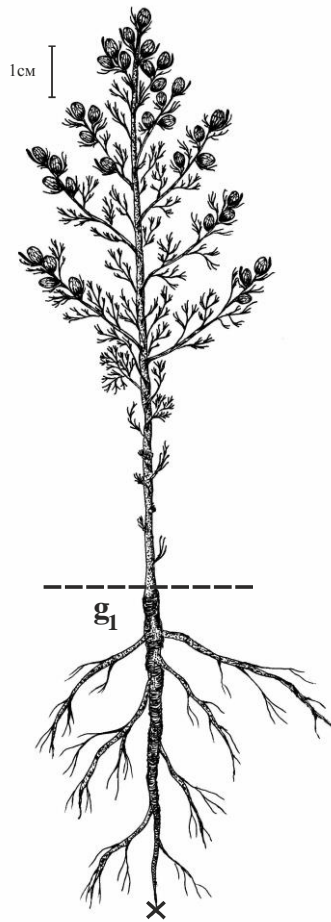
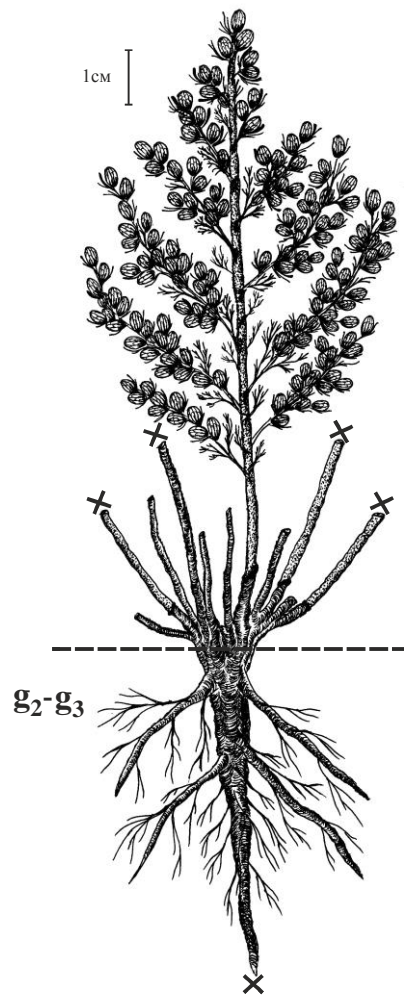
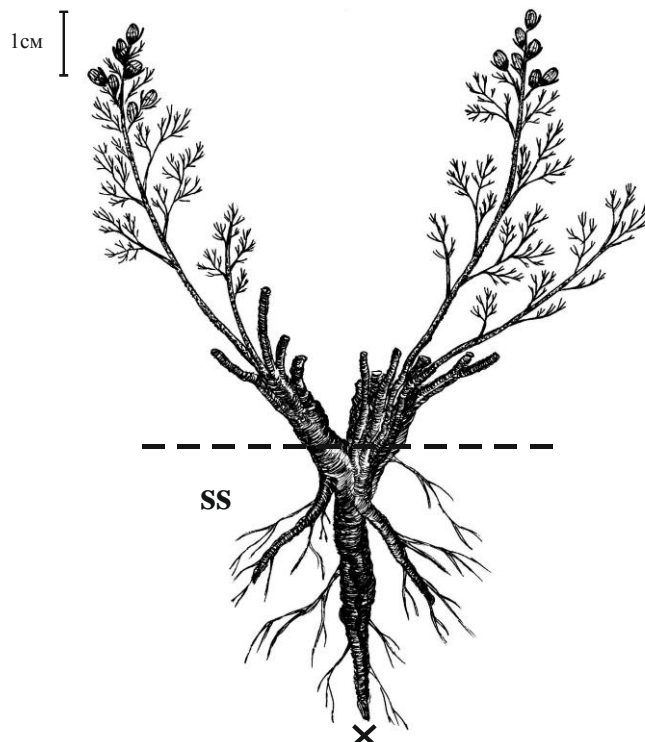


Рис.5. Молодое генеративное возрастное состояние *A. taurica*

Рис.6. Средневозрастное-старое генеративное состояние *A. taurica*Рис.7. Субсенильное возрастное состояние *A. taurica*

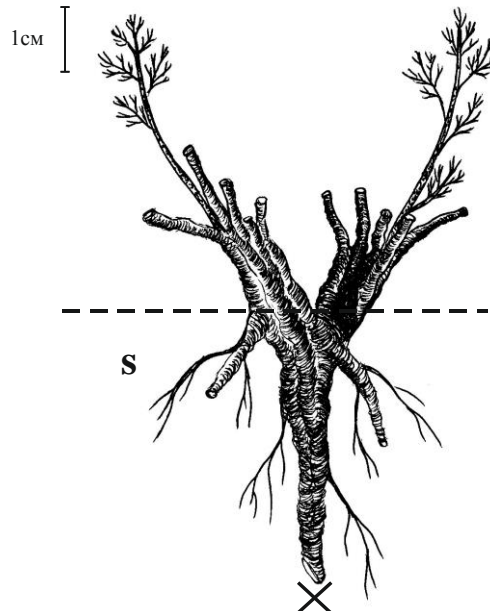


Рис.8. Сенильное возрастное состояние *A. taurica*

Исследованные ценопопуляции *Halocnemum strobilaceum*

Рис.1. ЦП1 Сарсазаново-бескильнищевое сообщество  
(ненарушенный участок)



Рис.2. ЦП6 Сарсазановое сообщество  
(восстанавливающееся, на территории бывшего карьера)

Исследованные ценопопуляции *Artemisia santonica* и *Artemisia taurica*

Рис.1. ЦП8 Сантоникопольно – анизантовое сообщество  
(ненарушенный участок)



Рис.2. ЦП1 Сантоникопольно – бескильницевое сообщество  
(восстанавливающееся, на участке бывшей дороги).





Рис.3. ЦП5 Таврическополынно – сантоникополынное сообщество  
(участок, нарушенный выпасом)

Графическое изображение типов ценопопуляций по критерию «дельта-омега» для видов *H. strobilaceum*, *A. santonica* и *A. taurica*

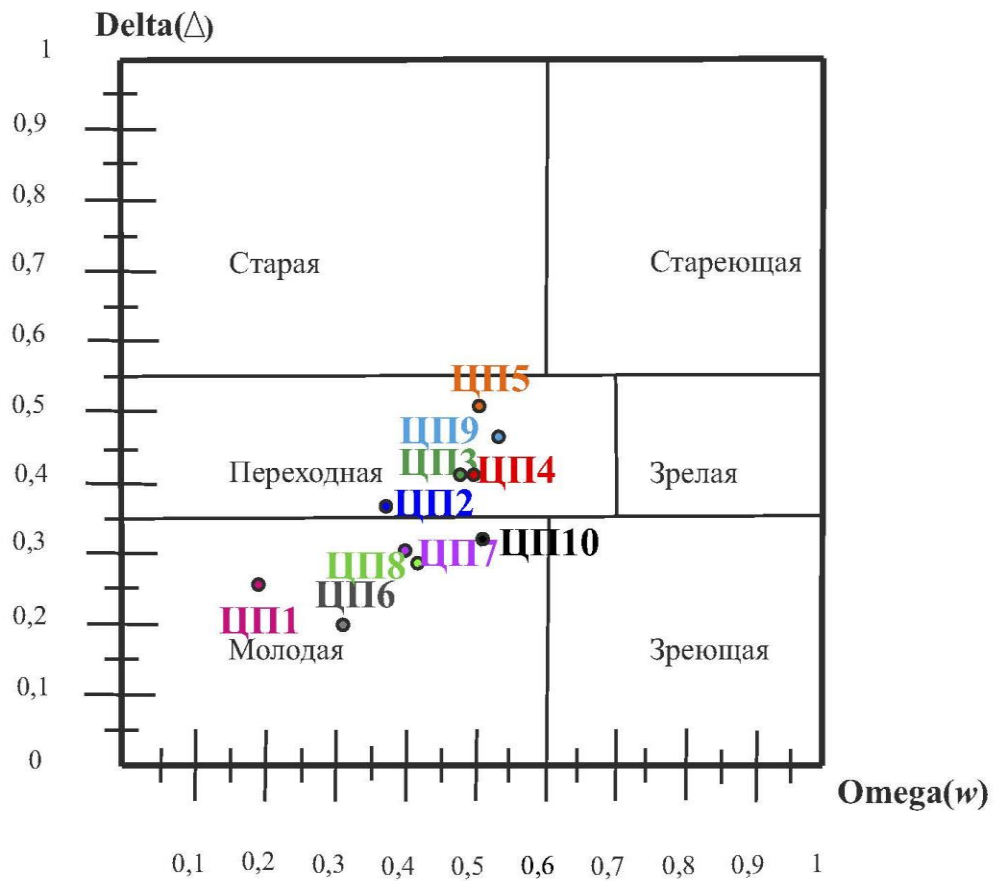


Рис.1. Типы ценопопуляций *Halocnemum strobilaceum* по критерию «дельта-омега»

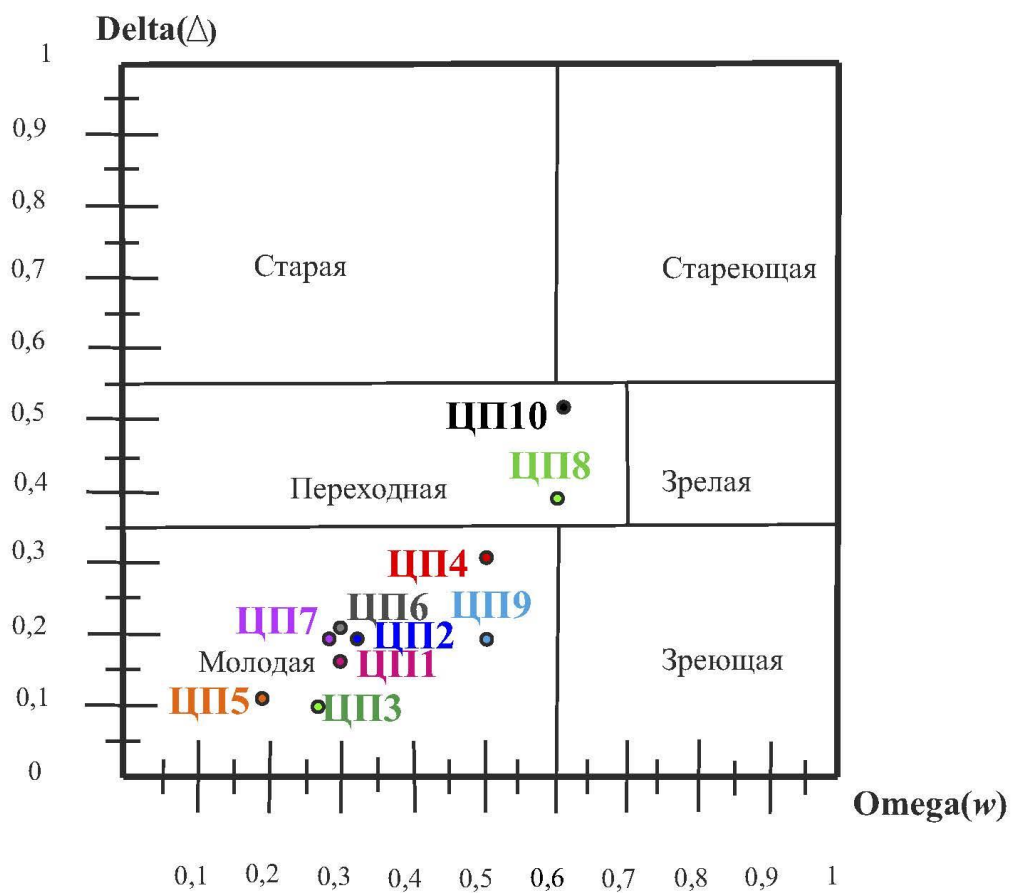


Рис.2. Типы ценопопуляций *Artemisia santonica*  
по критерию “дельта-омега”

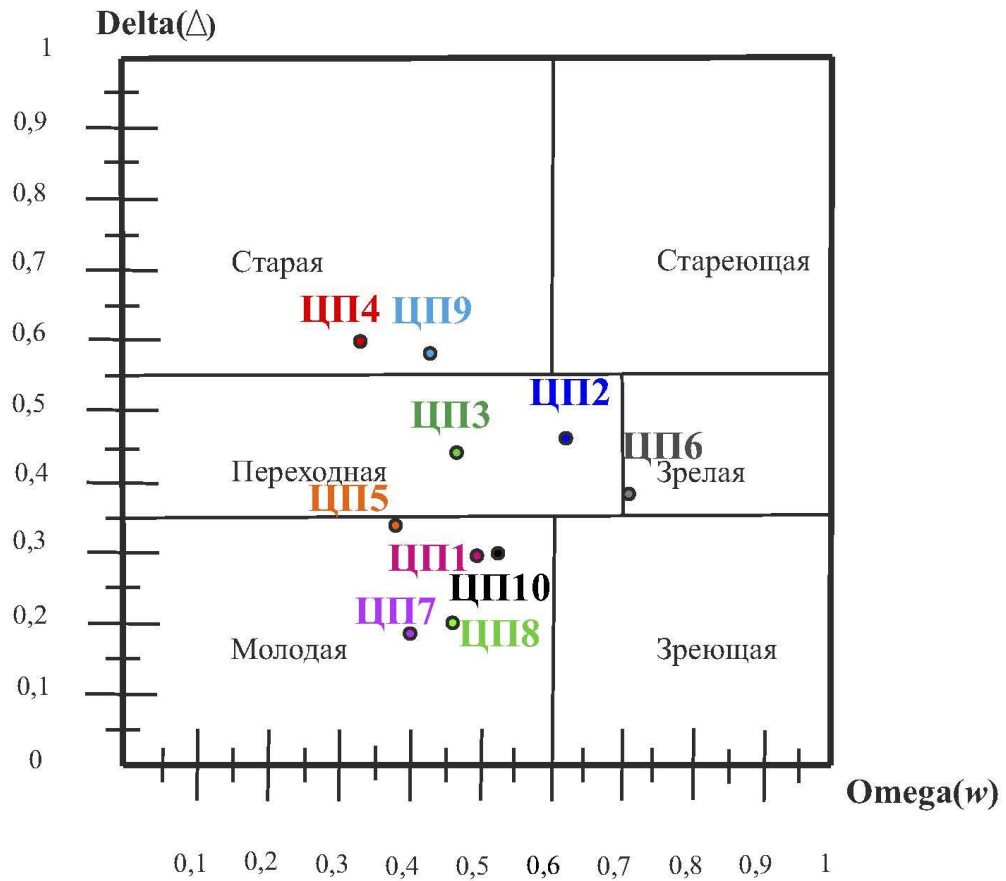


Рис.3. Типы ценопопуляций *Artemisia taurica* по критерию “дельта-омега”

Значения коэффициентов дисперсии для ценопопуляций  
видов *H.strobilaceum*, *A. santonica* и *A. taurica*

Таблица 1  
Значения коэффициентов дисперсии для ЦП *H. strobilaceum*

Номера трансект	Коэффициент дисперсии K( $\sigma^2$ )									
	ЦП1	ЦП2	ЦП3	ЦП4	ЦП5	ЦП6	ЦП7	ЦП8	ЦП9	ЦП10
Для прегенеративных особей										
трансекта №5	2,39	1,00	0,88	*	*	1,33	1,33	4,00	*	1,00
трансекта №4	0,84	3,00	2,00	*	*	2,33	2,00	*	6,00	1,33
трансекта №3	2,00	5,00	0,67	*	5,00	3,97	2,00	*	*	4,25
трансекта №2	3,75	2,00	4,25	3,31	1,33	0,81	4,71	2,00	*	0,94
трансекта №1	*	*	*	*	*	1,00	1,08	1,45	*	1,00
Для генеративных, субсенильных и сенильных особей										
трансекта №5	0,50	0,88	0,39	0,50	1,00	0,50	0,39	0,75	1,00	1,42
трансекта №4	0,50	0,50	0,77	1,00	1,00	0,25	0,21	0,50	*	0,50
трансекта №3	1,00	1,00	0,88	1,00	1,50	1,33	0,58	0,57	0,50	0,58
трансекта №2	0,75	0,50	*	*	0,75	1,00	0,93	0,50	*	1,33
трансекта №1	0,88	0,50	1,25	1,42	1,50	0,75	1,00	1,33	0,17	0,50
Для всех особей										
трансекта №5	2,42	0,50	0,31	0,50	1,00	0,17	1,17	2,59	3,27	0,93
трансекта №4	0,52	1,00	1,65	1,00	1,00	1,27	1,17	0,50	0,50	1,13
трансекта №3	2,00	3,92	0,06	1,00	2,33	2,29	0,81	0,57	*	1,32
трансекта №2	2,42	0,50	4,25	3,31	1,00	0,39	2,29	0,50	0,17	0,33
трансекта №1	0,88	0,50	1,25	1,42	1,50	0,50	0,61	0,96	1,00	0,58

Таблица 2

Значения коэффициентов дисперсии для ЦП *A. santonica*

Номера трансект	Коэффициент дисперсии K( $\sigma^2$ )									
	ЦП1	ЦП2	ЦП3	ЦП4	ЦП5	ЦП6	ЦП7	ЦП8	ЦП9	ЦП10
Для прегенеративных особей										
трансекта №5	1,33	3,44	1,75	*	2,00	*	*	*	1,00	*
трансекта №4	2,50	2,04	1,19	1,00	3,62	3,00	0,75	*	1,64	*
трансекта №3	3,50	1,50	2,65	4,86	5,64	0,75	2,80	*	1,44	*
трансекта №2	1,17	7,83	2,57	2,06	0,88	0,50	0,21	1,00	1,42	0,75
трансекта №1	1,23	2,00	3,44	1,33	1,33	0,50	1,00	4,29	1,00	2,71
Для генеративных, субсенильных и сенильных особей										
трансекта №5	1,42	0,58	0,50	0,17	1,50	*	1,33	0,17	0,50	0,50
трансекта №4	0,75	1,00	0,19	0,21	0,50	0,17	0,50	0,21	0,75	0,21
трансекта №3	*	0,75	0,25	0,50	0,75	0,39	0,75	0,19	1,50	0,57
трансекта №2	1,50	1,33	0,50	0,58	2,00	0,75	1,00	0,17	1,50	0,25
трансекта №1	0,25	0,88	1,33	2,00	0,50	0,17	2,13	0,75	1,00	*
Для всех особей										
трансекта №5	0,94	1,17	2,17	0,17	0,93	*	1,33	0,17	0,88	0,50
трансекта №4	2,00	0,88	1,10	0,50	3,32	1,50	0,50	0,21	1,50	0,21
трансекта №3	2,67	2,25	2,02	2,41	4,25	0,52	2,46	0,19	0,31	0,57
трансекта №2	2,67	7,00	2,30	0,61	0,58	0,38	0,19	0,21	0,55	0,58
трансекта №1	0,61	2,25	2,83	1,00	1,42	0,32	0,25	3,11	0,75	1,58

Таблица 3

Значения коэффициентов дисперсии для ЦП *A. taurica*

Номера трансект	Коэффициент дисперсии $K(\sigma^2)$									
	ЦП1	ЦП2	ЦП3	ЦП4	ЦП5	ЦП6	ЦП7	ЦП8	ЦП9	ЦП10
Для прегенеративных особей										
трансекта №5	1,64	*	*	*	6,00	4,00	3,80	6,00	4,00	10,00
трансекта №4	3,20	4,86	1,50	4,00	*	*	8,60	5,11	*	*
трансекта №3	5,68	*	*	*	3,92	*	3,96	0,83	*	*
трансекта №2	2,82	1,00	4,00	5,00	2,16	8,00	6,00	2,69	4,00	*
трансекта №1	3,88	4,86	1,56	2,06	3,00	3,00	6,00	*	4,00	2,00
Для генеративных, субсенильных и сенильных особей										
трансекта №5	3,02	0,29	0,50	1,42	0,25	0,61	0,81	1,42	0,17	0,88
трансекта №4	1,38	0,25	0,39	0,25	2,25	0,94	0,93	0,50	0,50	0,75
трансекта №3	0,22	0,98	0,50	1,00	0,39	0,21	0,94	1,50	0,39	0,75
трансекта №2	1,60	0,45	0,11	0,50	0,50	0,83	2,06	*	0,50	2,13
трансекта №1	1,32	0,25	0,94	0,38	1,00	1,78	0,88	1,00	0,31	0,88
Для всех особей										
трансекта №5	3,98	0,29	0,50	1,42	4,71	1,80	2,62	4,59	1,50	7,75
трансекта №4	3,68	2,15	1,27	2,38	2,25	0,94	7,23	3,47	0,50	0,75
трансекта №3	3,13	0,98	0,50	1,00	2,83	0,21	1,66	1,50	0,39	0,75
трансекта №2	2,50	0,63	1,46	2,83	0,90	1,59	3,83	2,69	1,17	2,13
трансекта №1	0,98	2,07	1,00	0,30	2,14	3,46	2,75	1,00	0,86	2,25

Характеристика фитогенного поля ценопопуляций  
видов *H.strobilaceum*, *A. santonica* и *A. taurica*

Таблица 1

Характеристика фитогенного поля ЦП *H. strobilaceum*

Номер ЦП	Площадь ЦП, м <sup>2</sup>	Плотность ЦП особь/м <sup>2</sup>	Кнфп (коэффициент напряженности фитогенного поля)	Нфп (мощность фитогенного поля) г/м <sup>2</sup>
ЦП1	25,00	2,56	0,15	131,03
ЦП2	25,00	1,00	0,12	103,91
ЦП3	25,00	2,28	0,46	38,89
ЦП4	25,00	0,84	0,17	27,90
ЦП5	25,00	1,00	0,23	23,23
ЦП6	25,00	2,00	0,14	75,94
ЦП7	25,00	2,60	0,33	61,96
ЦП8	25,00	1,60	0,21	63,37
ЦП9	25,00	0,84	0,16	57,41
ЦП10	25,00	1,88	0,25	69,93

Таблица 2

Характеристика фитогенного поля ЦП *A. santonica*

Номер ЦП	Площадь ЦП, м <sup>2</sup>	Плотность ЦП особь/м <sup>2</sup>	Кнфп (коэффициент напряженности фитогенного поля)	Нфп (мощность фитогенного поля) г/м <sup>2</sup>
ЦП1	25,00	3,32	0,24	87,76
ЦП2	25,00	2,48	0,23	83,85
ЦП3	25,00	4,24	0,23	84,79
ЦП4	25,00	1,92	0,23	93,83
ЦП5	25,00	3,24	0,11	99,00
ЦП6	25,00	3,48	0,27	103,07
ЦП7	25,00	2,12	0,13	99,58
ЦП8	25,00	1,64	0,22	111,61
ЦП9	25,00	1,56	0,16	87,99
ЦП10	25,00	1,48	0,30	110,14



Таблица 3

Характеристика фитогенного поля ЦП *A. taurica*

Номер ЦП	Площадь ЦП, м <sup>2</sup>	Плотность ЦП особь/м <sup>2</sup>	Кнфп (коэффициент напряженности фитогенного поля)	Нфп (мощность фитогенного поля) г/м <sup>2</sup>
ЦП1	25,00	8,12	1,13	85,87
ЦП2	25,00	4,12	0,76	107,48
ЦП3	25,00	2,72	0,48	101,10
ЦП4	25,00	2,4	0,34	144,56
ЦП5	25,00	3,00	0,40	103,28
ЦП6	25,00	3,00	0,76	78,55
ЦП7	25,00	4,48	0,52	77,34
ЦП8	25,00	2,48	0,32	72,30
ЦП9	25,00	2,44	0,42	122,52
ЦП10	25,00	1,16	0,20	79,15

Характеристика сопряженности ценопопуляций  
 видов *H. strobilaceum*, *A. santonica* и *A. taurica*

Таблица 1

Характеристика сопряженности ЦП *H. strobilaceum*

№№	Наименование видов		ЦП1	ЦП2	ЦП3	ЦП4	ЦП5	ЦП6	ЦП7	ЦП8	ЦП9	ЦП10
1	Польнь сантонийская	<i>Artemisia santonica</i>	0,11	0,15	0,24	0,25	0,46	-	-	-	-	-
2	Костенец зонтичный	<i>Holosteum umbellatum</i>	-	-	*	-	-	-	-	-	-	-
3	Лагозерис священный	<i>Lagoseris sancta</i>	0,33	0,21	0,05	0,13	0,14	-	-	-	-	-
4	Бассия иссополистная	<i>Bassia hyssopifolia</i>	-	-	0,1	0,19	0,19	-	-	-	-	-
5	Бескильница длинночешуйная	<i>Puccinellia dolicholepis</i>	0,13	0,26	-	0,04	-	-	0,09	0,26	-	-
6	Солерос простёртый	<i>Salicornia prostrata</i>	0,12	0,11	-	0,17	0	0,18	-	-	-	-
7	Клоповник сорный	<i>Lepidium ruderale</i>	0,18	-	0,3	*	-	-	-	-	-	-
8	Сведа солончаковая	<i>Suaeda salsa</i>	0,34	0,45	0,35	0,18	-	-	-	0,1	0,37	0,33
9	Петросимония трёхтычинковая	<i>Petrosimonia triandra</i>	0,17	-	0,15	0,07	-	-	-	0,38	0,31	0,12
10	Климакоптера толстолистная	<i>Climacoptera crassa</i>	-	-	-	-	0,36	-	-	-	-	0,22
11	Тетрадиклис нежный	<i>Tetradiclis tenella</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,14
12	Франкения жёстковолосая	<i>Frankenia hirsuta</i>	-	-	0,1	-	-	-	-	-	-	-
13	Крестовник Ное	<i>Senecio noeanus</i>	-	-	0,11	-	-	-	-	-	-	-
14	Сведа заостренная	<i>Suaeda acuminata</i>	-	-	0,34	-	0,2	-	-	-	-	-
15	Кермек Гмелина	<i>Limonium gmelinii</i>	-	-	-	-	0,14	-	-	-	-	-
16	Астра солончаковая	<i>Aster tripolium</i>	-	-	-	-	0,23	-	-	-	-	-
17	Мортук восточный	<i>Eremopyrum orientale</i>	-	-	-	-	-	-	0,09	-	-	-

Приложение 10  
(продолжение)

Таблица 2

Характеристика сопряженности ЦП *A. santonica*

№№	Наименование видов		ЦП1	ЦП2	ЦП3	ЦП4	ЦП5	ЦП6	ЦП7	ЦП8	ЦП9	ЦП10
1	Мятлик луковичный	<i>Poa bulbosa</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	0,14	-
2	Лебеда татарская	<i>Atriplex tatarica</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,05
3	Лагозерис священный	<i>Lagoseris sancta</i>	-	-	0,31	0,16	0,09	*	-	*	0,08	-
4	Мортук восточный	<i>Eremopyrum orientale</i>	-	0,42	-	0,38	0,09	-	-	-	-	-
5	Бескильница длинночешуйная	<i>Puccinellia dolicholepis</i>	*	-	0,55	-	-	-	-	-	-	0,09
6	Костер растопыренный	<i>Bromus squarrosus</i>	*	-	-	-	-	*	-	-	-	0,12
7	Петросимония трехтычинковая	<i>Petrosimonia triandra</i>	-	0,07	-	-	-	*	0,19	-	-	-
8	Анизанта кровельная	<i>Anisantha tectorum</i>	-	-	-	0,22	0,17	-	-	-	-	0,12
9	Пажитник пряморогий	<i>Trigonella orthoceras</i>	-	-	-	-	0,26	-	-	-	-	-
10	Крестовник Ное	<i>Senecio noeanus</i>	-	-	-	-	-	*	-	-	-	-
11	Гименолобус лежащий	<i>Hymenolobus procumbens</i>	-	-	-	-	-	-	0,33	-	-	-

Приложение 10  
(продолжение)

Таблица 3

Характеристика сопряженности ЦП *A. taurica*

№№	Наименование видов		ЦП1	ЦП2	ЦП3	ЦП4	ЦП5	ЦП6	ЦП7	ЦП8	ЦП9	ЦП10
1	Мятлик луковичный	<i>Poa bulbosa</i>	*	*	*		-	0,2	0,2	0,34	*	0,33
2	Солянка тамариксовидная	<i>Salsola tamariscina</i>	*	-	-		-	-	-	-	-	
3	Полынь сантонийская	<i>Artemisia santonica</i>	*	*	*	0,1	0,07	0,25	0,11	0,18	-	0,33
4	Полынь Лерха	<i>Artemisia lercheana</i>	-	*	*	0,3	0,36	0,15	-	-	-	-
5	Полынь австрийская	<i>Artemisia austriaca</i>	-	-	-	-	0,09	-	0,24	0,21	*	-
6	Лебеда Оше	<i>Atriplex aucheri</i>	*	-	*		-	-	0,08	-	-	0,4
7	Лебеда татарская	<i>Atriplex tatarica</i>	-	-	-		-	-	-	-	-	-
8	Костенец зонтичный	<i>Holosteum umbellatum</i>	-	*	*	0,38	-	0,06	-	-	-	-
9	Вероника многораздельная	<i>Veronica multifida</i>	-	*	*	0,38	0,08	-	-	-	-	-
10	Колосняк ветвистый	<i>Leymus ramosus</i>	-	-	*	-	-	-	-	-	-	-
11	Подмаренник распростёртый	<i>Galium humifusum</i>	-	-	*	-	-	-	-	-	-	-
12	Лагозерис священный	<i>Lagoseria sancta</i>	-	-	*	0,1	0,1	0,57	-	-	-	-
13	Тысячелистник благородный	<i>Achillea nobilis</i>	-	-	*	-	-	-	-	-	-	-
14	Хориспора нежная	<i>Chorispora tenella</i>	-	-	*	-	-	-	-	0,29	*	-
15	Кермек метельчатый	<i>Limonium scoparium</i>	-	-	*	-	-	-	-	-	-	-
16	Кермек сарептский	<i>Limonium sareptanum</i>	-	-	-	0,34	0,38	-	-	-	-	-
17	Горец отклоненный	<i>Polygonum patulum</i>	-	-	-	-	0,09	-	-	-	-	-
18	Ковыль Лессинга	<i>Stipa lessingiana</i>	-	-	-	-	0,09	0,22		-	*	-
19	Бассия иссополистная	<i>Bassia hyssopifolia</i>	-	-	-	-	-	-	0,12	-	-	0,2
20	Верблюжья колючка обыкновенная	<i>Alhagi pseudalhagi</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	*	-
21	Мортук восточный	<i>Eremopyrum orientale</i>	-	-	-	-	-	-	-	0,51	-	-

## Списки изученных гербарных образцов

**Перечень изученных гербарных образцов  
Сарсазана шишковатого – *Halocnemum strobilaceum* (Pall.) Vieb.**

<i>Halocnemum strobilaceum</i> (Pall.) Vieb. – Сарсазан шишковатый					
№ п/п	Географические координаты и экологические условия сбора гербарного образца	Ф. И. О. сборщика гербарного образца	Ф. И. О. определившего гербарный образец	Дата сбора	Место хранения гербар. образца
1.	Казахстан. Мангышлак, впадина Каунды	Солдатенко	-	1.09.1957	МНА
2.	Казахстан. Юго-восточный Усть-Урт, солончак Барса-Кельмес	Шрейман	-	21.07.1953	МНА
3.	[Казахстан]. Семиреченская обл, Сергиопольский уезд, в низовьях р. Аягуза, солонцеватая степь.	С. Коржинский	С. Коржинский	25.07.1890	МНА (дубль из LE)
4.	Turcomania, prope Ashabad	D. Litwinow	D. Litwinow	21.07.1898	МНА (дубль из LE)
5.	Западный Казахстан, 6 км западнее Урды	Аноним	-	10.09.1951	МНА
6.	Западный Казахстан, солончаки среди песков, Терень-Кудук	В. Голоскоков	В. Голоскоков	22.08.1951	МНА (дубль из ALM)
7.	Север. Прикаспий, Западно-Казахстанская обл., Жайкаиский р-н, солончаки	В. Павлов	В. Павлов	29.07.1951	МНА (дубль из MW)
8.	Астраханская обл., оз. Баскунчак, южный берег	П. И. Жудова, Л. Сухомлинова	П. И. Жудова	24.04.1951	МНА (дубль из MW)
9.	Флора дельты Волги. Тинакские гряды.	С. Коржинский	С. Коржинский	-	МНА (дубль из MW)
10.	Окрестности Сарепты.	Аноним [из лаборатории. Б. А. Келлера]	-	22.04.1936	МНА
11.	Калмыкия. Яшкульский р-н, урочище Мал. Капитан близ с. Гашун, мокрые солончаки	В. Сагалаев, И. Шанцер, Г. Клинова, М. Костина	В. Бочкин	16.08.1993	МНА
12.	Астраханская обл., курорт Тинаки, на берегу солёного озера	Г. Е. Сафонов	Г. Е. Сафонов	19.05.1973	МНА
13.	Астраханский заповедник	В. И. Соболевский	В. И. Соболевский	07.1955	МНА

Приложение 11  
(продолжение)

<i>Halocnemum strobilaceum</i> (Pall.) Vieb. – Сарсазан шишковатый					
№ п/п	Географические координаты и экологические условия сбора гербарного образца	Ф. И. О. сборщика гербарного образца	Ф. И. О. определившего гербарный образец	Дата сбора	Место хранения гербар. образца
14.	Калмыкия. Приютненский р-н, запов. «Чёрные земли», сев. берег оз. Маныч-Гудило, солёное оз. Кущеватое, прибрежный солонец	А. Куваев Н. Степанова	Н. Степанова	28.09.2007	МНА
15.	Волгоградская обл., Палласовский р-н, окр. оз. Эльтон, устье р. Большая Сморогда, 2-я терраса, солончак	А. В. Быков	В. Д. Бочкин (5.11.2010)	13.08.2006	МНА
16.	Астраханская обл., окр. оз. Баскунчак, гора Большой Богдо	В. А. Сагалаев, В. Д. Бочкин, С. Р. Майоров, Г. Ю. Клинова	Т. А. Фёдорова	10.08.1996	МНА
17.	Астраханская обл., Наримановский р-н, запад. граница дельты Волги, бэровские бугры ЮВ с. Линейное, глинистые склоны.	В. А. Сагалаев, И. А. Шанцер, Г. Ю. Клинова, М. В. Костина	В. Д. Бочкин	18.08.1993	МНА
18.	Калмыкия, Ики-Бурульский р-н, близ с. Черноземельского, берег озера, солончак вдоль дороги	В. Сагалаев, А. Скворцов, Г. Клинова	А. П. Сухоруков	29.08.1993	МНА
19.	Астраханская обл., пос. Ниж. Баскунчак, берег пруда, слабо засоленный глинистый склон	В. Сагалаев, И. Шанцер, Т. Рыбникова, Г. Клинова	В. Д. Бочкин	23.05.1990	МНА
20.	Калмыкия. Солончаковое расширение в балке Курин-Эккен	Н. Соколова	Н. Соколова	26.08.1949	MW
21.	Калмыкия. Ики-Бурульский р-н, балка Гашун-Сала	М. А. Новикова	М. А. Новикова	07.2001	MW
22.	Астраханская обл., Лиманский р-н, песчаный солончак у высохшего солёного озера. Подножие бэровского бугра	А. Б. Николаев	А. Б. Николаев	6.10.1950	MW
23.	Калмыкия. Урочище Ушгън-Чернги	Н. М. Земцова	Н. М. Земцова	17.10.1949	MW

Приложение 11  
(продолжение)

<i>Halocnemum strobilaceum</i> (Pall.) Vieb. – Сарсазан шишковатый					
№ п/п	Географические координаты и экологические условия сбора гербарного образца	Ф. И. О. сборщика гербарного образца	Ф. И. О. определившего гербарный образец	Дата сбора	Место хранения гербар. образца
24.	Астраханская обл., западный берег оз. Баскунчак, сарсазановое сообщество	В. Савицкий	В. Савицкий	3.08.1995	MW
25.	Волгоградская обл., Палласовский р-н, 3 км западнее оз. Эльтон, солончак по берегу озера	А. Серёгин, А. Сухоруков	А. Сухоруков	10.09.2006	MW
26.	Калмыкия. Солончак у пос. Черноземельский	В. П. Саронов	В. П. Саронов	22.07.1967	MW
27.	[Сталинградская обл., М.-Дербетовский р-н]. 3 км севернее оз. Ханата	Р. К. Каракаш	Р. К. Каракаш	13.08.1948	MW
28.	Калмыкия. Черноземельский р-н, 10 км СЗ пос. Черноземельский. Обширная глинистая сага	В. В. Неронов	В. В. Неронов	15.06.1997	MW
29.	Сталинградская обл., Красноармейский р-н, Тингутинское лесничество. Пухлые солончаки в долине балки	П. Жудова	П. Жудова	31.07.1950	MW
30.	Растения Сарепты	Эверсман	-	-	MW
31.	г. Богдо	Гербарий С. Гремяченского	-	-	MW
32.	[Калмыкия]. Сарпинская впадина. Солончаки близ оз. Ханата	И. Дундин	И. Дундин	27.07.1951	MW
33.	Калмыкия. Пухлый солончак в пойме р. Яшкуль близ центр. усадьбы с-за «Западный»	Н. Соколова	Н. Соколова	29.07.1947	MW
34.	Сталинградская обл., М.-Дербетовский р-н., 2 км С оз. Ханата, солончак	Р. К. Каракаш	Р. К. Каракаш	25.08.1948	MW
35.	Астраханская обл., берег ильменя в 10 км З оз. Бешкуль	П. П. Жудова	П. П. Жудова	18.10.1950	MW

Приложение 11  
(продолжение)

<i>Halocnemum strobilaceum</i> (Pall.) Vieb. – Сарсазан шишковатый					
№ п/п	Географические координаты и экологические условия сбора гербарного образца	Ф. И. О. сборщика гербарного образца	Ф. И. О. определившего гербарный образец	Дата сбора	Место хранения гербар. образца
36.	Растения Сарепты	Беккер А. [герб. В. Я. Цингера]	-	-	MW
37.	Рын-пески [in deserta]	С. Гремяченский	-	-	MW
38.	Ростовская обл., Пролетарский р-н, 6 км Ю элеватора. Солончак по берегу лимана	Аноним	-	30.06.1990	MW
39.	Ростовская обл., Пролетарский р-н, 3 км ЮЗ г. Пролетарска	Рахимов, Савинок	-	25.06.1990	MW
40.	Ростовская обл., Пролетарский р-н, 1,5 км Ю г. Пролетарска, солончак	А. Щербаков, Д. Александров	-	18.06.1993	MW
41.	Ростовская обл., Пролетарский р-н, окрест. г. Пролетарска, солончак	И. А. Губанов	И. А. Губанов	1.07.1975	MW
42.	Ростовская обл., заповедник «Ростовский», Цаган-Хаг	О. Н. Дёмина	О. Н. Дёмина	17.05.2001	MW
43.	Укр. ССР, Луганская обл., Беловодский р-н, меловые горы у дер. Стрельцовки.	Лященко	-	19.06.1964	MW
44.	Ростовская обл., Пролетарский р-н, Пролетарское водохранилище, солончак	И. Павлова, Т. Минаева	И. Павлова	27.06.1985	MW
45.	Сиваш, берег Сиваша, окр. С. Строгановка Чаплыжского р-на	Т. Рыбакова	Т. Рыбакова	12.07.1928	MW
46.	[Херсонская обл.]. Полуостров Джарылгач на Чёрном море близ порта Скадовка Херсонского уезда. Мокрый солончак.	Аноним	-	21.06.1927	MW
47.	Таврия. Днепровский уезд. Устье р. Каланчак, солончаки по берегу моря.	К. Залесский	К. Залесский	11.08.1914	MW
48.	Алтайский край, Благовещенский р-н, оз. Кулундинское, солончак по берегу озера.	М. Ломоносова, О. Жданова	М. Ломоносова, О. Жданова	31.08.1988	MHA



Приложение 11  
(продолжение)

<i>Halocnemum strobilaceum</i> (Pall.) Vieb. – Сарсазан шишковатый					
№ п/п	Географические координаты и экологические условия сбора гербарного образца	Ф. И. О. сборщика гербарного образца	Ф. И. О. определившего гербарный образец	Дата сбора	Место хранения гербар. образца
49.	Акмолинская обл., Атбасарский р-н, верховья р. Мал. Мойнак	В. Мазарович	В. Мазарович	30.08.1950	МНА
50.	Акмолинская обл., Атбасарский р-н, верховья р. Мал. Мойнак, сай Егин- Карасу	В. Мазарович	В. Мазарович	12.08.1950	МНА
51.	Акмолинская обл., Атбасарский р-н, солончак в Красноборовском лесничестве	В. Мазарович	В. Мазарович	22.07.1950	МНА
52.	Казахстан.Трасса Новоказалинск-Кзыл-Орда. Поливные участки	Т. Коновалова, Н. Шевырёва	Т. Коновалова, Н. Шевырёва	26.04.2006	МНА
53.	Казахстан. Юго-Восточный Усть-Урт. Шор-Барса-Кельмес	Шрейман	Шрейман	21.07.1953	МНА
54.	Казахстан. Солончак по р. Сыр-Дарье близ Аны-Кургана	А. К. Скворцов	А. К. Скворцов	15.10.1956	МНА
55.	[Туркмения]. Пески у Ашхабада к северу от аэропорта	В. М. Культиасов	В. М. Культиасов	5.08.1942	МНА
56.	Узбекистан. Бухарская обл., Каракульский р-н, окрест. пос. Алат, граница с Туркменией, солончак по берегу солёного озера	Т. Смирнова, В. Бочкин	В. Бочкин	6.09.1985	МНА
57.	Prov. Samarkand, distr. Dzhizak. Ad ripas salsas lacu Tuz-kane	Vvedensky	Е. Korovin	7.10.1923	МНА (дублет Herb. Fl. Aziae Mediae)
58.	Закаспийская обл. На солончаках близ Ашхабада	Д. Литвинов	Д. Литвинов	2.11.1898	МНА
59.	Бухара. Солончаки у Куньджа-Куля	М. Г. Попов	М. Г. Попов	18.08.1913	МНА (дубль из LE)
60.	Дагестан, на приморских песках к северу от поста Главсулак	Г. Магомедов	Г. Магомедов	19.08.1964	МНА

Приложение 11  
(продолжение)

<i>Halocnemum strobilaceum</i> (Pall.) Vieb. – Сарсазан шишковатый					
№ п/п	Географические координаты и экологические условия сбора гербарного образца	Ф. И. О. сборщика гербарного образца	Ф. И. О. определившего гербарный образец	Дата сбора	Место хранения гербар. образца
61.	Краснодарский край. Приморско-Ахтарский р-н, сырой солончак между с. Садки и г. Приморско-Ахтарским	В. В. Макаров	В. В. Макаров	15.04.1962	МНА
62.	Дагестанская АССР, 2-3 км СЗ г. Каспийска. Приморские солончаки	З.Р. Алфёрова, Н. С. Алянская	А. Сухоруков (12.10.1998)	26.09.1986	МНА
63.	Дагестанская АССР, 2 км С г. Каспийска, на мокром солончаке (2 листа)	Т. Ю. Коновалова	Т. Ю. Коновалова	6.10.1986	МНА
64.	Азербайджанская ССР, Сумгаитский р-н, окр. г. Сумгаита, глинистая полупустыня (2 листа)	Гогина, Проскуракова	Гогина, Проскуракова	18.07.1966	МНА
65.	Азербайджанская ССР, глинистая полупустыня в 50 км Ю, ЮЗ г. Баку (3 листа)	Гогина, Проскуракова	Гогина, Проскуракова	15.07.1966	МНА
66.	Азербайджан, Шемахинский р-н, хребет Мал. Харамы, по берегу горько-солёного ручья (3 листа)	Г. М. Проскуракова	Г. М. Проскуракова	16.09.1969	МНА
67.	Азербайджан, Шекинский р-н, Арджинаурская степь, колхоз им. Ахундова	А. И. Маилов	А. И. Маилов	23.09.1972	МНА
68.	Волгоградская обл. Палласовский р-н, западный берег оз. Боткуль, на пересохшем дне, доминант 1 стадии галосерии (2 листа)	Г. Клиноква, И. Шанцер	А. П. Сухоруков	30.05.1990	МНА
69.	Калмыкия, Приютненский р-н, Маньчские (Грузские) озёра, солончаки	Г. Клиноква, М. Костина	А. П. Сухоруков	13.08.1993	МНА
70.	Калмыкия, Малодербетовский р-н, оз. Сарпа, мокрые солончаки по берегу.	В. Сагалаев, И. Шанцер, Г. Клиноква	В. Д. Бочкин	10.08.1993	МНА
71.	Мойнакские грязи	С. Коржинский	С. Коржинский	-	SAM

**Перечень изученных гербарных образцов  
Полыни сантонийской – *Artemisia santonica* L.**

<i>Artemisia santonica</i> L.. - Полынь сантонийская					
№ п/п	Географические координаты и экологические условия сбора гербарного образца	Ф. И. О. сборщика гербарного образца	Ф. И. О. определившего гербарный образец	Дата сбора	Место хранения гербар. образца
1.	Липецкая область, Добринский район, пос. Добринка. На влажном солонце	В.Н. Тихомиров, С.И. Афонин, А.П. Сухоруков	-	28.06.1995	MW
2.	Воронежская область, Таловский район, в 4х км. С-3 поселка Таловая. Солонец	В.Н. Тихомиров, Н.Е. Завьялова, Д.Д. Соколов	В.А. Сагалаев	24.07.1992	MW
3.	Воронежская область, Бобровский район, село Хреновое. Солонец близ осинового колка	А. Тимощенко	В.А. Сагалаев	17.06.1990	MW
4.	Тамбовская область, Токоревский район, в 5 км на С-В от Токоревки. Солончак	В.П. Сафонов	В.Н. Тихомиров, А.П. Сухоруков	15.08.1970	MW
5.	Тамбовская область, Мордовский район в 2 км восточнее поселка Мордово. На солонцах	А.П. Сухоруков	А.П. Сухоруков	03.08.2002	MW
6.	Белгородская область, Ровеньский район к 3-С-3 от с. Айдар. Засоленный луг	В.Н. Тихомиров, С. Майоров	В.А. Сагалаев	10.07.1989	MW
7.	Воронежская область, Каменский район, в 6 км Ю-В от с. Марки, урочище «Голик». Луговая степь по южному склону холма	В.Н. Тихомиров, М. Мальцев, А. Шипунов	В.А. Сагалаев	05.07.1989	MW

Приложение 11  
(продолжение)

<i>Artemisia santonica</i> L. - Полынь сантонийская					
№ п/п	Географические координаты и экологические условия сбора гербарного образца	Ф. И. О. сборщика гербарного образца	Ф. И. О. определившего гербарный образец	Дата сбора	Место хранения гербар. образца
8.	Воронежская область, Петропавловский район, окраина с.Новотроицкое, правый берег реки Криуша. Меловой склон (2 листа)	В.Н. Тихомиров, В. Никифорова, А. Белов	В.А. Сагалаев	20.07.1988	MW
9.	Воронежская область, Бобровский район, в 6 км Ю-З с. Шестаково, правый берег р.Битюг. Слегка засоленная депрессия на меловом плато	В.Н. Тихомиров, Н.Е. Завьялова, Д.Д. Соколов	-	22.07.1992	MW
10.	Самарский округ, Андреевский зерносовхоз. Солончаковое пятно в верховьях балки в 6 верстах к Ю-З от с. Бобровки	Е.Д. Куцевол	А.А. Коробков	31.07.1929	MW
11.	Бугурусланский округ Алкеевский район, на южном глинистом склоне около д. Александровки по р. М. Кинелю	С.Ф. Курнаев	С.Ф. Курнаев	04.07.1930	MW
12.	Сталинградская область Красноармейский район, в 2х км восточнее ст. Тингута, притеррасная пойма р.б. Тингута	Н.Г. Несветайлова, И.В. Иванова	А.А. Коробков	02.06.1950	MW
13.	Саратовская губерния, Камышинский уезд, с. Бурлук (2 листа)	Г. Смирнова	-	31.08. 1983	MW
14.	Сталинградская область, Ждановский район, Даниловск, Мол-Масл Совхоз. Меловой склон	А.Я. Бронаов	Г. Дофман	21.06.1935	MW

Приложение 11  
(продолжение)

<i>Artemisia santonica</i> L. - Полынь сантонийская					
№ п/п	Географические координаты и экологические условия сбора гербарного образца	Ф. И. О. сборщика гербарного образца	Ф. И. О. определившего гербарный образец	Дата сбора	Место хранения гербар. образца
15.	Самарский округ, Усманский зерносовхоз. Солонцовые пятна на залежи, близ с. Ефремовки (2 листа)	Е.Д. Куцевол	Е.Д. Куцевол	04.07.1929	MW
16.	Глинистый склон в долине Волги близ Шахматовки	Пемров	-	04.08.1901	MW
17.	Кожухово, Кашарского района, Донецкого Окр. Сев.-Кавказ Края	П.П. Жудова	П.П. Жудова	02.08.1927	MW
18.	Солонцеватый склон в долине реки Волги близ Шахматовки	Пемров	-	04.08.1901	MW
19.	Сталинградская область, Ждановский район, Даниловск, Мол-Масл Совхоз. (2листа)	А.Я. Бронаов	В.А. Сагалаев	29.06.1935	MW
20.	Выгон близ села Балыклей	П.П. Жудова	-	23.08.1949	MW
21.	Долина р. Большой Караман х. Новинова	Л.Е. Родин, Д.В. Лебедев	В.А. Сагалаев	07.09.1932	MW
22.	Хвалынский, Степные склоны; «Богданиха» (3 листа)	К. Гросс	В.А. Сагалаев	17.08.1923	MW
23.	Хвалынский, Степные склоны; «Таши»	К. Гросс	-	17.08.1929	MW
24.	Саратовская Губерния, Петровский уезд, на солончаках близ с. Даниловка	Литвинова	В.А. Сагалаев	07.1983	MW
25.	Саратовская Губерния, Камышинский уезд, солончаки близ хутора Войновки	Литвинова	В.А. Сагалаев	07.1983	MW
26.	Нижнее Поволжье, Ергени, близ ст. Тингута	Ю. Алексеев	Ю. Алексеев	08.1964	MW

Приложение 11  
(продолжение)

<i>Artemisia santonica</i> L. - Полынь сантонийская					
№ п/п	Географические координаты и экологические условия сбора гербарного образца	Ф. И. О. сборщика гербарного образца	Ф. И. О. определившего гербарный образец	Дата сбора	Место хранения гербар. образца
27.	Сарепта, полупустыня у берегов (2 листа)	Келлер	Келлер	1904	MW
28.	Сарепта, хутор Теплая вода	Келлер	Келлер	08.1903	MW
29.	Вершина гривы в центральной пойме р. Ашкадара в 1 вер. Западнее дер. Денисовки Башкирской АССР	П.П. Жудова	П.П. Жудова	08.07.1929	MW
30.	Самарский округ в 12 верстах к Ю-В от с. Гаршино по склону	Е.Д. Куцевол	Е.Д. Куцевол	28.06.1929	MW
31.	Солонцовое пятно на залежи недалеко от Ефремовки, в 8 верст к востоку от с. Семеновки	Е.Д. Куцевол	Е.Д. Куцевол	04.07.1929	MW
32.	Симбирская губ. Сызранский уезд, г. Колаковский, Даниловск, на солончаке	-	-	-	MW
33.	Понамаревский район на известковом склоне около д. Алексеевки	А.А. Коробков	А.А. Коробков	18.06.1930	MW
34.	Склоны сухой Таволжанки в 5 верст к З от села Гостевка	Е.Д. Куцевол	Е.Д. Куцевол	09.07.1929	MW
35.	Симбирская губ. Сызранский уезд, г. Колаковский, склон глинистой горы	-	-	12.07.1983	MW
36.	Оренбургская область, Кувандыкский район в 5 км. Восточнее п.Сара. На южном склоне холма	А. Сухоруков	-	19.06.2000	MW
37.	Башкирская АССР, Хатбуллинский район, в 14 м. на С от п. Самарский	П.П. Жудова	П.П. Жудова	10.06.1962	MW

Приложение 11  
(продолжение)

<i>Artemisia santonica</i> L. - Полынь сантонийская					
№ п/п	Географические координаты и экологические условия сбора гербарного образца	Ф. И. О. сборщика гербарного образца	Ф. И. О. определившего гербарный образец	Дата сбора	Место хранения гербар. образца
38.	Ворошиловградская область, Миловской район, хутор Кришичное, в 12 км к югу в 12 км к югу от ж.д. станции Чернигово	А.П. Пахомов	А.П. Пахомов	19.06.1989	MW
39.	Луганская область, Меловской район, Меловые горы к северу от деревни Стрельцовка, южная экспозиция склона	Б.И. Борисов	Б.И. Борисов	24.06.1990	MW
40.	Воронежская область, Новохоперский район. Хоперский заповедник, склон овраг с выходом солей к северу от корд. Штиль	Цвелев	Цвелев	01.09.1988	LE
41.	Воронежская область, Хоперский заповедник	Цвелев	Цвелев	11.09.1989	LE
42.	Воронежская область, Хоперский заповедник, солонцеватый склон, к низовью Карачака, близ корд. Васильевский	Цвелев	Цвелев	11.09.1989	LE
43.	Волгоградская область, мокрый солонец, против ж.д. ст. Сарепта (близ Красноармейска) у подножья Ергеней	Т.Г. Леонова, А.А. Шамин	Т.Г. Леонова	08.10.1965	LE
44.	Волгоградская область ж.д. ст. Сарепта (близ г. Красноармейска южнее г. Волгограда), солончак	Т.Г. Леонова, А.А. Шамин	Т.Г. Леонова	08.10.1965	LE
45.	Волгоградская область, мокрый солончак, против ж.д. ст. Сарепта (близ Красноармейска), у подножья Ергеней	Т.Г. Леонова, А.А. Шамин	Т.Г. Леонова	08.10.1965	LE
46.	Саратовская губерния, окрестности г. Хвалынска. Степные склоны «Таши»	К.Ю. Гросс	К.Ю. Гросс	17.08.1923	LE

Приложение 11  
(продолжение)

<i>Artemisia santonica</i> L. - Полынь сантонийская					
№ п/п	Географические координаты и экологические условия сбора гербарного образца	Ф. И. О. сборщика гербарного образца	Ф. И. О. определившего гербарный образец	Дата сбора	Место хранения гербар. образца
47.	Волгоградская область у с. Ивановка в р-не канала Волга-Дон	С. Морщихина	Т. Леонова	03.09.1965	LE
48.	Волгоградская область у с. Ивановка в р-не канала Волга-Дон	С. Морщихина	Т. Леонова	03.09.1965	LE
49.	Донецкая область, Волновахский район, с. Ново-Троицкое, Карьеры	Т. Леонова	Т. Леонова	16.07.1975	LE
50.	Донецкая область, Волновахский район, с. Ново-Троицкое, Карьеры	М. Бойко	Т. Леонова	29.11.1978	LE
51.	Полуостров Чонгар, вблизи, ст. Чонгар	М. Котов	Т. Леонова	05.10.1927	LE
52.	Полуостров Чонгар, вблизи, ст. Чонгар «Белое поле»	М. Котов	Т. Леонова	05.10.1927	LE
53.	Саратовская область, село Ершовка, степной склон к Волге		Т. Леонова	27.08.1946	LE
54.	Екатериновская губерния, Новомосковский уезд, Дегатова ставка	Алексеевко	Т. Леонова	01.07.1985	LE
55.	Урочище Грызлы на границе. Степь Уральский район	О. Горшкова	О. Горшкова	07.05.1994	SAM
56.	Саратовский уезд. Саратовская губерния	В. Чернов	А.А. Коробков	1919	SARAT
57.	Аткарский уезд. Саратовская губерния. Окраина д.Палатовки	Е. Беляков	А.А. Коробков	26.07.1920	SARAT
58.	Аткарский уезд. Саратовская губерния. Окраина д.Палатовки	Е. Беляков	А.А. Коробков	24.08.1920	SARAT
59.	Новоузенск у подножия кургана Пик №17	Е. Булычева	А.А. Коробков	20.06.1921	SARAT



Приложение 11  
(продолжение)

<i>Artemisia santonica</i> L.. - Полынь сантонийская					
№ п/п	Географические координаты и экологические условия сбора гербарного образца	Ф. И. О. сборщика гербарного образца	Ф. И. О. определившего гербарный образец	Дата сбора	Место хранения гербар. образца
60.	Маршанка по дороге к Питерке. Около восточного вала	Е. Булычева	А.А. Коробков	03.10.1923	SARAT
61.	В. Чернавка. Вольск.у. Саратовская губерния	Углова	А.А. Коробков	04.07.1925	SARAT
62.	Краснянка, Новоузенский уезд. Орошаемый участок. На целине между 140 и 141 пикетами. Сделано три разреза	Е. Булычева	А.А. Коробков	01.06.1925	SARAT
63.	«Жареный бугор» Саратовской губ. И уезда между 2и 4 Гуселками близ скита скопцов в 12-15 верстах от гр. Саратова в северном направлении степной участок «дикий природы». Открытая возвышенность «Жареный бугор»; Ю и Ю-З склоны. Почва суглинисто-черноземная. Степ. Раскр. SOC	С. Андреев	А.А. Коробков	07.06.1925	SARAT
64.	Краснянка, Новоузенский уезд. Уч. Лиманного орошения между пикетами 140 и 141 на целине	Е. Булычева	А.А. Коробков	09.08.1925	SARAT
65.	Краснянка, Новоузенский уезд. В лиманчике среди Краснянского орошаемого участка (2 листа)	Е. Булычева	А.А. Коробков	13.08.1925	SARAT

Приложение 11  
(продолжение)

<i>Artemisia santonica</i> L.. - Полынь сантонийская					
№ п/п	Географические координаты и экологические условия сбора гербарного образца	Ф. И. О. сборщика гербарного образца	Ф. И. О. определившего гербарный образец	Дата сбора	Место хранения гербар. образца
66.	Саратовская губерния Новоузенский уезд. По пути от Алгая к Петропавловке около х. Чурикова. По канавам и залежам	-	А.А. Коробков	10.06.1928	SARAT
67.	Саратовская губерния Новоузенский уезд. Около х. Старухино. По канаве залежи (2 листа)	-	А.А. Коробков	18.07.1928	SARAT
68.	Уральская губерния Буковск. У. Глининский район. Близ пос.Кармановка (Очаг Кыйсык-Камыш) Понижение близ сведовой зоны (2 листа)	-	А.А. Коробков	31.07.1928	SARAT
69.	Уральская область, Нарынское лесничество, Драга Дюса	А. Малякина, Т. Леонова	А.А. Коробков	07.08.1970	SARAT
70.	Уральская область, Нарынское лесничество, окрестность г. Урды «Букаевское опытное поле». На залежи, песчаная почва (5 листов)	Е. Фролова	А.А. Коробков	02.09.1929	SARAT
71.	Калмыцкая область, Приморский район, сх Скотовод. Пески у хутора Колхозное	Ефимов	А.А. Коробков	11.08.1931	SARAT
72.	Калмыцкая область, Центральный район Яндыко-Мочажный бр.	Залетаева	Т. Леонова	16.08.1931	SARAT

Приложение 11  
(продолжение)

<i>Artemisia santonica</i> L. - Полынь сантонийская					
№ п/п	Географические координаты и экологические условия сбора гербарного образца	Ф. И. О. сборщика гербарного образца	Ф. И. О. определившего гербарный образец	Дата сбора	Место хранения гербар. образца
73.	Казахстан, Лбищенский район, Пески (Актан-Чаглы). Склон полузросшего бугра (3 листа)	А. Костина	А.А. Коробков	28.08.1931	SARAT
74.	Ленинский район, прирезок к совхозу Булухта	Т. Леонова	Т. Леонова	30.08.1931	SARAT
75.	Казахстан, Лбищенский район, Актан-Сор	А. Костина, Т. Леонова	-	12.09.1931	SARAT
76.	Казахстан, Лбищенский район, Актан-Сор	А. Костина, Т. Леонова	-	13.09.1931	SARAT
77.	Казахстан, Лбищенский район. Пески	А. Костина	-	13.09.1931	SARAT
78.	Калмыцкая область, Приморский район, Ильменская часть	Мокрякова	А.А. Коробков	20.09.1931	SARAT
79.	Лиман Обжоркин	-	А.А. Коробков	29.09.1931	SARAT
80.	Западный район Калмыцкой области, Башанта, совх. «Комсомолец»	Тереножкин	А.А. Коробков	10.1931	SARAT
81.	Западный район Калмыцкой области, Башанта (3 листа)	Тереножкин	А.А. Коробков	10.1931	SARAT
82.	Владимирский, Ленинский, Среднеахтубинский р-н. Пл. М-38-105-А, в С-3 углу планшета на полуострове ближе к солонке	Залетаева	А.А. Коробков	19.07.1932	SARAT
83.	Окрестности оз. Эльтон	Кужичкина, Леонова	-	27.09.1933	SARAT

Приложение 11  
(продолжение)

<i>Artemisia santonica</i> L.. - Полынь сантонийская					
№ п/п	Географические координаты и экологические условия сбора гербарного образца	Ф. И. О. сборщика гербарного образца	Ф. И. О. определившего гербарный образец	Дата сбора	Место хранения гербар. образца
84.	Сталинградский край, Волго-Ахтубинская пойма, Харабалинский район	-	-	27.08.1935	SARAT
85.	Окрестности оз. Эльтон	Кузнецова, Теслина	А.А. Коробков	27.09.1940	SARAT
86.	Окрестности ст. Разбойщина, степи	Куничкина	-	25.06.1945	SARAT
87.	Западно-Казахстанская область, Джангалинский район, аул Кисык-Камыш, Степь	В. Вишневская	А.А. Коробков	-	SARAT
88.	Западно-Казахстанская область, Джангалинский район, аул Кисык-Камыш, Сенокос	В. Вишневская	А.А. Коробков	17.06.1947	SARAT
89.	Окраина Новоузенска	-	-	1949	SARAT
90.	Дельта Волги, Повышенная сухая грива, в окрестностях с.Алексеевка	Хвалина, Т. Леонова	-	18.08.1936	SARAT
91.	Повышенная сухая грива в окрестностях с.Беспутного, дельта Волги	Хвалина, Т. Леонова	-	03.09.1936	SARAT
92.	Окрестности оз. Эльтон	Т. Леонова	-	1937	SARAT
93.	О. Бухарок, полынно-злаковая степь (с крестовником) (Казахстан)	-	А.А. Коробков	01.07.1937	SARAT
94.	О.Золотской (Казахстан), полынная степь	-	-	02.07.1937	SARAT

Приложение 11  
(продолжение)

<i>Artemisia santonica</i> L. - Полынь сантонийская					
№ п/п	Географические координаты и экологические условия сбора гербарного образца	Ф. И. О. сборщика гербарного образца	Ф. И. О. определившего гербарный образец	Дата сбора	Место хранения гербар. образца
95.	Эльтон, У озера по Саям	В. Шарова, Т. Леонова	-	09.10.1937	SARAT
96.	Окрестности оз. Эльтон, близ истока реки м. Самарагда	Е. Хвалин, Л. Чистякова, Т. Леонова	-	11.10.1937	SARAT
97.	Сталинградская область, Оля, Бэровский бугор, в. Карантинный	-	-	10.10.1938	SARAT
98.	Сталинградская область, Бэровские бугры, с. Бахтемир Икряного района	-	Т. Леонова	30.09.1939	SARAT
99.	Сталинградская область, с. Николаевск Наримановского района	-	-	02.10.1939	SARAT
100.	Солончак у подножия Ергеней близ ж.д.ст. Сарепта южнее г. Волгограда	Т.Г. Леонова	Т.Г. Леонова	08.10.1963	PVB
101.	Волгоградская область, северный берег озера Эльтон, склон сорочьей балки	Е.А. Варивцева	-	21. 07. 1952	PVB
102.	Ульяновская область, Павловский район, близ села Баклуши, солонец	Н. С. Раков	-	06.09.2013	PVB
103.	Самарская область, Пестравский район, 1 км к СЗ от с. Овсянка (окр. С. Майское)	А. В. Иванова, Т. М. Лысенко, О. В. Юрцев	В. Васюков	23.08.2015	PVB

Приложение 11  
(продолжение)

<i>Artemisia santonica L.. - Полынь сантонийская</i>					
№ п/п	Географические координаты и экологические условия сбора гербарного образца	Ф. И. О. сборщика гербарного образца	Ф. И. О. определившего гербарный образец	Дата сбора	Место хранения гербар. образца
104.	Самарская область, Богатовский район, окр.с.Беловка, Кутулукские яры	А. В. Иванова	В. Васюков	02.08. 2014	PVB
105.	Самарская область, Волжский район, окр. С. Яблоневый овраг, степные склоны и овраг	А. В. Иванова	В. Васюков	15.06.2014	PVB
106.	Самарская область, Нефтегорский район, севернее с. Кулешовка, у р. Ветлянка	А. В. Иванова	В. Васюков	01.08.2014	PVB
107.	Ульяновская область, Сенгилеевский район, степные склоны в окр. с. Вырыстайкино	Н. С. Раков, В. М. Васюков, С. Е. Горлов, И. Н. Сафронова, А. В. Иванова	-	06.06.2011	PVB
108.	Волгоградская область Палласовский район, окрестности оз. Эльтон, пойма р. Ланцут в среднем течении	Т.М. Лысенко	Т.М. Лысенко	21.07.2011	PVB
109.	Ульяновская область, окр. г. Сенгилей, глинистые солонцеватые склоны	Н.С. Раков	-	16.08.2011	PVB
110.	Ульяновская область, Радищевский район, с.Вязовка, глинистые солонцеватые склоны к Волге	В. Васюков, А.В. Иванова, Н.С. Раков, О. Савенко, С. Сенатор	-	01.08.2007	PVB

Приложение 11  
(продолжение)

<i>Artemisia santonica L.. - Полынь сантонийская</i>					
№ п/п	Географические координаты и экологические условия сбора гербарного образца	Ф. И. О. сборщика гербарного образца	Ф. И. О. определившего гербарный образец	Дата сбора	Место хранения гербар. образца
111.	Самарская область, Кинель-Черкасский район, после с. Муханово, после моста через р. Черновка	А. В. Иванова, Е. М. Бобкина, Т. М. Лысенко	-	09.09.2007	PVB
112.	Самарская область, Большеглушицкий район, за мостом через р. Журавлиха, по направлению к Большой Черниговке	А. В. Иванова, Е. М. Бобкина, Т. М. Лысенко	Т. М. Лысенко	11.09.2007	PVB
113.	Самарская область, Красноярский район, окр. с. Лебяжинка, у оз. Лебяжье, Слабозасоленный луг, обочина дороги	А.В. Иванова, Т.М. Лысенко, В.М. Васюков	Т.М. Лысенко	07.09.2007	PVB
114.	Ульяновская область, Радищевский район, окр. с. Вязовка (к югу)	О.В. Савенко, В.М. Васюков, С.А. Сенатор, А.В. Иванова, Н.С. Раков	-	01.07.2007	PVB
115.	Саратовская область, Хвалынский район, окр. с. Елшанка Степь	О.В. Савенко, В.М. Васюков, С.А. Сенатор, А.В. Иванова, Н.С. Раков	-	30.06.2007	PVB
116.	Самарская область, Ставропольский район, 4 км к западу от с. Нижнее Санчелеево, засоленные почвы	Т.М. Лысенко, Т.А. Трутнева, В.В. Трутнева	Т.М. Лысенко	27.08.2010	PVB

Приложение 11  
(продолжение)

<i>Artemisia santonica L. - Полынь сантонийская</i>					
№ п/п	Географические координаты и экологические условия сбора гербарного образца	Ф. И. О. сборщика гербарного образца	Ф. И. О. определившего гербарный образец	Дата сбора	Место хранения гербар. образца
117.	Ульяновская область, Мелекесский район, окрестности с. Дубровка, долина р. Бирля, засоленный луг	Т.М. Лысенко	Т.М. Лысенко	22.09.2009	PVB
118.	Ставропольский район, окр. с. Ташелка, засоленный луг	В.Васюков, А. В. Иванова, О.Савенко	-	03.06.2007	PVB
119.	Ульяновская область, Новомалыклинский район, окр. с. Новочеремшанск	Н. С. Раков, С. А. Сенатор, А. В. Иванова	-	16.07.2010	PVB
120.	Самарская область, Кинель-Черкасский район, после с. Муханово, после моста через р. Черновка	А.В. Иванова, Е.М. Бобкина, Т.М. Лысенко	-	11.09.2007	PVB
121.	Астраханская область, Енотаевский район, залежь в окр. с. Прибрежное	С.А. Сенатор	-	04.08.2010	PVB

**Перечень изученных гербарных образцов  
Полыни крымской – *Artemisia taurica* Willd.**

<i>Artemisia taurica</i> Willd. - Полынь крымская					
№ п/п	Географические координаты и экологические условия сбора гербарного образца	Ф. И. О. сборщика гербарного образца	Ф. И. О. определившего гербарный образец	Дата сбора	Место хранения гербар. образца
1.	Астраханская обл., Чёрные земли., между Меклетой и Адыком	П. Жудова	В. Сагалаев (12.2012)	29.10.1950	MW
2.	Ростовская обл., Заветнинский р-н, 3 км в х. Тюльпаны	О. Н. Дёмина	О. Н. Дёмина	6.05.2009	MW



Приложение 11  
(продолжение)

<i>Artemisia taurica</i> Willd. - Полынь крымская					
№ п/п	Географические координаты и экологические условия сбора гербарного образца	Ф. И. О. сборщика гербарного образца	Ф. И. О. определившего гербарный образец	Дата сбора	Место хранения гербар. образца
3.	Калмыкия. Окрест. пос. Улан-Хол. Супесчаная почва	Ю. Мирошниченко	Л. С. Красовская	10.09.1963	MW (дубль из LE)
4.	Калмыкия. Район Состинских озёр у пос. Улан-Хол	П. Жудова	П. Жудова	29.10.1950	MW
5.	Сталинградская обл. Сарпинская депрессия. Комплексная солонцеватая степь в р-не Ханаты	А. Якшина	А. Якшина (примечание: растение очень похоже на <i>A. nitrosa</i> Web.)	15.09.1949	MW
6.	[Астраханская обл.] Левобережье Волги у с. Замьяны. Котловины среди песков	А. Гаель	А. Гаель	5.10.1937	MW
7.	[Астраханская обл.] Чёрные земли. Севернее Бор-Худук	П. Жудова	П. Жудова	29.10.1950	MW
8.	Калмыкия. Склон балки у с. Кебюта у автодороги на Элисту	В. Куваев, Власов, Полякова	В. Куваев	17.10.1965	MW (дубль из герб. ВИЛАР)
9.	Калмыкия. Ики-Бурульский р-н, б. Гашун-Сала	М. А. Новикова	М. А. Новикова	13.06.2000	MW
10.	Калмыкия. Южные склоны балки Эмте-Нур между пос. Гюрва и лиманом	Н. Соколова	Н. Соколова	23.09.1950	MW
11.	Астраханская обл., Чёрные земли., между Меклетой и Адыком	П. Жудова	П. Жудова	29.10.1950 (var. <i>nutans</i> )	MW
12.	Калмыкия. Черноземельский р-н, с-з «Черноземельский»	Андреев, Пономарёва	В. Сагалаев (12.2012)	21.07.1964	MW
13.	Астраханская обл.	П. Жудова	П. Жудова	20.08.1951	MHA
14.	Калмыкия. Целинский р-н, 16 км в ЮВ Элисты. Долина р. Ар-Хара. Солончаки по склону	В. Сагалаев, И. Шанцер, Г. Клиноква	В. Сагалаев, И. Шанцер, Г. Клиноква	15.08.1993	MHA
15.	Калмыкия. Целинский р-н, 10 км южнее Элисты. Курган «Три Брата», степные склоны	В. Сагалаев, И. Шанцер, Г. Клиноква	В. Сагалаев, И. Шанцер, Г. Клиноква (var. <i>nutans</i> и var. <i>erecta</i> )	15.08.1993	MHA

Приложение 11  
(продолжение)

<i>Artemisia taurica</i> Willd. - Полынь крымская					
№ п/п	Географические координаты и экологические условия сбора гербарного образца	Ф. И. О. сборщика гербарного образца	Ф. И. О. определившего гербарный образец	Дата сбора	Место хранения гербар. образца
16.	Калмыкия. Ики-Бурульский р-н, «Чёрные земли», в 5 км Ю от пос. Чолон-Хамур. Супеси	В. Сагалаев, А. Скворцов, Г. Климова	В. Сагалаев, А. Скворцов, Г. Климова	29.08.1993	МНА
17.	Калмыкия. Каспийский р-н, окрест. пос. Улан-Хол. Разбитая засоленная песчаная степь у дороги	В. Сагалаев, А. Скворцов, Г. Климова	В. Сагалаев, А. Скворцов, Г. Климова	28.08.1993	МНА
18.	Западный Прикаспий. Калмыцкая АССР, около Улан-Хола. Котловина, солонец	Ю. Мирошниченко	В. Сагалаев	11.09.1963	МНА (дубль из LE)
19.	Калмыкия. 15 км В пос. Хулхута, вдоль шоссе Элиста-Астрахань	В. Сагалаев, И. Шанцер, Г. Климова, М. Костина	В. Сагалаев	16.08.1993	МНА
20.	Калмыкия. Приютненский р-н, Маньчские озёра, Пролетарское водохранилище, солончаки	Г. Климова, М. Костина	В. Сагалаев	13.08.1993	МНА
21.	Астраханская обл., Лиманский р-н, с. Яндыки, разбитая засоленная песчаная степь	В. Сагалаев, А. Скворцов, Г. Климова	В. Сагалаев	28.08.1993	МНА
22.	Астраханская обл., Владимирский [Ахтубинский] р-н, Чернопынная степь над р. Ахтубой у с. Солянки	В. Сагалаев	В. Сагалаев	9.08.1996	МНА
23.	Астраханская обл., Лиманский р-н, с. Басы, разбитая засоленная песчаная пустыня	В. Сагалаев, А. Скворцов, Г. Климова	В. Сагалаев (одревеснение 5-6 см – это фактич. полукустарничек)	28.08.1993	МНА
24.	Волгоградская обл., Палласовский р-н, сев. берег оз. Эльтон, урочище «Чернавка», глинистая полупустыня	В. Сагалаев, Г. Климова	В. Сагалаев	11.06.1993	МНА

Приложение 11  
(продолжение)

<i>Artemisia taurica</i> Willd. - Полынь крымская					
№ п/п	Географические координаты и экологические условия сбора гербарного образца	Ф. И. О. сборщика гербарного образца	Ф. И. О. определившего гербарный образец	Дата сбора	Место хранения гербар. образца
25.	Волгоградская обл., Светлоярский р-н, верховья р. Тингуты, глинистая полупустыня, терраса реки	В. Сагалаев	В. Сагалаев (одревеснение 9-10 см – это полукустарничек)	23.05.1993	МНА
26.	Калмыкия. Целинский р-н, 10 км ЮЗ Элисты, верховья р. Найн-Шар, глинистая степь на плакоре.	В. Сагалаев	В. Сагалаев	13-15.08.1993	МНА
27.	Калмыкия. Целинский р-н, окр. пос. Хулхута. Вдоль шоссе Элиста-Астрахань, 15 км В пос. Хулхута.	В. Сагалаев, И. Шанцер, Г. Климова, М. Костина	В. Сагалаев (var. <i>nutans</i> )	16.08.1993	МНА
28.	Центральный район Калмыцкой области. Яндыко-Мочажный фонд. Межбугристая равнина. В 2-ух км. От озера Фурного	Тереножкин	А.А. Коробков	24.06.1931	SARAT
29.	Западный район Калмыцкой области. Башанта	Тереножкин	А.А. Коробков	Октябрь 1931	SARAT
30.	Дельта р.Волги. Обжоровский уч. Заповедник	Кирсанов, Гришанин, Басов	А.А. Коробков	10.08.1937	SARAT
31.	Сталинградская область. Село Оля. Бэровский бугор	Селиванова	А.А. Коробков	08.10.1938	SARAT
32.	Сталинградская область. Село Оля. Бэровский бугор	Селиванова	А.А. Коробков	09.10.1938	SARAT
33.	Сталинградская область. Село Оля. Ракушинский бугор	О. Нуман	А.А. Коробков	09.10.1938	SARAT
34.	Сталинградская область. Село Оля. На Бэровских буграх (6 листов)	О. Нуман	А.А. Коробков	09.10.1938	SARAT
35.	Куйбышевская область. Луг.	С.В. Осинкина	А.А. Коробков	30.09.1968	SARAT
36.	Волгоградская область, Палласовский район, окрестности оз.Эльтон, засоленные почвы	Т. М. Лысенко	Т. М. Лысенко	13.08.2007	PVB

Карты-схемы локальной плотности и типы поведения функции Рипли, выполненные для ценопопуляций исследуемых видов

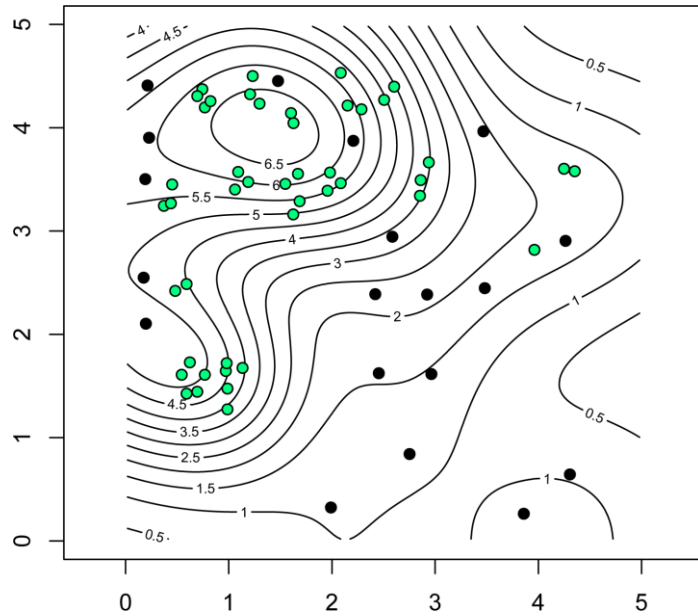


Рис. 1. Карта – схема локальной плотности ЦП1 *Halocnemum strobilaceum* (Черные точки-генеративные особи, зеленые точки – прегенеративные особи)

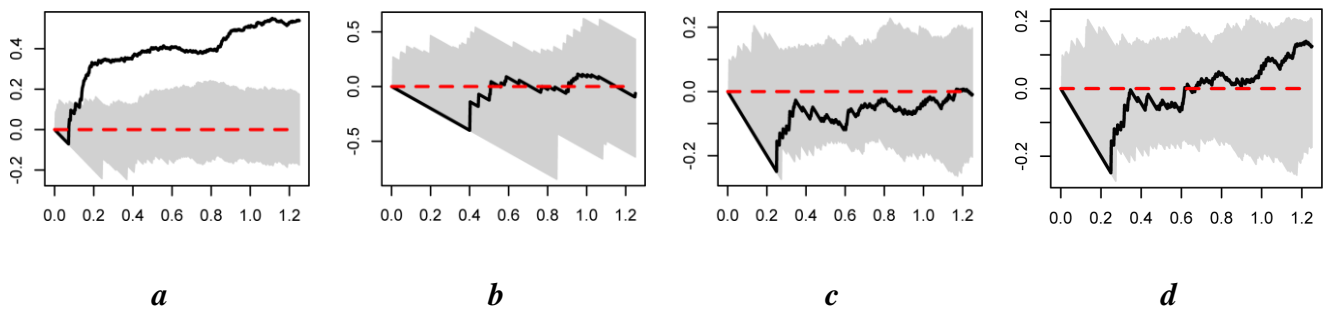


Рис. 2. Типы поведения функции Рипли ЦП1 *Halocnemum strobilaceum*  
**a** - прегенеративные особи **b** - генеративные особи **c** - генеративные и прегенеративные особи  
**d** - особи без учета возрастных состояний

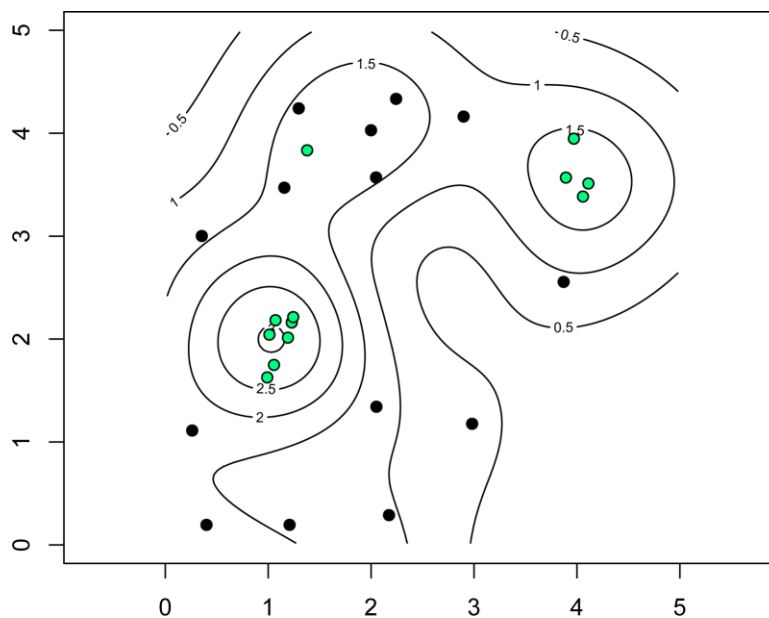


Рис. 3. Карта – схема локальной плотности ЦП2 *Halocnemum strobilaceum*  
(Черные точки-генеративные особи, зеленые точки – прегенеративные особи)

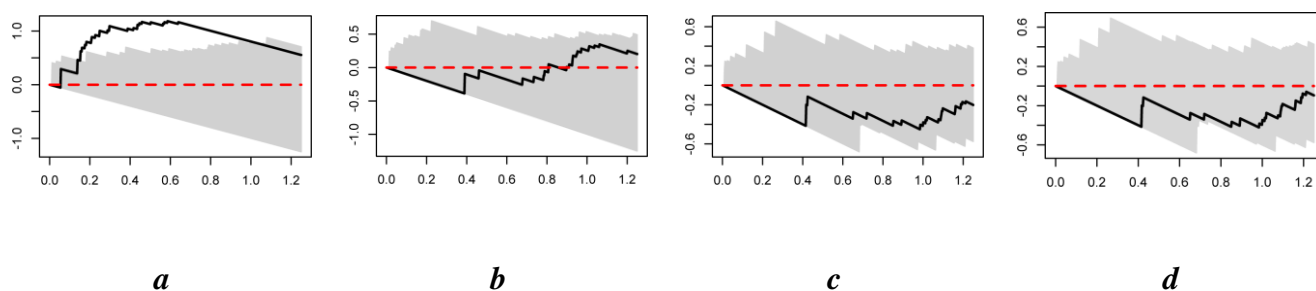
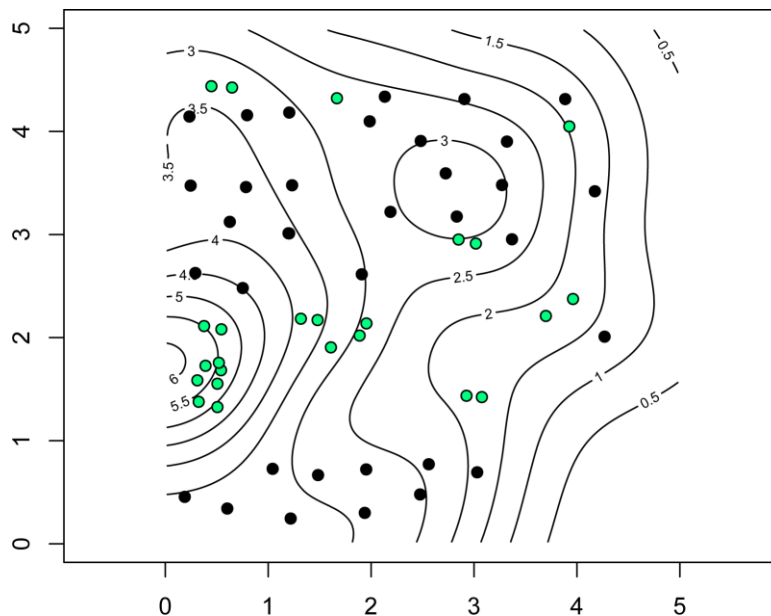
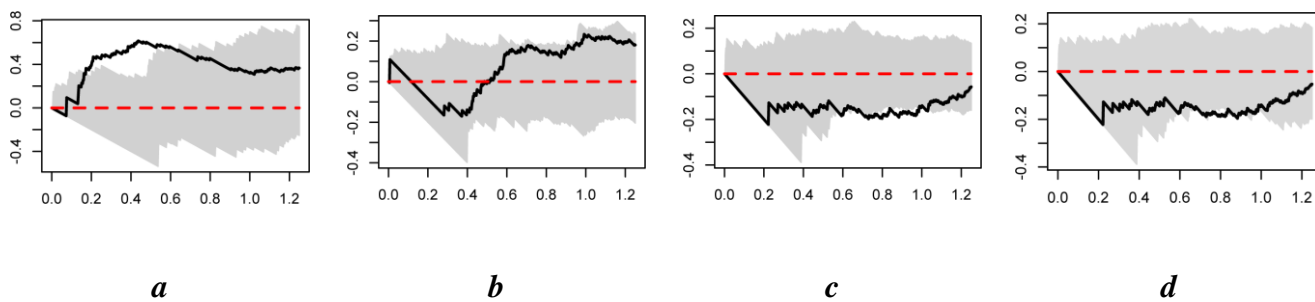


Рис. 4. Типы поведения функции Рипли ЦП2 *Halocnemum strobilaceum*  
*a* - прегенеративные особи *b* - генеративные особи *c* - генеративные и прегенеративные особи  
*d* - особи без учета возрастных состояний



**Рис. 5.** Карта – схема локальной плотности ЦПЗ *Halocnemum strobilaceum*  
(Черные точки-генеративные особи, зеленые точки – прегенеративные особи)



**Рис. 6.** Типы поведения функции Рипли ЦПЗ *Halocnemum strobilaceum*  
*a* - прегенеративные особи *b* - генеративные особи *c* - генеративные и прегенеративные особи  
*d* - особи без учета возрастных состояний

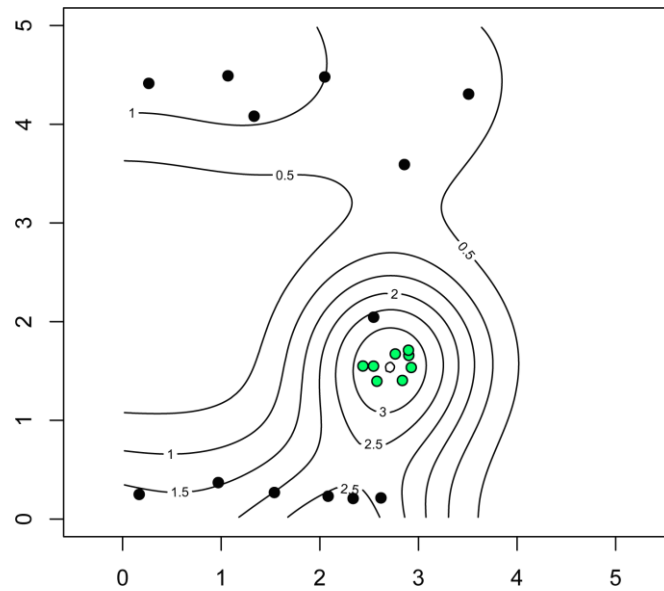


Рис. 7. Карта – схема локальной плотности ЦП4 *Halocnemum strobilaceum*  
(Черные точки-генеративные особи, зеленые точки – прегенеративные особи)

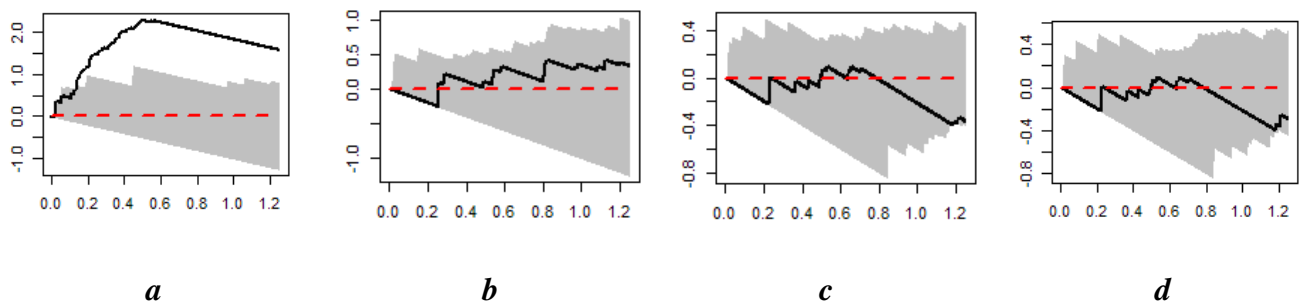


Рис. 8. Типы поведения функции Рипли ЦП4 *Halocnemum strobilaceum*  
*a* - прегенеративные особи *b* - генеративные особи *c* - генеративные и прегенеративные особи  
*d* - особи без учета возрастных состояний

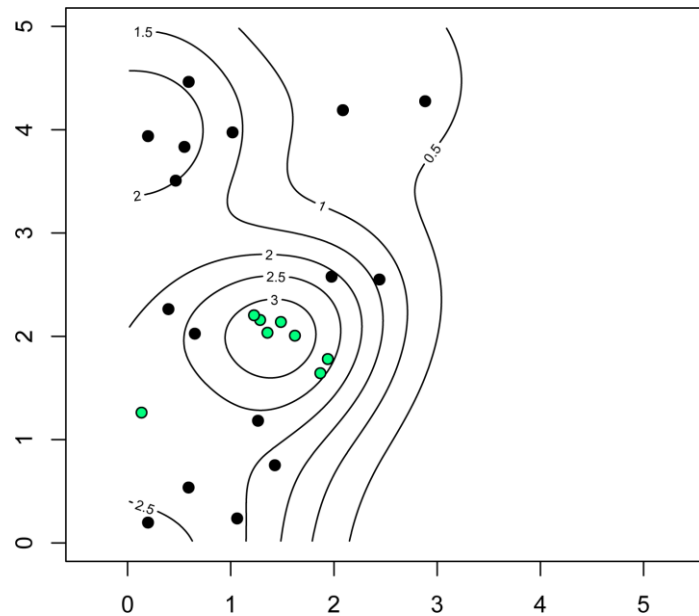


Рис. 9. Карта – схема локальной плотности ЦП5 *Halocnemum strobilaceum*  
(Черные точки-генеративные особи, зеленые точки – прегенеративные особи)

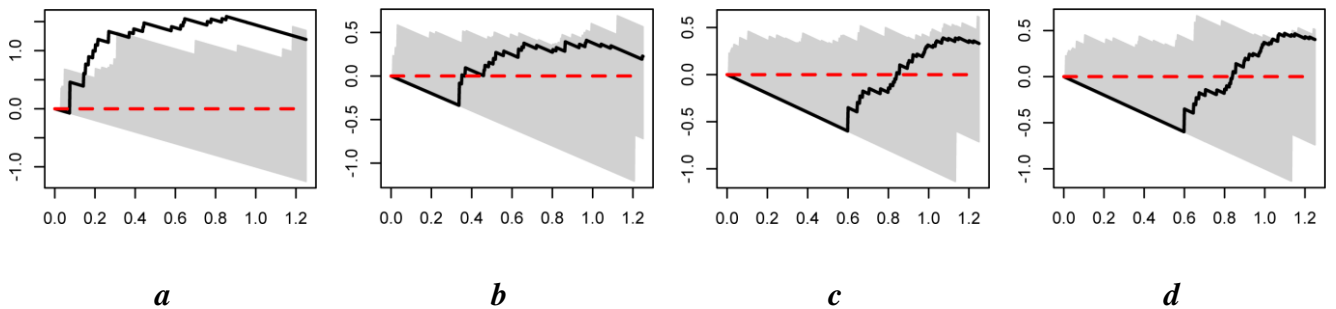
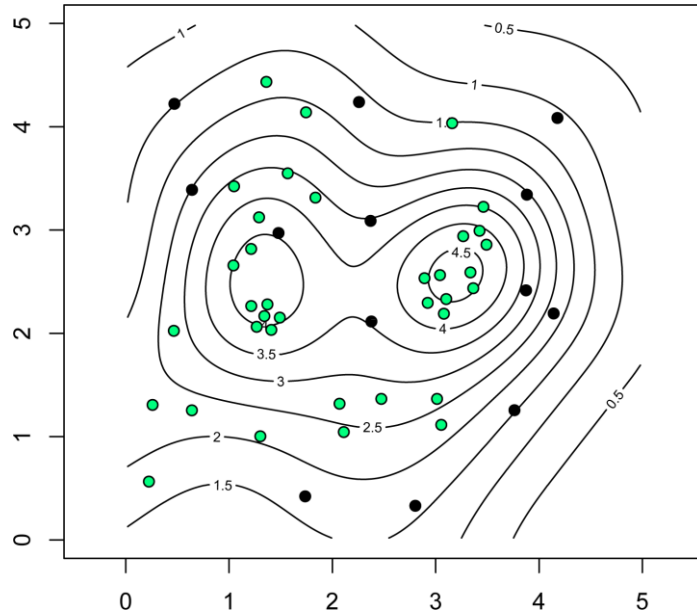
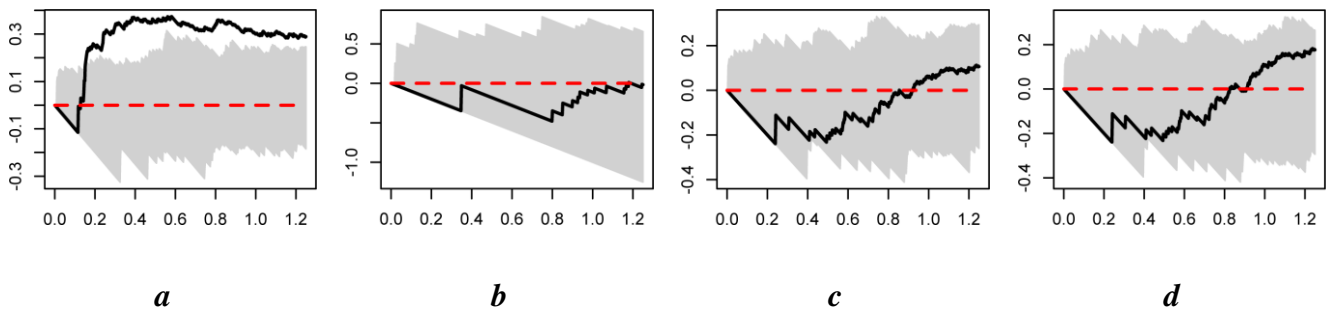


Рис. 10. Типы поведения функции Рипли ЦП5 *Halocnemum strobilaceum*  
*a* - прегенеративные особи *b* - генеративные особи *c* - генеративные и прегенеративные особи  
*d* - особи без учета возрастных состояний





**Рис. 11.** Карта – схема локальной плотности ЦПБ *Halocnemum strobilaceum*  
(Черные точки-генеративные особи, зеленые точки – прегенеративные особи)



**Рис. 12.** Типы поведения функции Рипли ЦПБ *Halocnemum strobilaceum*  
*a* - прегенеративные особи *b* - генеративные особи *c* - генеративные и прегенеративные особи  
*d* - особи без учета возрастных состояний

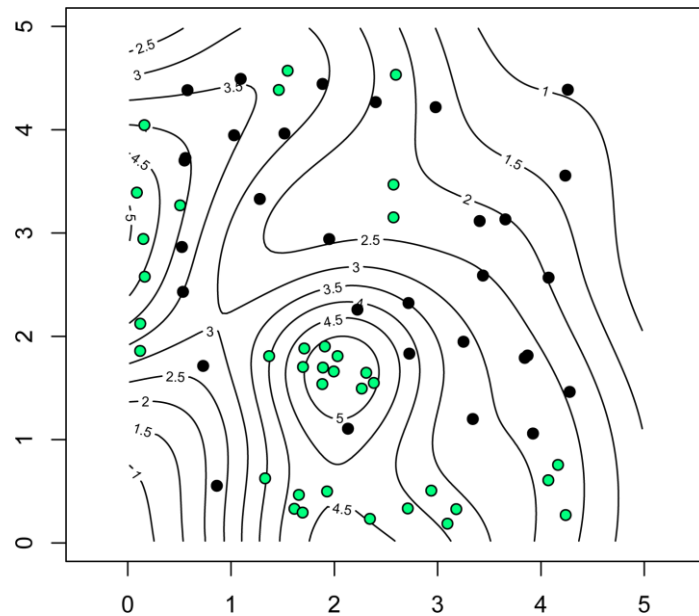


Рис. 13. Карта – схема локальной плотности ЦП7 *Halocnemum strobilaceum*  
(Черные точки-генеративные особи, зеленые точки – прегенеративные особи)

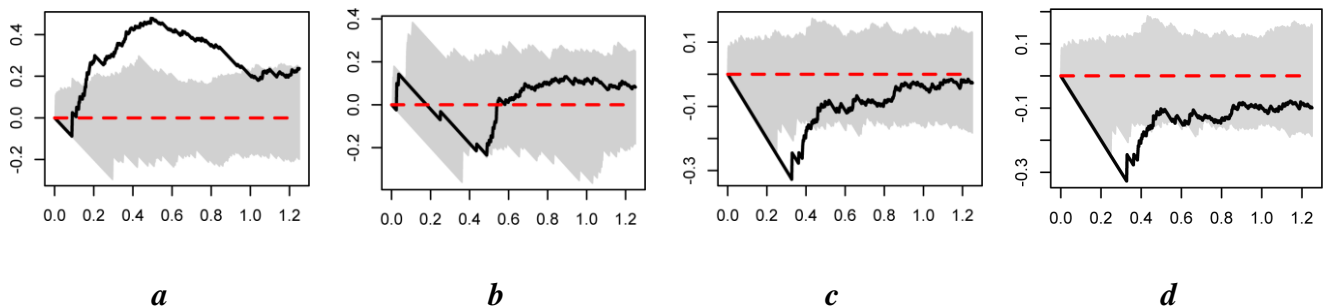
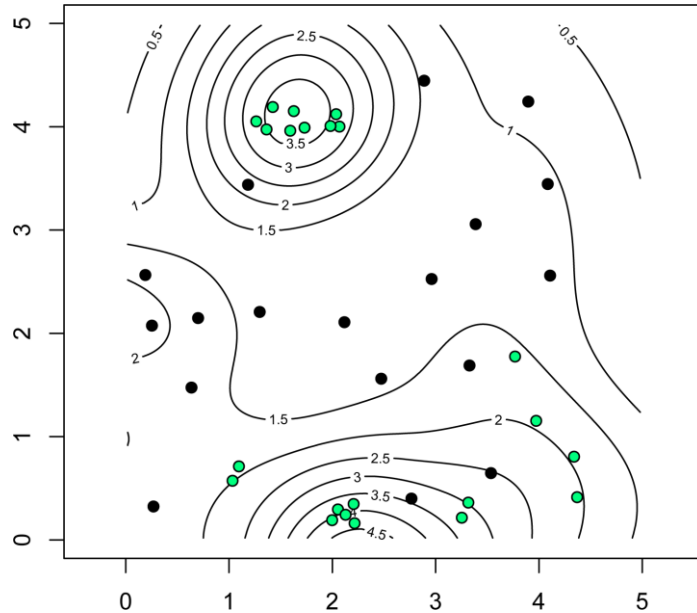
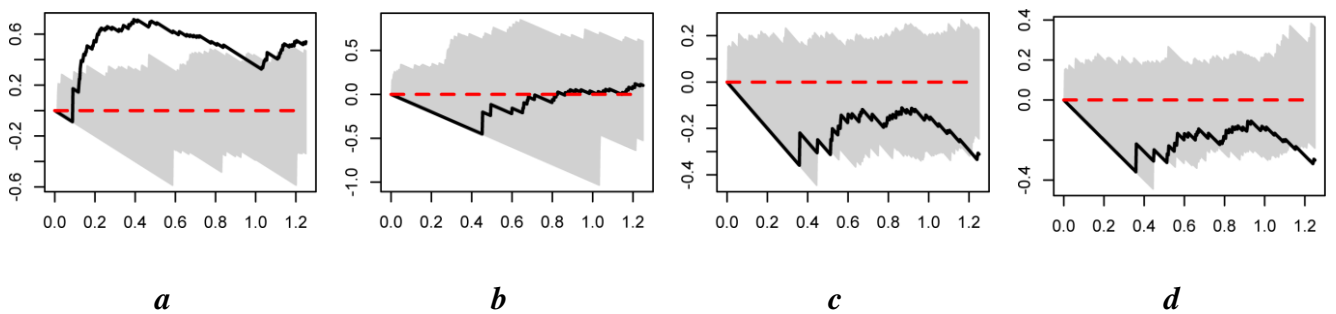
*a**b**c**d*

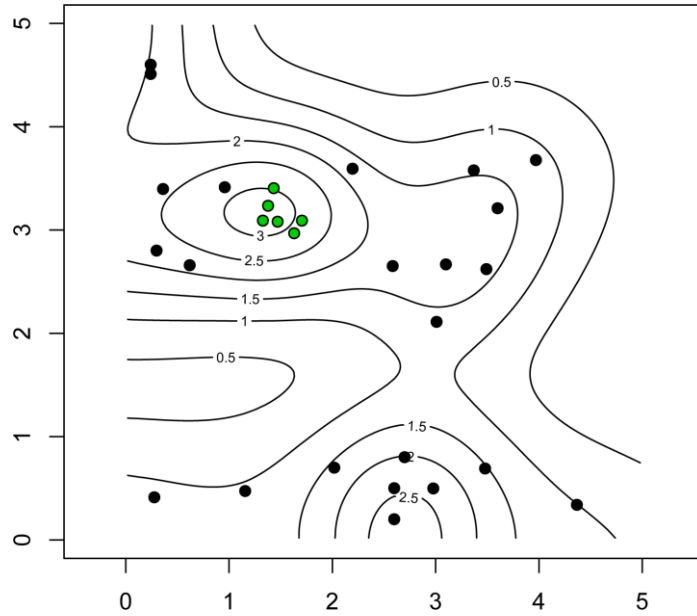
Рис. 14. Типы поведения функции Рипли ЦП7 *Halocnemum strobilaceum*  
*a* - прегенеративные особи *b* - генеративные особи *c* - генеративные и прегенеративные особи  
*d* - особи без учета возрастных состояний



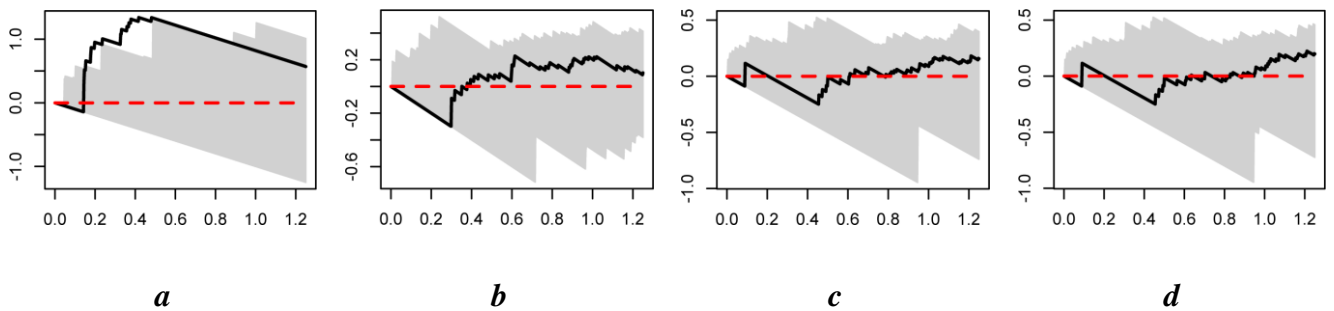
**Рис. 15.** Карта – схема локальной плотности ЦП8 *Halocnemum strobilaceum*  
(Черные точки-генеративные особи, зеленые точки – прегенеративные особи)



**Рис. 16.** Типы поведения функции Рипли ЦП8 *Halocnemum strobilaceum*  
*a* - прегенеративные особи *b* - генеративные особи *c* - генеративные и прегенеративные особи  
*d* - особи без учета возрастных состояний



**Рис. 17.** Карта – схема локальной плотности ЦП9 *Halocnemum strobilaceum*  
(Черные точки-генеративные особи, зеленые точки – прегенеративные особи)



**Рис. 18.** Типы поведения функции Рипли ЦП9 *Halocnemum strobilaceum*  
*a* - прегенеративные особи *b* - генеративные особи *c* - генеративные и прегенеративные особи  
*d* - особи без учета возрастных состояний

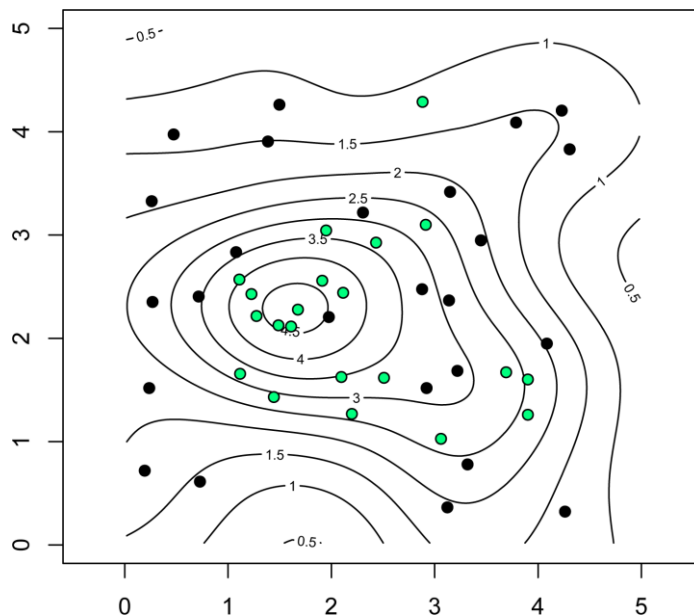


Рис. 19. Карта – схема локальной плотности ЦП10 *Halocnemum strobilaceum*  
(Черные точки-генеративные особи, зеленые точки – прегенеративные особи)

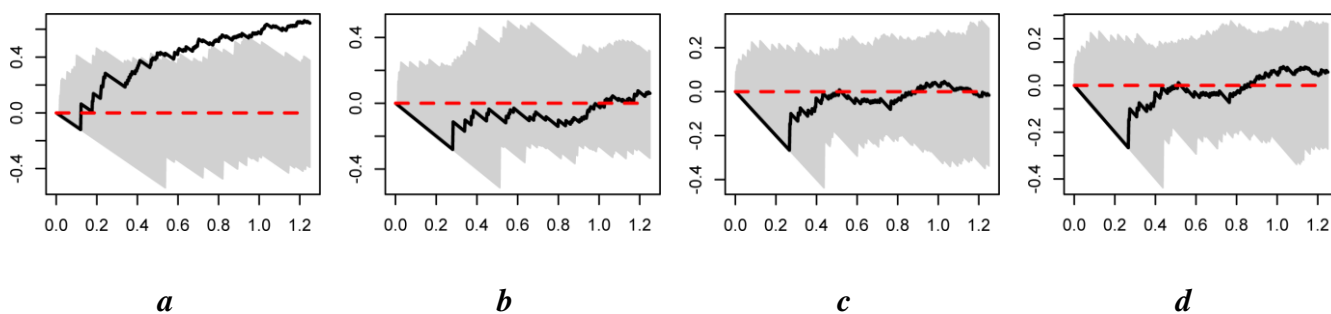
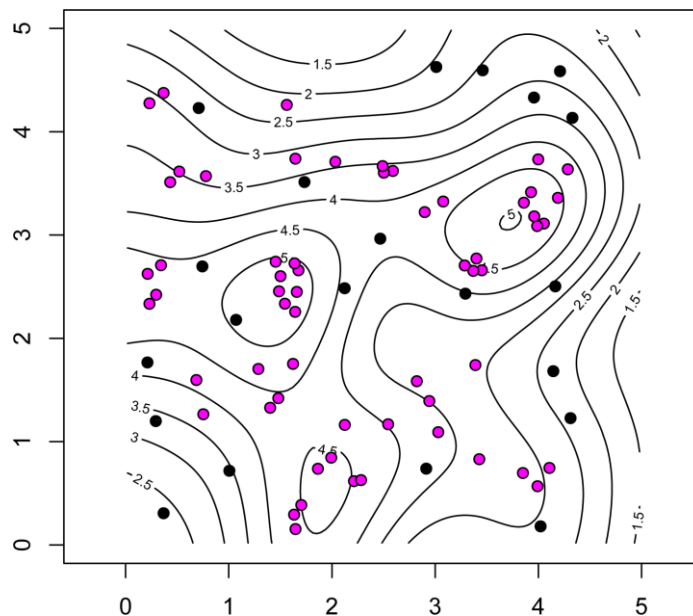
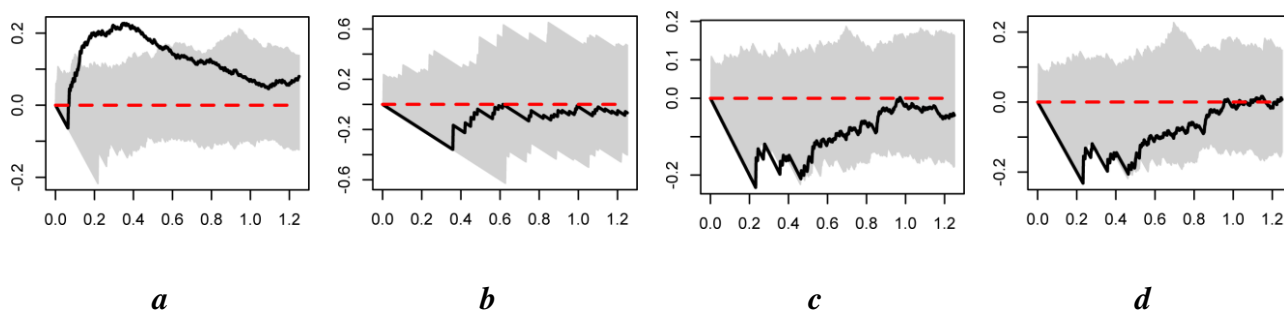


Рис. 20. Типы поведения функции Рипли ЦП10 *Halocnemum strobilaceum*  
*a* - прегенеративные особи *b* - генеративные особи *c* - генеративные и прегенеративные особи  
*d* - особи без учета возрастных состояний



**Рис. 21.** Карта – схема локальной плотности ЦП1 *Artemisia santonica*  
(Черные точки-генеративные особи, розовые точки – прегенеративные особи)



**Рис. 22.** Типы поведения функции Рипли ЦП1 *Artemisia santonica*  
*a* - прегенеративные особи *b* - генеративные особи *c* - генеративные и прегенеративные  
особи *d* - особи без учета возрастных состояний

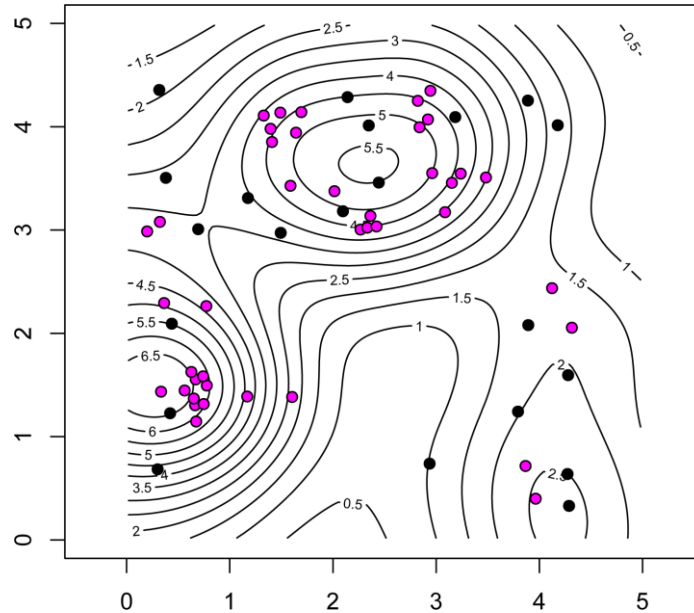


Рис. 23. Карта – схема локальной плотности ЦП2 *Artemisia santonica*  
(Черные точки-генеративные особи, розовые точки – прегенеративные особи)

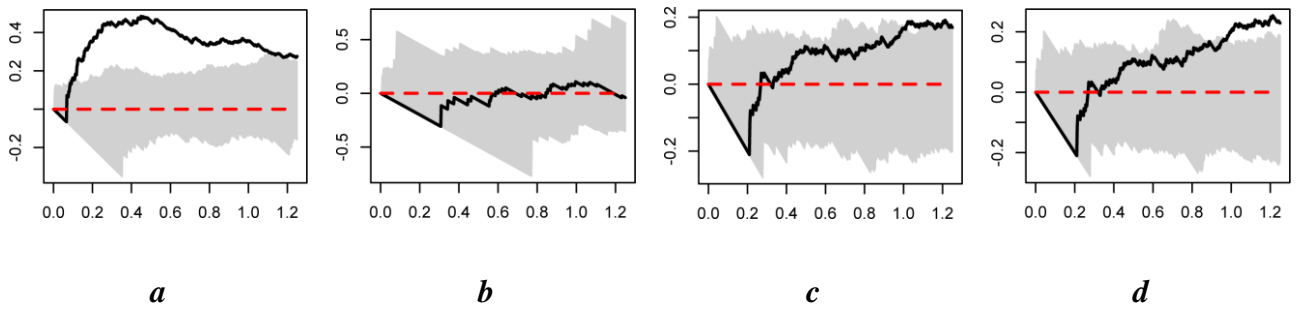
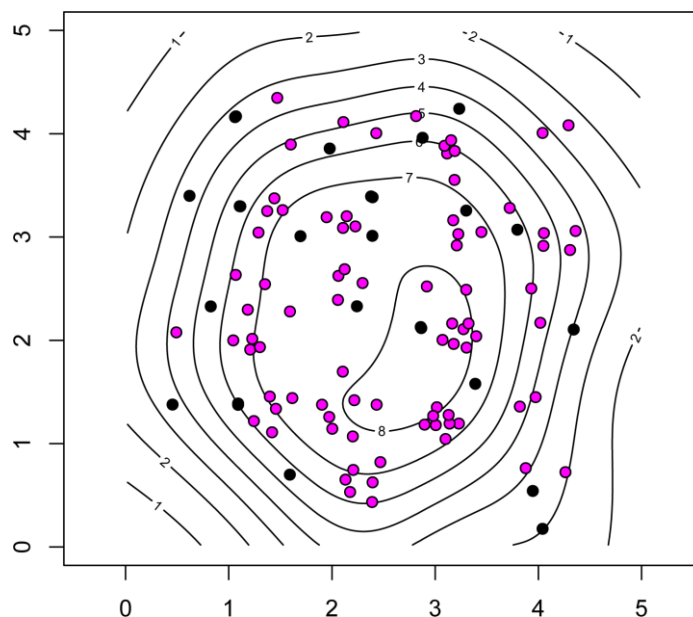
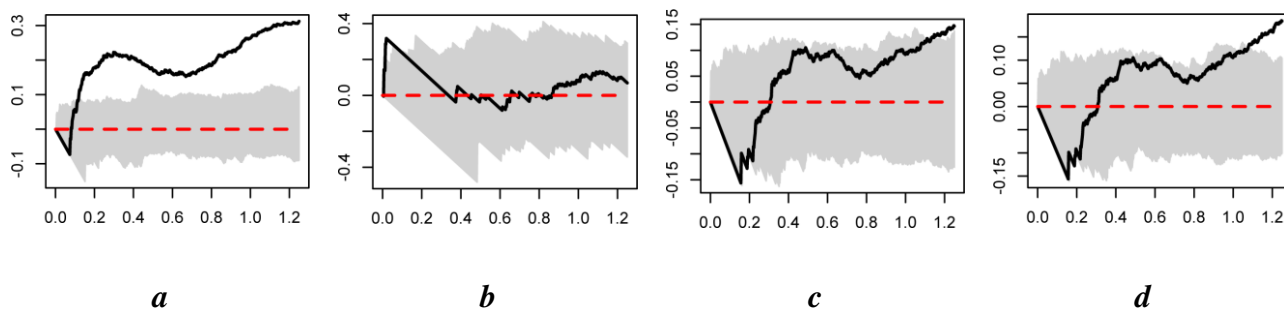


Рис. 24. Типы поведения функции Рипли ЦП2 *Artemisia santonica*  
*a* - прегенеративные особи *b* - генеративные особи *c* - генеративные и прегенеративные  
особи *d* - особи без учета возрастных состояний

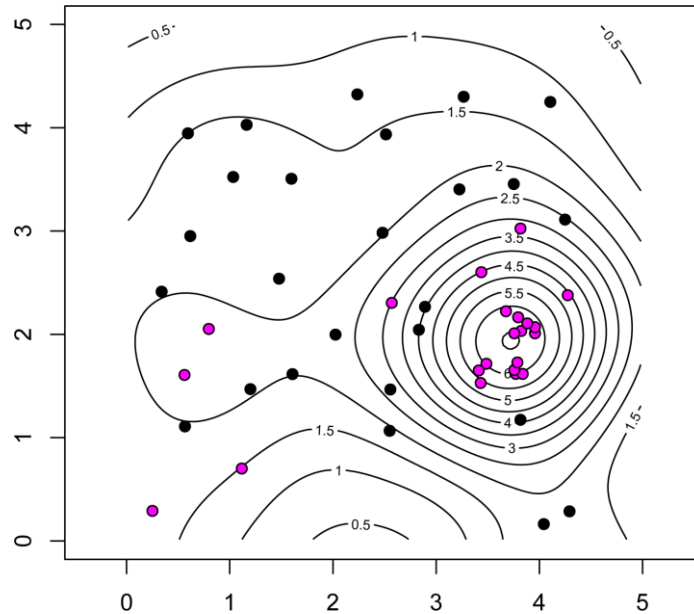


**Рис. 25.** Карта – схема локальной плотности ЦПЗ *Artemisia santonica*  
(Черные точки-генеративные особи, розовые точки – прегенеративные особи)

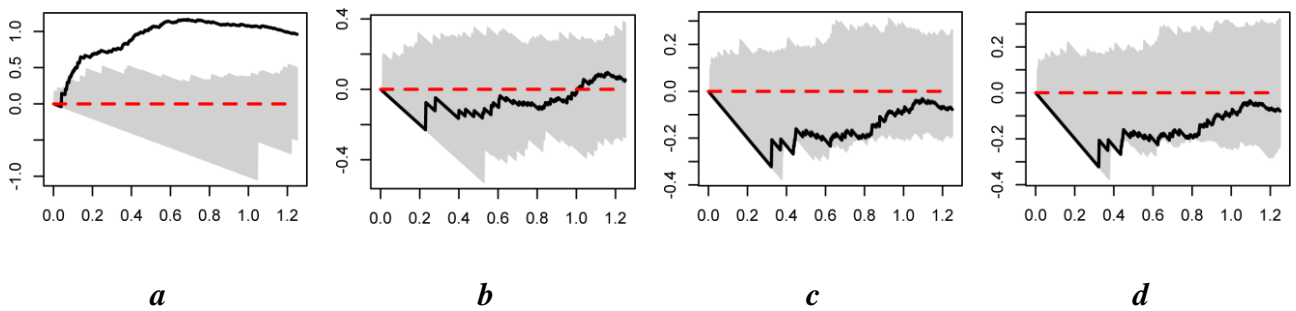


**Рис. 26.** Типы поведения функции Рипли ЦПЗ *Artemisia santonica*  
*a* - прегенеративные особи *b* - генеративные особи *c* - генеративные и прегенеративные  
особи *d* - особи без учета возрастных состояний





**Рис. 27.** Карта – схема локальной плотности ЦП4 *Artemisia santonica*  
(Черные точки-генеративные особи, розовые точки – прегенеративные особи)

*a**b**c**d*

**Рис. 28.** Типы поведения функции Рипли ЦП4 *Artemisia santonica*  
*a* - прегенеративные особи *b* - генеративные особи *c* - генеративные и прегенеративные  
особи *d* - особи без учета возрастных состояний

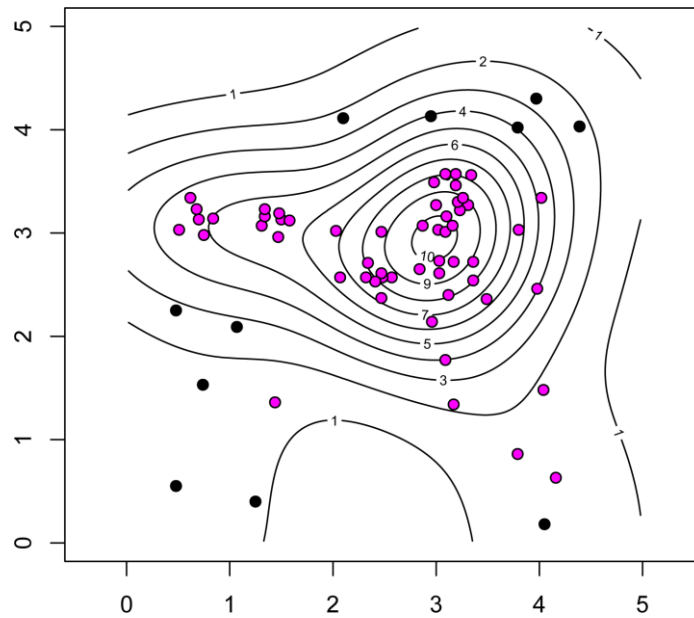


Рис. 29. Карта – схема локальной плотности ЦП5 *Artemisia santonica*  
(Черные точки-генеративные особи, розовые точки – прегенеративные особи)

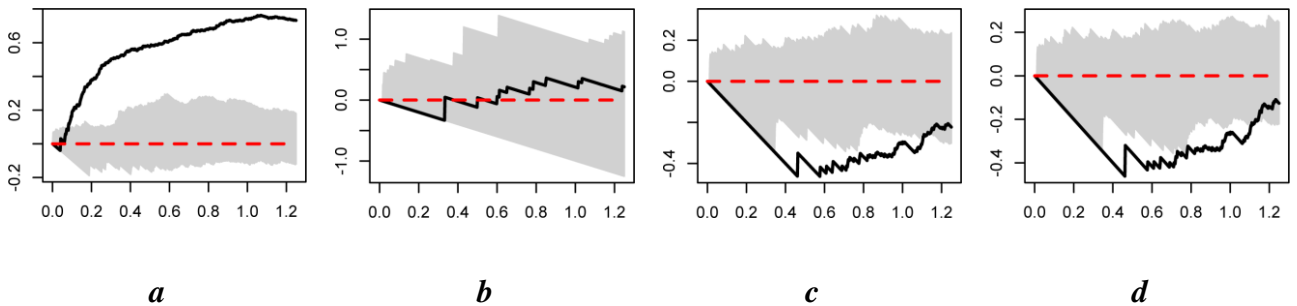
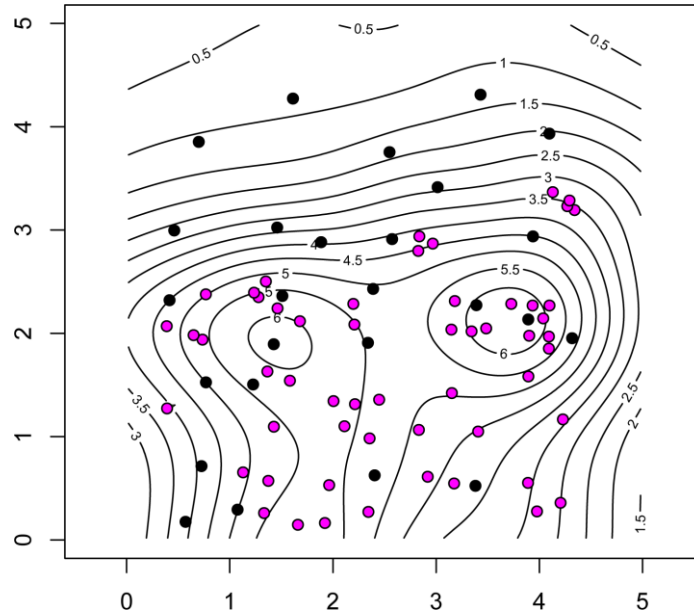
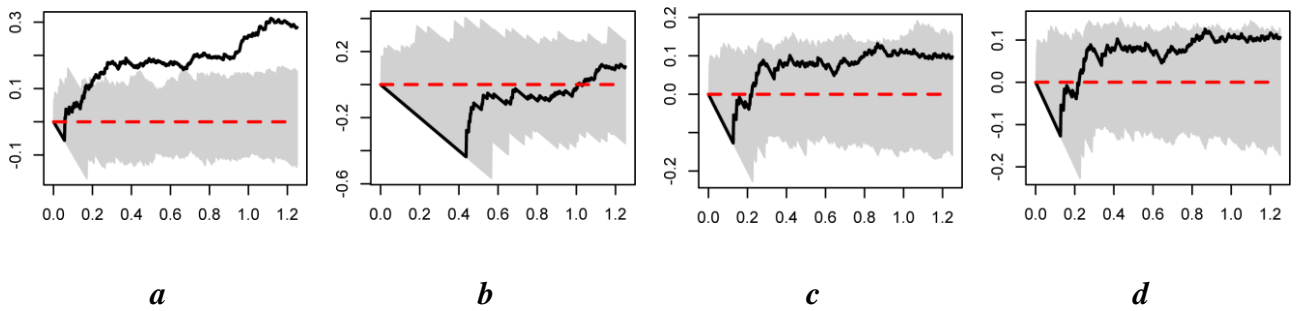


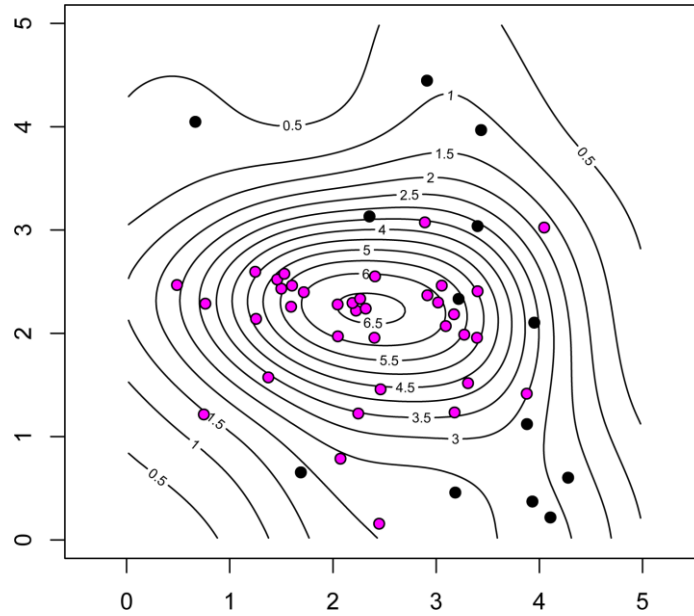
Рис. 30. Типы поведения функции Рипли ЦП5 *Artemisia santonica*  
*a* - прегенеративные особи *b* - генеративные особи *c* - генеративные и прегенеративные  
особи *d* - особи без учета возрастных состояний



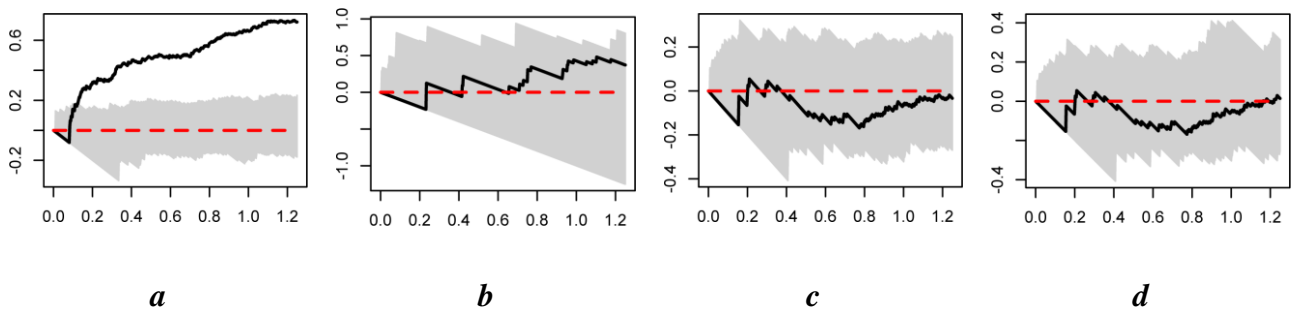
**Рис. 31.** Карта – схема локальной плотности ЦП6 *Artemisia santonica*  
(Черные точки-генеративные особи, розовые точки – прегенеративные особи)



**Рис. 32.** Типы поведения функции Рипли ЦП6 *Artemisia santonica*  
*a* - прегенеративные особи *b* - генеративные особи *c* - генеративные и прегенеративные  
особи *d* - особи без учета возрастных состояний



**Рис. 33.** Карта – схема локальной плотности ЦП7 *Artemisia santonica*  
(Черные точки-генеративные особи, розовые точки – прегенеративные особи)



**Рис. 34.** Типы поведения функции Рипли ЦП7 *Artemisia santonica*  
*a* - прегенеративные особи *b* - генеративные особи *c* - генеративные и прегенеративные  
особи *d* - особи без учета возрастных состояний

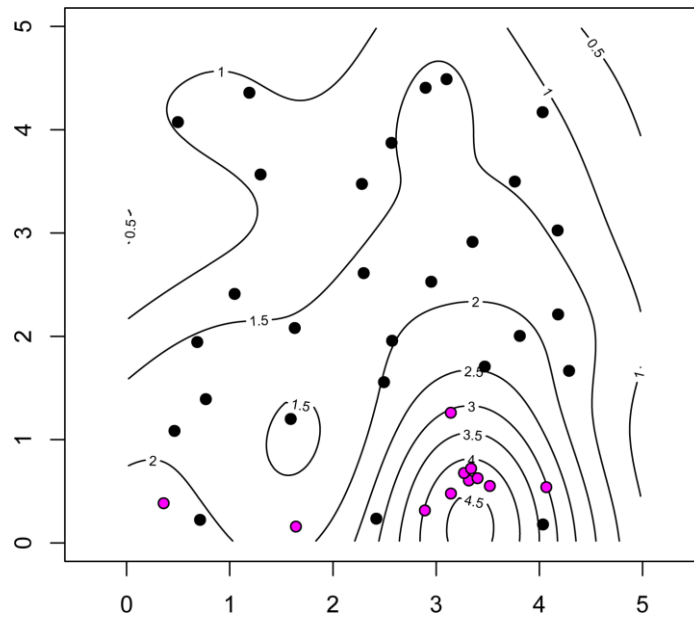


Рис. 35. Карта – схема локальной плотности ЦП8 *Artemisia santonica*  
(Черные точки-генеративные особи, розовые точки – прегенеративные особи)

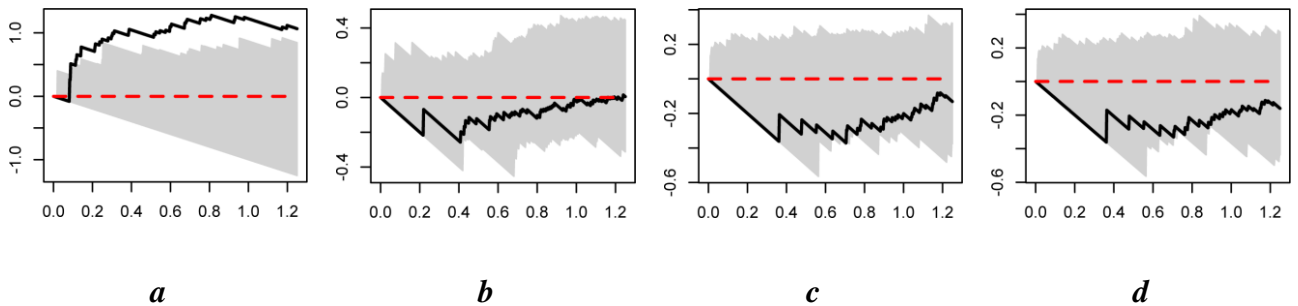
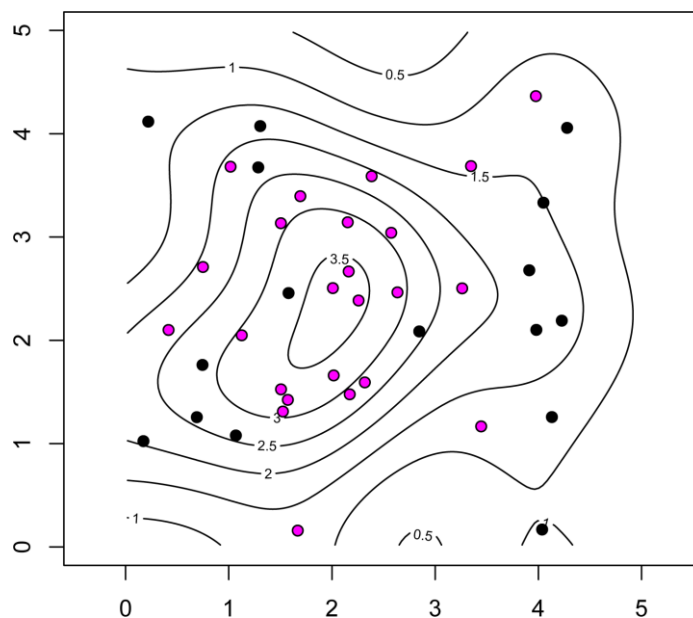
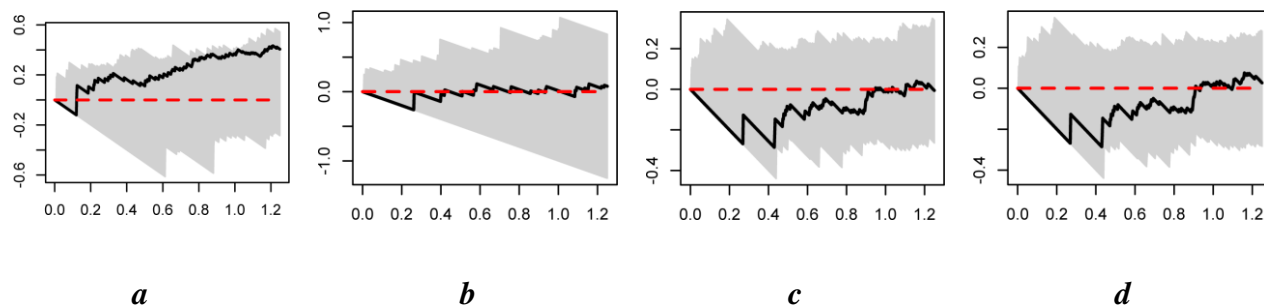


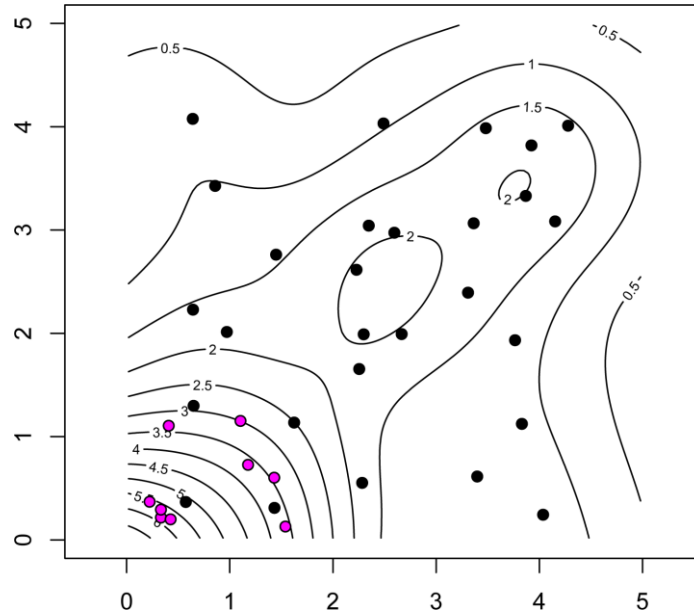
Рис. 36. Типы поведения функции Рипли ЦП8 *Artemisia santonica*  
*a* - прегенеративные особи *b* - генеративные особи *c* - генеративные и прегенеративные  
особи *d* - особи без учета возрастных состояний



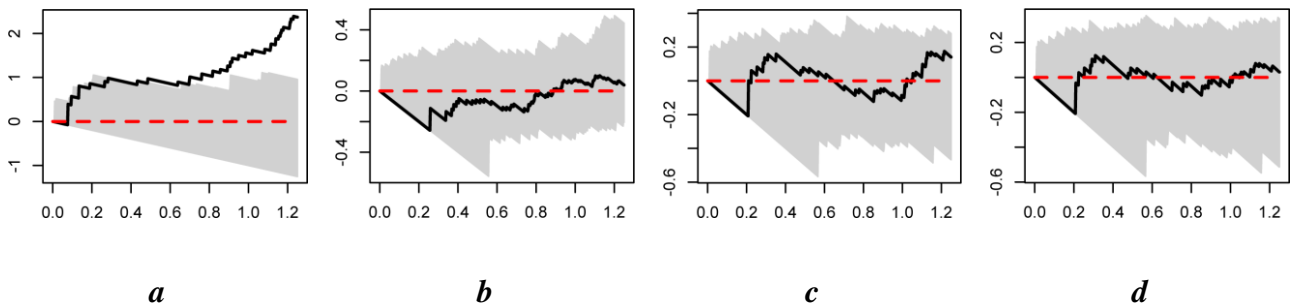
**Рис. 37.** Карта – схема локальной плотности ЦП9 *Artemisia santonica*  
(Черные точки-генеративные особи, розовые точки – прегенеративные особи)



**Рис. 38.** Типы поведения функции Рипли ЦП9 *Artemisia santonica*  
*a* - прегенеративные особи *b* - генеративные особи *c* - генеративные и прегенеративные  
особи *d* - особи без учета возрастных состояний



**Рис. 39.** Карта – схема локальной плотности ЦП10 *Artemisia santonica*  
(Черные точки-генеративные особи, розовые точки – прегенеративные особи)



**Рис. 40.** Типы поведения функции Рипли ЦП10 *Artemisia santonica*  
*a* - прегенеративные особи *b* - генеративные особи *c* - генеративные и прегенеративные  
особи *d* - особи без учета возрастных состояний

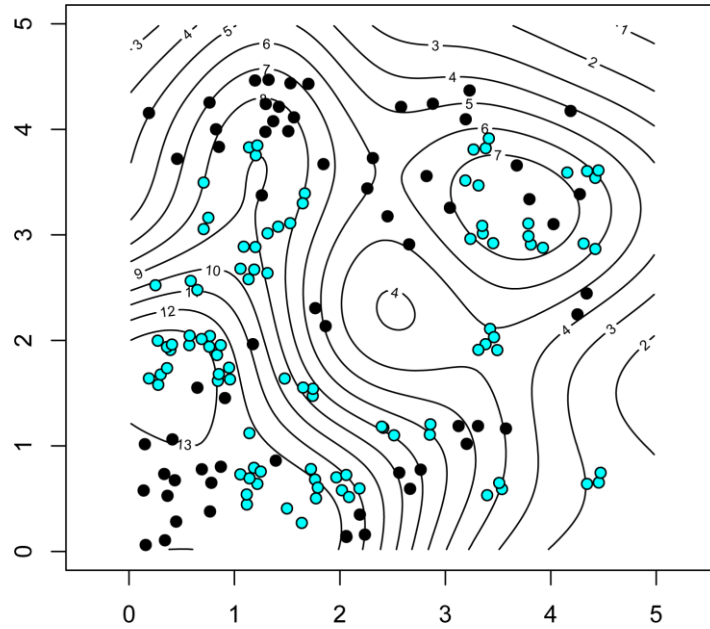


Рис. 41. Карта – схема локальной плотности ЦП1 *Artemisia taurica*  
(Черные точки-генеративные особи, голубые точки – прегенеративные особи)

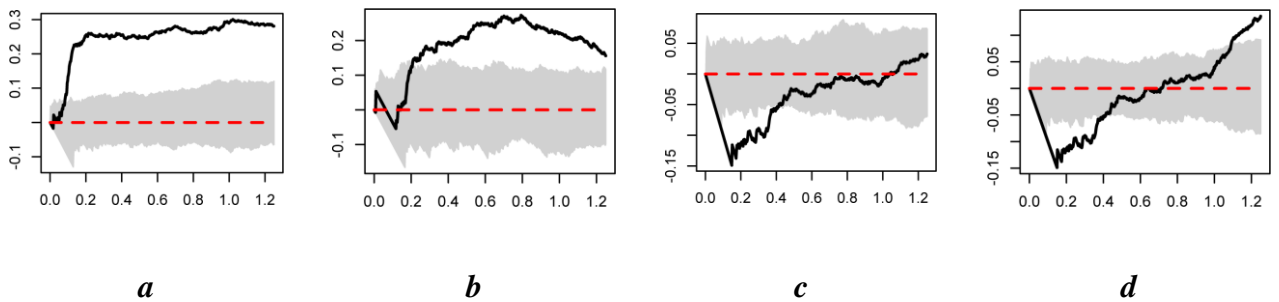
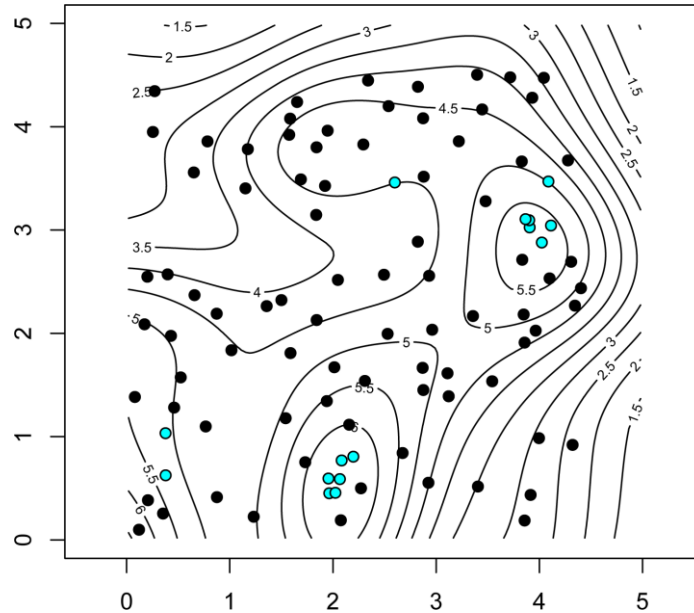
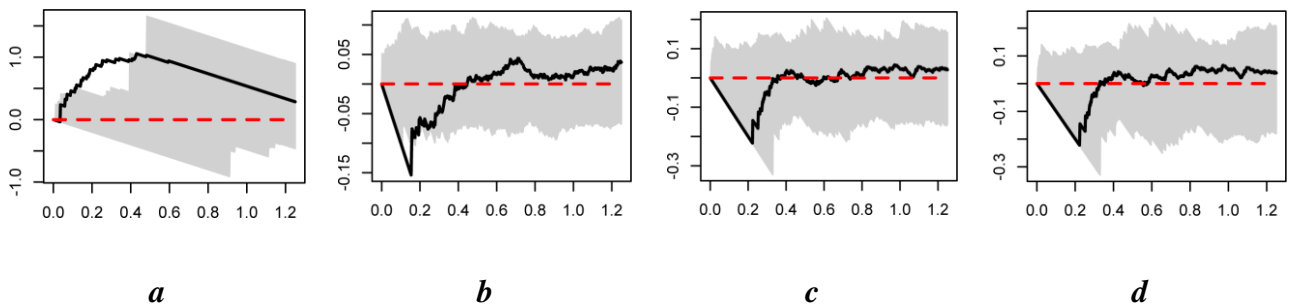


Рис. 42. Типы поведения функции Рипли ЦП1 *Artemisia taurica*  
*a* - прегенеративные особи *b* - генеративные особи *c* - генеративные и прегенеративные  
особи *d* - особи без учета возрастных состояний

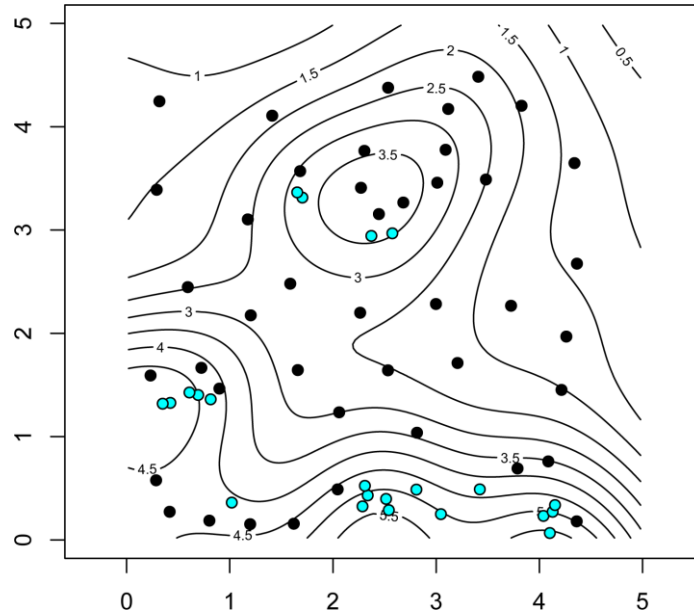




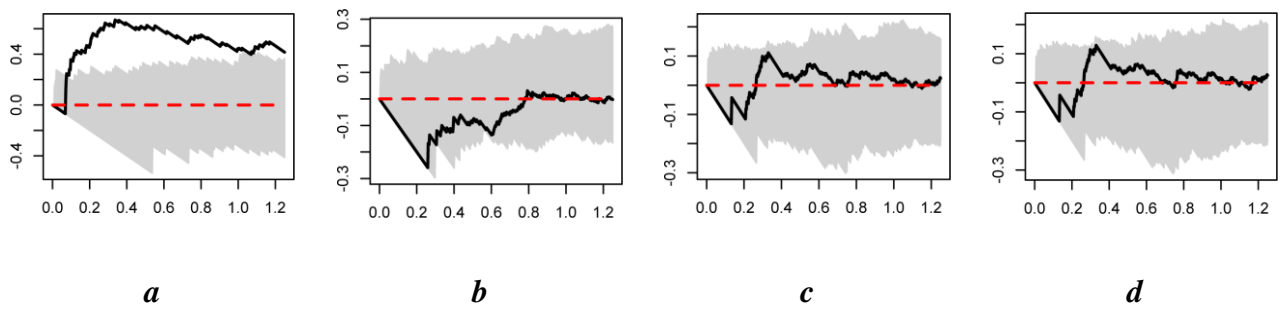
**Рис. 43.** Карта – схема локальной плотности ЦП2 *Artemisia taurica*  
(Черные точки-генеративные особи, голубые точки – прегенеративные особи)

*a**b**c**d*

**Рис. 44.** Типы поведения функции Рипли ЦП2 *Artemisia taurica*  
*a* - прегенеративные особи *b* - генеративные особи *c* - генеративные и прегенеративные  
особи *d* - особи без учета возрастных состояний

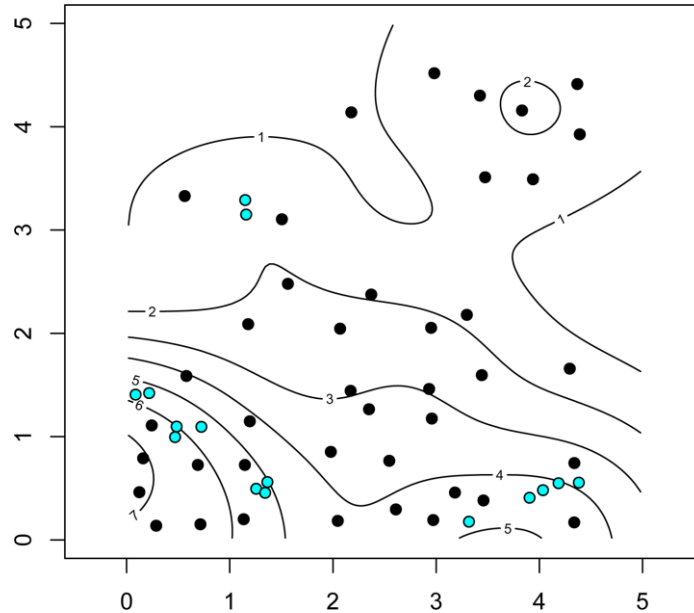


**Рис. 45.** Карта – схема локальной плотности ЦПЗ *Artemisia taurica*  
(Черные точки-генеративные особи, голубые точки – прегенеративные особи)

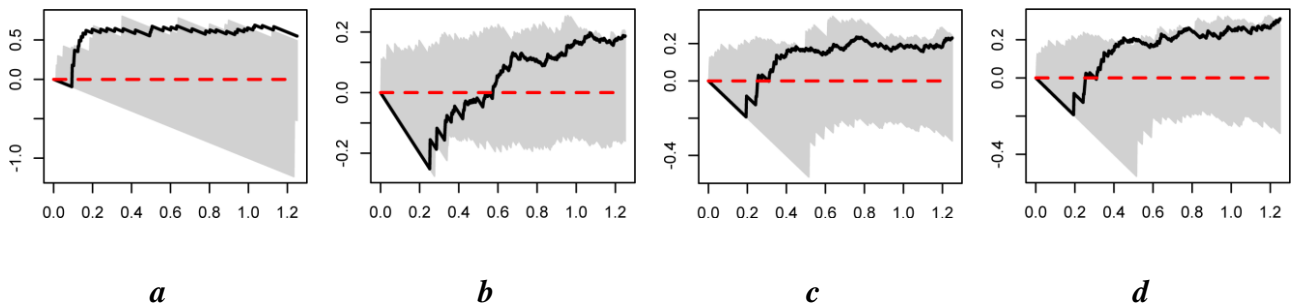
*a**b**c**d*

**Рис. 46.** Типы поведения функции Рипли ЦПЗ *Artemisia taurica*

*a* - прегенеративные особи *b* - генеративные особи *c* - генеративные и прегенеративные  
особи *d* - особи без учета возрастных состояний



**Рис. 47.** Карта – схема локальной плотности ЦП4 *Artemisia taurica*  
(Черные точки-генеративные особи, голубые точки – прегенеративные особи)



**Рис. 48.** Типы поведения функции Рипли ЦП4 *Artemisia taurica*

*a* - прегенеративные особи *b* - генеративные особи *c* - генеративные и прегенеративные особи *d* - особи без учета возрастных состояний

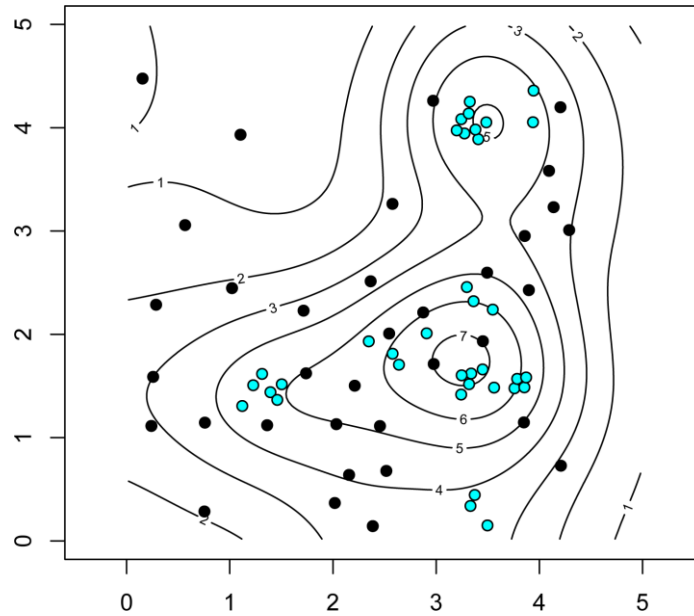


Рис. 49. Карта – схема локальной плотности ЦП5 *Artemisia taurica*  
(Черные точки-генеративные особи, голубые точки – прегенеративные особи)

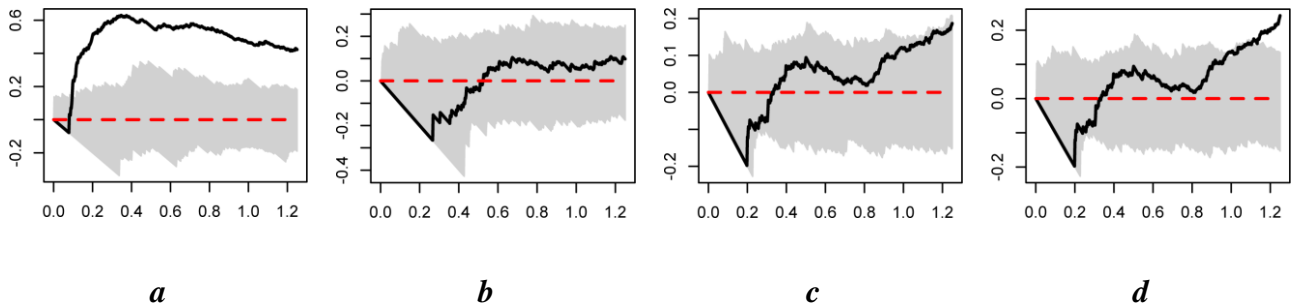


Рис. 50. Типы поведения функции Рипли ЦП5 *Artemisia taurica*  
*a* - прегенеративные особи *b* - генеративные особи *c* - генеративные и прегенеративные  
особи *d* - особи без учета возрастных состояний

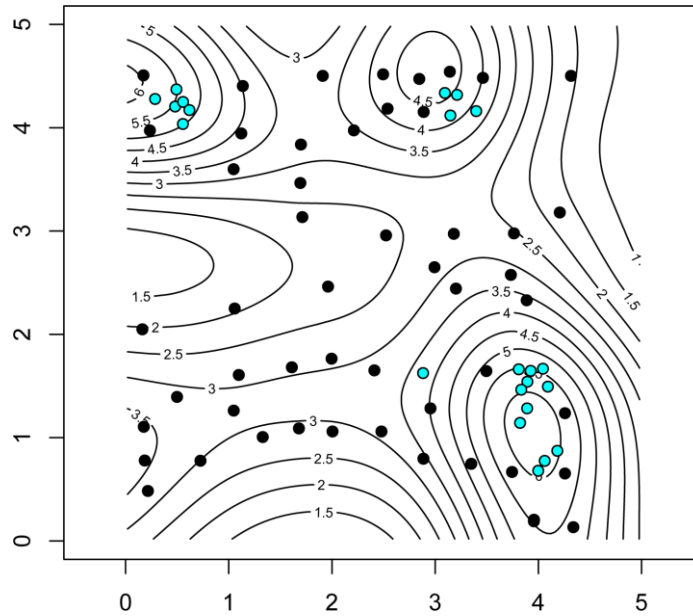


Рис. 51. Карта – схема локальной плотности ЦП6 *Artemisia taurica*  
(Черные точки-генеративные особи, голубые точки – прегенеративные особи)

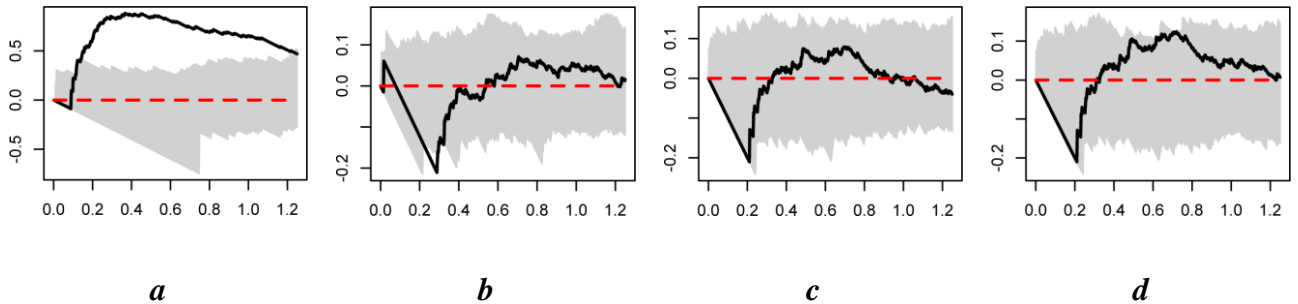
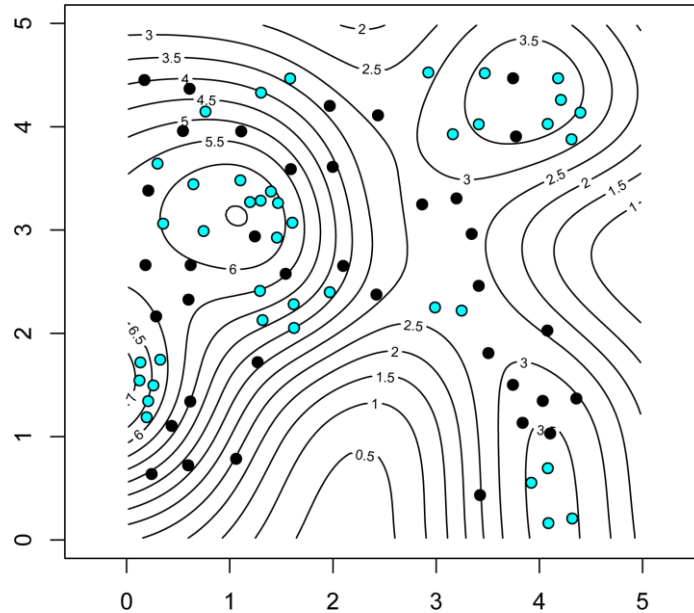
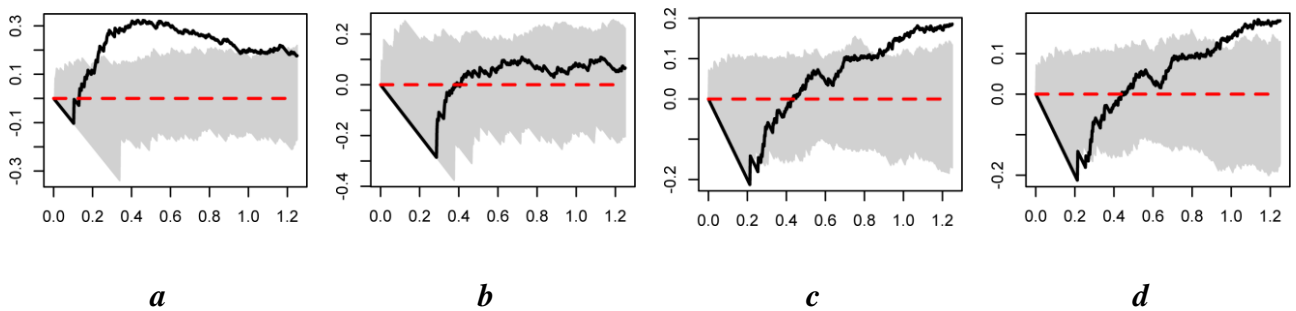


Рис. 52. Типы поведения функции Рипли ЦП6 *Artemisia taurica*

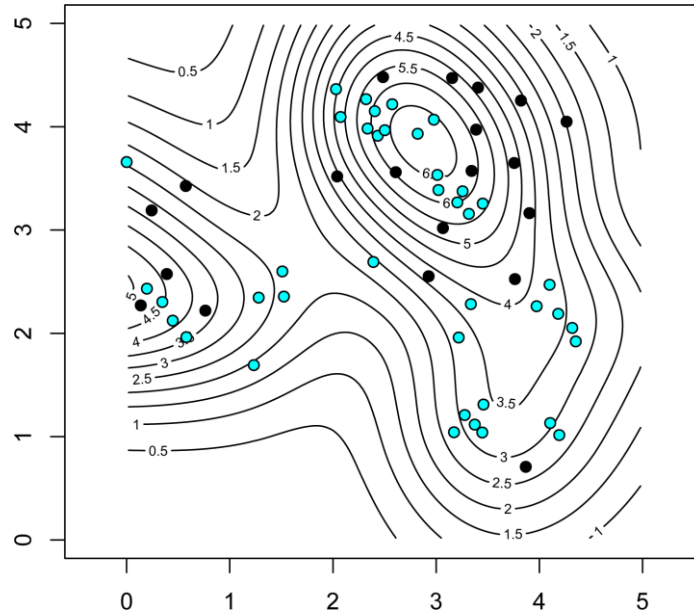
*a* - прегенеративные особи *b* - генеративные особи *c* - генеративные и прегенеративные особи *d* - особи без учета возрастных состояний



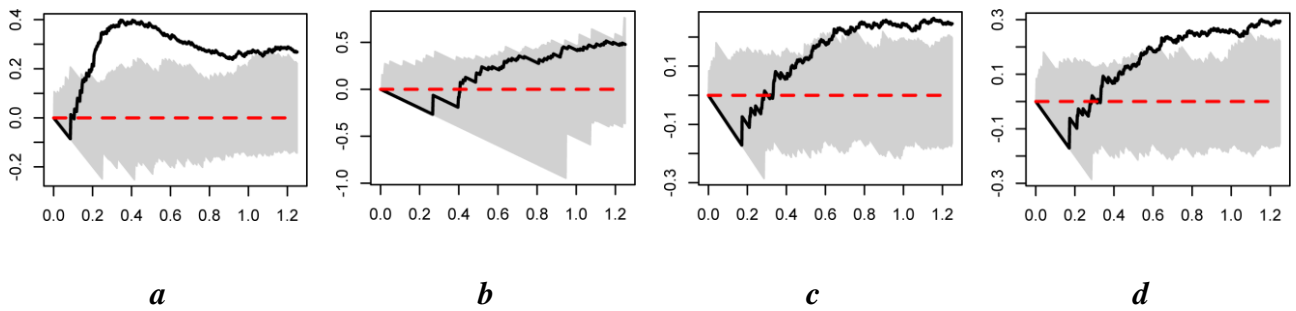
**Рис. 53.** Карта – схема локальной плотности ЦП7 *Artemisia taurica*  
(Черные точки-генеративные особи, голубые точки – прегенеративные особи)



**Рис. 54.** Типы поведения функции Рипли ЦП7 *Artemisia taurica*  
*a* - прегенеративные особи *b* - генеративные особи *c* - генеративные и прегенеративные  
особи *d* - особи без учета возрастных состояний



**Рис. 55.** Карта – схема локальной плотности ЦП8 *Artemisia taurica*  
(Черные точки-генеративные особи, голубые точки – прегенеративные особи)



**Рис. 56.** Типы поведения функции Рипли ЦП8 *Artemisia taurica*

*a* - прегенеративные особи *b* - генеративные особи *c* - генеративные и прегенеративные особи *d* - особи без учета возрастных состояний

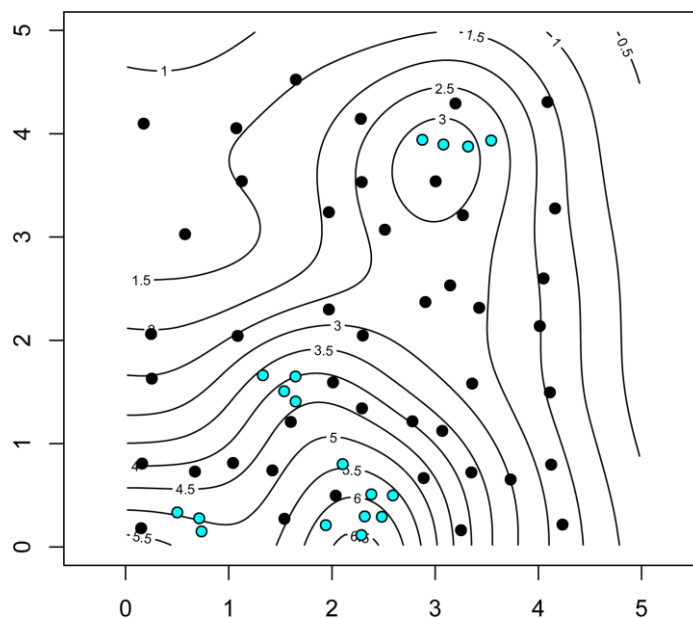


Рис. 57. Карта – схема локальной плотности ЦП9 *Artemisia taurica*  
(Черные точки-генеративные особи, голубые точки – прегенеративные особи)

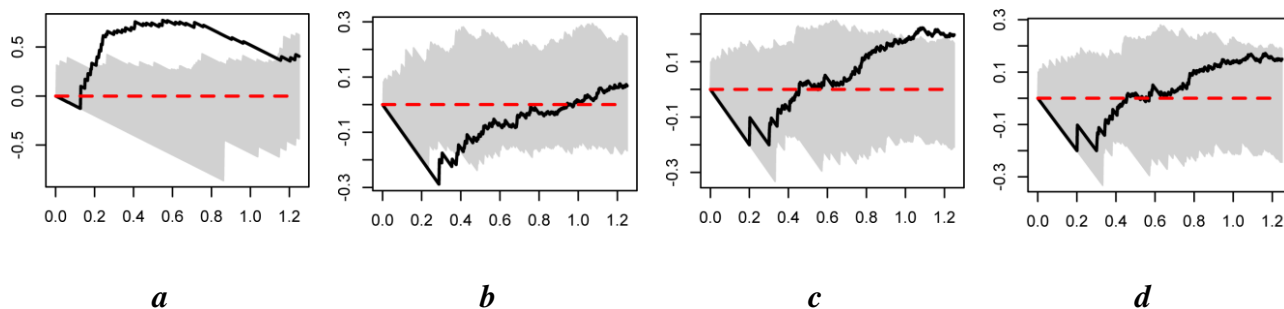


Рис. 58. Типы поведения функции Рипли ЦП9 *Artemisia taurica*  
*a* - прегенеративные особи *b* - генеративные особи *c* - генеративные и прегенеративные  
особи *d* - особи без учета возрастных состояний



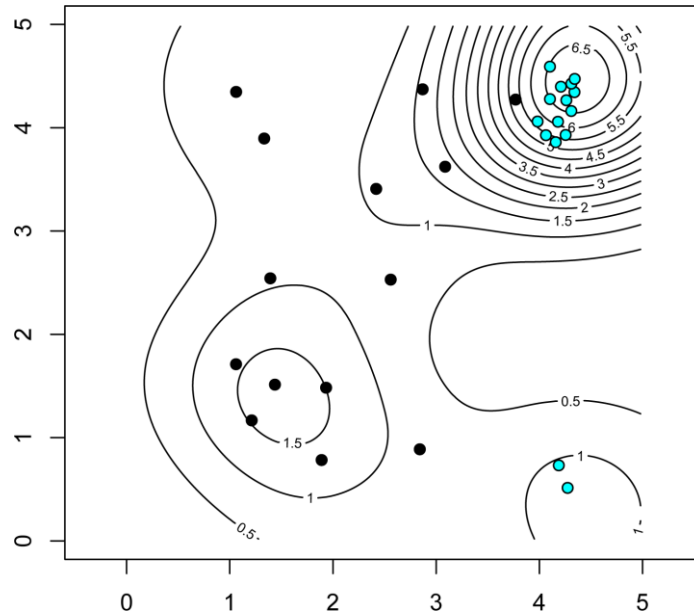


Рис. 59. Карта – схема локальной плотности ЦП10 *Artemisia taurica*  
(Черные точки-генеративные особи, голубые точки – прегенеративные особи)

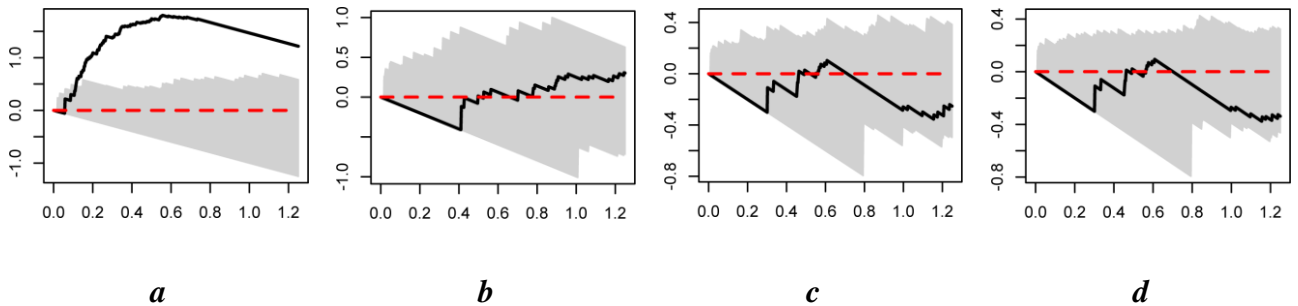


Рис. 60. Типы поведения функции Рипли ЦП10 *Artemisia taurica*

*a* - прегенеративные особи *b* - генеративные особи *c* - генеративные и прегенеративные особи *d* - особи без учета возрастных состояний