

МИНИСТЕРСТВО ОБРАЗОВАНИЯ И НАУКИ РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ
ФГАОУ ВПО «КАЗАНСКИЙ (ПРИВОЛЖСКИЙ) ФЕДЕРАЛЬНЫЙ УНИВЕРСИТЕТ»

Институт фундаментальной медицины и биологии

Кафедра биоэкологии

Рамазанова Фирюза Зиннуровна

**ЦЕНОПОПУЛЯЦИИ ЖИВУЧКИ ПОЛЗУЧЕЙ (*AJUGA REPTANS L.*) В
МЕСТООБИТАНИЯХ С РАЗЛИЧНОЙ СТЕПЕНЬЮ АНТРОПОГЕННОЙ
НАГРУЗКИ (НА ПРИМЕРЕ ЛЕСОПАРКА «ЛЕБЯЖЬЕ» И ГПКЗ
«БАЛТАСИНСКИЙ» РТ)**

Выпускная квалификационная работа

Работа завершена

_____ 2014 г.

Ф.З. Рамазанова

Рекомендуется к защите:

Научный руководитель,

к.б.н, доцент

_____ 2014 г.

К.К. Ибрагимова

Допускается к защите:

Заведующий кафедрой,

Профессор

_____ 2014 г.

И.И. Рахимов

Казань - 2014

ОГЛАВЛЕНИЕ

| | |
|---|----|
| ВВЕДЕНИЕ..... | 3 |
| ГЛАВА 1. <i>AJUGA REPTANS L.</i> – ОБЪЕКТ ИЗУЧЕНИЯ ПОПУЛЯЦИОННОЙ ЭКОЛОГИИ..... | 5 |
| 1.1. Характеристика вида..... | 5 |
| 1.2. Изученность вида..... | 7 |
| 1.3. Основные положения популяционной экологии..... | 9 |
| ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА..... | 17 |
| 2.1. Физико-географическая характеристика территории исследования..... | 17 |
| 2.2. Методы исследований..... | 24 |
| ГЛАВА 3. ЭКОЛОГО-ФИТОЦЕНОТИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ МЕСТООБИТАНИЙ <i>AJUGA REPTANS L.</i> | 27 |
| 3.1. Фитоценотическая характеристика исследованных местообитаний..... | 27 |
| 3.2. Экологическая характеристика местообитаний..... | 41 |
| 3.3. Экологическая валентность вида..... | 46 |
| ГЛАВА 4. ДЕМОГРАФИЧЕСКИЕ ПОКАЗАТЕЛИ И ОНТОГЕНЕТИЧЕСКИЕ СПЕКТРЫ ИЗУЧЕННЫХ ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ..... | 51 |
| ЗАКЛЮЧЕНИЕ И ВЫВОДЫ..... | 61 |
| СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ..... | 63 |
| ПРИЛОЖЕНИЯ..... | 69 |

ВВЕДЕНИЕ

Биосфера (или «область существования живого вещества» по В.И. Вернадскому, 1965) нашей планеты сформировалась и функционирует благодаря деятельности живых организмов, общую совокупность которых принято называть биологическим разнообразием. В настоящее время описано около 2 млн. видов из приблизительно 10-100 млн. видов, обитающих на планете (Красная книга РТ, 2006).

Биологическое разнообразие – вариабельность живых организмов из всех источников, включая, среди прочего, наземные, морские и иные водные экосистемы и экологические комплексы, частью которых они являются; это понятие включает в себя разнообразие в рамках вида, между видами и разнообразие экосистем (определение Конвенции о биологическом разнообразии, 1992; электронный ресурс: http://www.un.org/ru/documents/decl_conv/conventions/biodiv.shtml). Это определение стало официальным определением с точки зрения буквы закона, поскольку вошло в конвенцию ООН по вопросам биоразнообразия, которая принята всеми странами Земли, за исключением Андорры, Брунея, Ватикана, Ирака, Сомали и США.

Ведущая роль в биосфере принадлежит продуцентам, автотрофным организмам, производящим органическое вещество из неорганического. В основном, это зеленые растения.

В последние десятилетия преобразующая деятельность человека достигла таких масштабов, что ее влияние на окружающую среду оказалось глобальным. К числу современных глобальных процессов относится и сокращение биоразнообразия.

В нашу эпоху особенно острыми становится проблема охраны флоры и растительности. В настоящее время в связи с освоением новых земель все меньше остается участков с естественной растительностью. В результате этого

исчезают места обитания многих дикорастущих видов. Идет обеднение видового состава флоры на всем земном шаре.

В России произрастает около 18 тыс. видов сосудистых растений, из которых 4 тыс. видов стали редкими и исчезающими. В первое издание «Красной книги СССР» (1978) было занесено 444 вида, во второе (1984) – 603 вида сосудистых растений, требующих специальной охраны.

Объект нашего изучения *Ajuga reptans* L. – редкое растение, было включено в Красную книгу Республики Татарстан в 1995 году, в новой редакции Красной книги включено в дополнительный список уязвимых таксонов, требующих наблюдения и изучения.

Актуальность данного исследования состоит в необходимости подробного изучения вида *A. reptans* L. и состояния их популяций на территории Республики Татарстан для разработки методов их охраны с целью сохранения биоразнообразия. Развитие сети особо охраняемых территорий, которые противостоят нарастающему антропогенному прессу, дает возможность сохранения редких и исчезающих растений в естественных сообществах.

Цель работы: оценка состояния ценологических популяций живучки ползучей (*Ajuga reptans* L.) в зоне рекреационного использования и на территории государственного природного комплексного заказника.

Задачи: изучить экологическую и фитоценологическую приуроченность вида; определить биометрические показатели особей *A. reptans* L., произрастающих в условиях с различной антропогенной нагрузкой; определить демографические показатели ценологических популяций, построить онтогенетические спектры и охарактеризовать их.

ГЛАВА 1. *AJUGA REPTANS L.* – ОБЪЕКТ ИЗУЧЕНИЯ ПОПУЛЯЦИОННОЙ ЭКОЛОГИИ

1.1. Характеристика вида

Живучка ползучая (*Ajuga reptans L.*) – вид из рода живучка (*Ajuga*), семейства Яснотковые (*Lamiaceae*), или Губоцветные (*Labiatae*), класс двудольные (*Dicotyledones*).

Ajuga reptans L. – многолетнее травянистое растение. Вид полиморфный, у растений могут в значительной степени отличаться опушение, стелющиеся побеги (у некоторых растений могут отсутствовать), время цветения, окраска листьев (имеются краснолистные формы) и венчика (Губанов и др., 2004).

Листья мягкие, лопатчатые (овальные), с волнистыми выемчатыми и коротко-зубчатыми краями; коротко опушенные или с двух сторон или только сверху. Прикорневые листья собраны в розетки высотой до 8 см, из которых растут длинные ползучие укореняющиеся побеги (усы), из-за которых растение и получило свой видовой эпитет (Все растения мира, 2006).

Весной из-под розеток начинают расти четырехгранные цветоносные стебли высотой до 35 см; стебли опушены с двух сторон или опушение стеблей может отсутствовать. Листья в розетках – с длинными черешками, листья на стеблях – сидячие; прицветные листья – яйцевидные, цельные, нижние длиннее цветков, верхние короче. Розеточные листья у *A. reptans L.*, в отличие от некоторых других видов этого рода, во время цветения сохраняются, не засыхают (Губанов и др., 2004).

Соцветия колосовидные. Цветки двугубые, находятся в пазухах листьев, собраны в мутовках по 6-8 штук. Чашечка опушенная, длиной до 7 мм, колокольчатая, с пятью треугольными зубцами. Венчик зигоморфный, двугубый, с волосистым кольцом в нижней части трубки, с двулопастной очень короткой верхней губой и трехлопастной нижней (при этом средняя лопасть в два раза длиннее и в три-четыре раза шире боковых); длина венчика – 12-17 мм, снаружи он опушенный; может быть синим, пурпурным, голубым; изредка

встречаются также розовые и белые венчики. После цветения венчик не опадает, остается при плодах. Тычинок четыре, они собраны под верхней губой; поскольку эта губа развита слабо, функцию защиты пыльников от дождя частично выполняют верхние прицветные листья. Опыление происходит с помощью пчел; в условиях затяжных дождей может происходить самоопыление в мелких закрытых цветках. Растение имеет короткое корневище и длинные ползучие укореняющиеся побеги (Животные и растения, 2007).

В условиях Средней России растение цветет в апреле-июле, плоды созревают в июне-августе. Плод – округлый светло-бурый многоорешек, распадающийся на четыре орешковидные доли длиной около 2,5 мм (Маевский, 2006).

Размножается *A. reptans* L. семенным и вегетативным путем, отличается высокой вегетативной подвижностью. Вегетативное размножение осуществляется с помощью надземных столонов. Каждый дочерний побег растет сначала как надземный горизонтальный, удлиненный; к середине июля его верхушка укореняется, а терминальная точка роста принимает вертикальное положение. В течение июля и августа на вертикальной части стебля образуется розетка зеленых листьев, а в верхушечной открытой почке закладывается соцветие будущего года. К осени горизонтальный стебель отмирает, розеточные листья сохраняются зелеными до весны. В начале мая верхушечная почка начинает расти, в конце мая образуется цветоносный побег, происходит цветение и плодоношение. Чуть позже верхушечкой трогаются в рост пазушные почки розеточных листьев, дающие столоновидные побеги. В неблагоприятных условиях побеги могут находиться в состоянии вегетативной розетки 2-3 года, а затем переходить к образованию соцветия. У растения может наблюдаться вторичное цветение из побегов, которые должны были бы развиваться на следующий год (Цвелев, 1981).

Плоды видов живучки и яснотки имеют различным образом устроенные придатки, служащие пищей муравьям. Им свойствен так называемый мирмекохорный способ распространения (Все растения мира, 2006).

Ареал вида охватывает практически всю Европу, включая европейскую часть России и Кавказ. *A. reptans* L. также встречается за пределами нашей страны – в Скандинавии, Средней и Атлантической Европе, Малой Азии, Иране, а из стран Северной Африки – в Алжире и Тунисе и как заносный вид – в Северной Америке. Растение обычно для лесов, в первую очередь лиственных, встречается на полянах и опушках, по влажным лугам, в зарослях кустарников. На Кавказе растет до среднего горного пояса (Лесные травянистые растения, 1988).

В Республике Татарстан *A. reptans* L. произрастает в Зеленодольском, Лаишевском, Арском, Кукморском, Нижнекамском, Балтасинском, Сабинском районах. Лимитирующим фактором является в основном хозяйственная деятельность человека, нарушение местообитания и пренебрежительное отношение к виду и экосистеме. Причиной сокращения популяции *A. reptans* L. является массовое искоренение, как лекарственного растения при промышленных заготовках и сборе населением (Красная книга РТ, 1995).

К мерам охраны следует отнести наблюдение за имеющимися популяциями, сохранение местообитаний, где встречается уязвимый вид, установление заповедного режима в местах его массового произрастания, а также возможность введения в культуру.

Охраняется на территории Волжско-Камского государственного заповедника, памятников природы – Истоки Казанки, Мешебашское лесничество (Красная книга РТ, 1995).

1.2. Изученность вида

Рассмотрев литературные данные, мы можем сказать, что вид *A. reptans* L. хорошо изучен с точки зрения физиологических процессов протекающих в ходе

жизнедеятельности растения. В работе «Состояние пигментного аппарата зимне- и летнезеленых листьев теневыносливого растения *Ajuga reptans L.*» (Дымова и др., 2010) были изучены содержания и соотношения фотосинтетических пигментов, активность функционирования виолаксантинового цикла у перезимовавших и вновь сформировавшихся листьев растений *A. reptans L.* из затененных и освещенных местообитаний. В целом, полученные данные свидетельствуют о высоком адаптивном потенциале пигментного аппарата живучки ползучей, позволяющем теневыносливому растению занимать местообитания с различным световым режимом.

Целью работы «Альтернативное (цианидустойчивое) дыхание в листьях теневыносливого растения *Ajuga reptans L.*» (Головко, Пыстина, 2001) было выяснение физиологической роли и механизмов регуляции альтернативного пути дыхания в листьях теневыносливого растения *A. reptans L.*, представителя неморального флористического комплекса в подзоне средней тайги.

Работа «Морфофизиологическая и популяционная адаптация *Ajuga reptans L.* на северной границе ареала» (Тетерюк, Дымова, Головко, 2001) отличается тем, что в ходе исследования были выявлены адаптации на клеточном, организменном, популяционном и биоценотическом уровнях. Таким образом, сохранение и выживание вида на границе ареала обеспечивали физиологическая пластичность, устойчивость к действию пониженных температур, способность к поливариантности онтогенетического развития.

В статье «Динамика содержания экидистероидов у *Ajuga reptans L.* на северной границе ее ареала» (Алексеева, Тетерюк, 1998) описывается исследование по изучению состава и содержания экидистероидов у вегетирующих розеток и генеративных растений *A. reptans L.* Результаты показали, что экологические условия произрастания вида влияют не только на морфологические характеристики растений, но и на содержание экидистероидов в различных органах.

Онтогенез *A. reptans* L. был хорошо изучен и представлен во 2 томе Онтогенетического атласа лекарственных растений (Жукова, 2000), на основе которого нами были выделены онтогенетические состояния растения.

Также *A. reptans* L. используется в садоводстве и как ранневесеннее красивоцветущее, и как почвопокровное растение. Выведено довольно большое число сортов. В современном цветоводстве чаще используются сорта с зелеными, бордовыми и пестроокрашенными листьями, и приятными для взгляда с некоторого расстояния мелкими белыми, розовыми и сине-голубыми цветами (Все растения мира, 2006).

1.3. Основные положения популяционной экологии

Вплоть до настоящего времени нет четкого определения понятия «популяция», которое бы удовлетворяло потребностям различных биологических направлений. Причиной этого является то, что генетики в понятие «популяция» вкладывают свой конкретный смысл (как совокупность свободно скрещивающихся особей), систематики подходят с позиций морфофункционального единства, биогеографы – с позиций исторически обособленной группы организмов, характерной для конкретного ландшафта или группы ландшафтов. В настоящее время в биологии благодаря разностороннему изучению популяций сформировалось общесистемное представление о ней и следующих ее признаках: 1) состоит из особей одного вида; 2) занимает определенную территорию; 3) имеет некоторую генетическую структуру и неоднородна в генетическом отношении; 4) способна к эволюции вследствие перестройки генетической структуры; 5) способна к самостоятельному существованию и поддержанию численности в течение более или менее длительного времени благодаря чередованию сменяющих друг друга поколений; 6) характеризуется связями вероятностно-статистического типа (Восточноевропейские леса..., 2004).

Н. П. Наумов (1963) выделил три типа популяций: географические, экологические и элементарные (каждая из них соответствует определенной территории земной поверхности). Географическая популяция охватывает совокупность особей на крупной территории, на которой могут располагаться несколько биогеоценозов. Размеры такой географической популяции могут варьировать от нескольких десятков квадратных метров, до сотен квадратных километров. Экологическая популяция обычно совпадает территориально с границами того или иного биогеоценоза либо связана с каким-то одним типом местообитания (вдоль ручьев, на вырубках, по опушкам, на пашне и т. д.). Обычно внутри экологической популяции выделяют элементарные популяции, иногда микропопуляции, например, при вегетативном размножении.

Фитоценологическое представление о ценопопуляции (ЦП) как совокупности особей одного вида в пределах ценоза было обосновано Т.А.Работновым (1950). Однако сам термин «ценопопуляция» был введен позже (Корчагин, 1964).

Возрастная (онтогенетическая) структура популяции зависит от способа размножения, от особенностей жизненного цикла и типа онтогенеза. Большой опыт выделения возрастных состояний растений накоплен ботаниками-демографами (Л.Б. Заугольной, О.В. Смирновой, Л.А. Жуковой, табл. 1).

Качественные признаки (диагнозы) онтогенетических состояний семенных растений достаточно универсальны и могут быть использованы при описании любых видов семенных растений (Диагнозы и ключи возрастных состояний..., 1980, 1987, 1989; Онтогенетический атлас лекарственных растений, 1997, 2000, 2003, 2004).

Проростки (всходы), р – смешанное питание (за счет веществ семени или семядолей и ассимиляции первых листьев); наличие морфологической связи с семенем и/или наличие семядолей; наличие зародышевых структур: семядолей, первичного (зародышевого) корня и побега.

Ювенильные, j – простота организации, несформированность признаков и свойств, присущих взрослому растению. Наличие листьев иной формы и расположения на побеге, чем у взрослых особей; иной тип нарастания и ветвления или отсутствие ветвления в побеговой сфере; возможно изменение типа корневой системы. Сохранение некоторых зародышевых структур: первичных корня и побега. Потеря связи с семенем (семя исчерпало запасы и семенная кожура засохла), как правило, отсутствие семядолей – их запасы использованы целиком, семядоли засыхают и опадают.

Имматурные (прематурные), im – наличие свойств и признаков, переходных от ювенильных к взрослым: развитие листьев и корневой системы переходного типа; появление некоторых признаков взрослого растения в структуре побегов (например, смена типа нарастания, начало ветвления, появление плагиотропных побегов и прочее). Сохранение отдельных элементов первичного побега.

Виргинильные (молодые и взрослые вегетативные), v – появление основных черт типичной для вида жизненной формы. Растение имеет характерные для вида взрослые листья, побеги и корневую систему. Генеративные органы отсутствуют.

Молодые генеративные, $g1$ – появление генеративных органов, Преобладание процессов новообразования над отмиранием, проявляющееся в разных формах. Окончательное формирование взрослых структур.

Средневозрастные генеративные, $g2$ – уравнивание процессов новообразования и отмирания. Максимальные размеры и биомасса, максимальный ежегодный прирост биомассы, максимальное число генеративных органов (максимальная семенная продуктивность).

Старые генеративные, $g3$ – преобладание процессов отмирания над процессами новообразования: резкое снижение генеративной функции, ослабление процессов побего- и корнеобразования. В некоторых случаях –

упрощение жизненной формы, которое проявляется, в частности, в потере способности образования побегов разрастания.

Субсенильные (старые вегетативные), ss – отсутствие генеративных органов (возможно наличие скрытогенеративных побегов), значительное преобладание процессов отмирания над процессами новообразования, возможно – упрощение жизненной формы, проявляющееся в смене способа нарастания побега или в потере способности к ветвлению; появление листьев переходного (имматурного) типа.

Сенильные, s – накопление отмерших (прекративших рост и разрушающихся) частей растения, предельное упрощение жизненной формы; вторичное появление некоторых ювенильных черт (форма листьев, характер побегов и др.). В некоторых случаях – полное отсутствие почек возобновления и других новообразований.

Таблица 1

Периодизация онтогенеза цветковых растений
(по Л.А.Жуковой, 1987)

| Период | Возрастная стадия | Условное обозначение |
|-------------------|-------------------------|----------------------|
| I. Латентный | 1. Семена | Sm |
| II. Виргинильный | 2. Проростки | P |
| | 3. Ювенильные | J |
| | 4. Имматурные | Im |
| | 5. Виргинильные | V |
| III. Генеративный | 6. Молодые генеративные | g1 |
| | 7. Средние генеративные | g2 |
| | 8. Старые генеративные | g3 |
| IV. Сенильный | 9. Субсенильные | Ss |
| | 10. Сенильные | S |
| | 11.Отмирающие | Sc |

В популяционной биологии растений особь, возникшая из семени, и все ее вегетативное потомство называется «генета», особь вегетативного происхождения – «рамета». Иногда раметой называют относительно самостоятельное структурное образование, входящее в физически целостную особь и потенциально способное к самостоятельной жизни (например, парциальный куст в системе парциальных кустов у черники или лещины) (Сохранение и восстановление биоразнообразия, 2002).

Для характеристики онтогенетических состояний особей используются количественные показатели: размеры, биомасса отдельных частей и особи в целом. Биометрические показатели дают возможность оценить изменения ростовых процессов и интенсивность физиологических процессов.

Возрастное или онтогенетическое состояние особи – это определенный этап онтогенеза растения, характеризующейся наличием ряда индикаторных морфологических и биологических признаков, в частности, определенным положением особи в пространстве и особыми взаимоотношениями со средой. Онтогенетические изменения проявляются в изменении, как структуры (морфы), так и функции организма. Индикаторами онтогенетических состояний при ценопопуляционных исследованиях являются, главным образом, морфологические изменения, коррективно связанные с изменениями анатомическими, физиологическими, биохимическими (Глотов, 1998).

Т.А. Работнов (1950) предложил различать три типа ценопопуляций: инвазионный, нормальный и регрессивный, соответствующие крупным этапам развития ценопопуляции: возникновению, полному развитию и угасанию. Инвазионная ценопопуляция – это ценопопуляция еще не способная к самоподдержанию и зависящая от запаса зачатков извне, состоящая преимущественно из молодых (прегенеративных) особей.

Нормальная ценопопуляция – это ценопопуляция, не зависящая от запаса зачатков извне, то есть способная к самоподдержанию семенным или вегетативным путем, либо тем или другим вместе (Уранов, 1975).

Регрессивная ценопопуляция – уже потерявшая способность к самоподдержанию как семенным, так и вегетативным путем (Уранов, Смирнова, 1969), следовательно, зависимая от заноса семян извне.

Распределение особей популяции по онтогенетическим состояниям, выраженное в процентах, представляет собой онтогенетический спектр, который характеризует онтогенетическую структуру ценопопуляции.

Экологические шкалы (Миркин и др., 1989) – это балловые таблицы характеристик экологии видов, на основе которых проводится оценка условий среды. Наиболее популярными в геоботанических исследованиях европейской части России являются отечественные экологические шкалы Л.Г.Раменского (Раменский и др., 1956) и Д.Н. Цыганова (1983), а также европейские шкалы Г.Элленберга (Ellenberg, 1974, 1996) и Э. Ландольта (Landolt, 1977).

Таблица 2

Основные признаки экологических шкал

| Признаки | Экологические шкалы | | | |
|-------------------|---------------------|--------------------|-------------------|------------------|
| | Раменский, 1956 | Элленберг, 1974 | Ландольт, 1977 | Цыганов, 1983 |
| Общее число видов | 1419 | 2494 | 3411 | 2304 |
| Число шкал | 5 | 6 | 8 | 10 |
| Тип шкал | диапазонные | точечные | точечные | диапазонные |

Балловые оценки рассчитываются для каждого геоботанического описания. При использовании точечных шкал итоговая балловая оценка по некоторому фактору вычисляется как среднее значение из балловых оценок всех видов по этому фактору, взвешенное на обилие видов. По диапазонным экологическим шкалам расчет может осуществляться следующими способами: 1) экстремальных границ, 2) пересечения большинства интервалов, 3) средневзвешенной середины интервала. Два первых способа используются при расчетах по шкалам Раменского, а третий – по шкалам Цыганова (Ценофонд

лесов Европейской России, электронный ресурс:
<http://cepl.rssi.ru/bio/flora/ecoscale.htm>).

Для оценки экологических параметров местообитаний в лесных сообществах в настоящее время широко используются амплитудные шкалы Д.Н. Цыганова (1983), содержащие информацию по 10 факторам для 2304 видов сосудистых растений. На основе обработки флористических списков ценопопуляций видов, входящих в фитоценозы, можно получить характеристики экологических режимов по следующим шкалам: Тm – термоклиматической, Кп – континентальности климата, Ом – омброклиматической аридности-гумидности, Ср – криоклиматической, Hd – увлажнения почвы, Tr – солевого режима почв, Nt – богатства почв азотом, Rc – кислотности почв, fH – переменности увлажнения, Lc – освещенности-затенения (Жукова, 2010).

Экологическая ниша – это положение вида, которое он занимает в общей системе биоценозов, которое определяется функциональными связями вида, его пространственным расположением и требованиями к абиотическим факторам среды (Словарь-справочник терминов по экологии..., 2012). По Ю.Одуму (1986), «экологическая ниша – это не только физическое пространство, занимаемое организмом, но и функциональная роль организма в сообществе (его трофическое положение) и его место относительно градиентов внешних факторов – температуры, влажности, рН почвы и др.».

Термин экологическая ниша предложил в 1917 г. Дж. Гриннелл для характеристики пространственного распределения внутривидовых экологических группировок.

Разделение экологических ниш у видов одного типа питания никогда не бывает полным, их ниши пересекаются. Пересекаются распределения видов растений на градиентах ведущих факторов – увлажнения, засоления, освещенности и др. Пересечение экологических ниш является причиной конкуренции, которая, в свою очередь, влияет на размер экологических ниш

видов. Это позволило Дж. Э. Хатчинсону (1957, 1965) различать два варианта ниши – фундаментальную (теоретически возможную нишу для вида при отсутствии конкуренции) и реализованную (то есть фактическую, в конкретных условиях) (Миркин, Наумова, 2011).

ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

2.1. Физико-географическая характеристика территории исследования

Республика Татарстан (РТ) занимает площадь 67838 км² и расположена в восточной части Восточно-Европейской равнины, у слияния рек Волги и Камы, на стыке Центральной России и Урало-Поволжья. Протяженность Республики с севера на юг – 290 км, с запада на восток – 460 км. Границы РТ очень извилисты, республика граничит на западе с Республикой Чувашия, а северо-западе – с Республикой Мари-Эл, на севере – с Кировской областью, на северо-востоке – с Удмуртской Республикой, на востоке – с Республикой Башкортостан, на юго-востоке с Оренбургской областью, на юге – с Самарской и Ульяновской областями (Гайсин, 1998).

Долинами Волги и Камы территория республики четко делится на основные физико-географические части. К югу и западу от Волги лежит Предволжье (9460 км²). К востоку от Волги и к югу от Камы лежит самая большая часть РТ – Закамье (36400 км²). Река Шешма делит Закамье на Западное низинное и Восточное возвышенное Закамье. К северу от Волги и Камы лежит Заказанье или Предкамье. Река Вятка делит Предкамье на Западное и Восточное Предкамье (Мустафин, 1994; Гайсин, 1998).

Климат Республики умеренно-континентальный, с существенным проявлением морских влияний. При этом степень континентальности меняется в различные годы. Характерны теплое лето и умеренно холодная зима (Колобов, 1968).

Более 16% территории республики покрыто лесами, состоящими из деревьев преимущественно лиственных пород (дуб, липа, береза, осина), хвойные породы представлены сосной и елью (Атлас РТ, 2005).

Характерным для территории республики является наличие границ крупных единиц районирования практически по всем основным ландшафтообразующим компонентам.

В широтном направлении здесь проходит изолиния гидротермического коэффициента теплого времени года (май-сентябрь), равного единице, определяющая деление территории по климатическим условиям на лесную, достаточно увлажненную зону, и лесостепную зону, испытывающую дефицит увлажнения (Бакин и др., 2000).

В соответствии с почвенно-географическим районированием по территории проходит граница между бореальным и суббореальным почвенным поясом. Сюда заходят Среднерусская провинция дерново-подзолистых среднегумусированных почв, Вятско-Камская провинция дерново-подзолистых высокогумусированных почв, Среднерусская провинция серых лесных почв, Прикамская провинция серых лесных почв. Среднерусская лесостепная провинция оподзоленных, выщелоченных и типичных среднегумусных и тучных мощных черноземов и серых лесных почв и Заволжская лесостепная провинция оподзоленных, выщелоченных и типичных тучных среднемощных черноземов (Бакин и др., 2000).

В соответствии с ботанико-географическим районированием по территории проходят зональные границы подтаежных широколиственно-еловых лесов, широколиственных лесов и луговых степей. По рабочему флористическому районированию, принятому во «Флоре европейской части СССР», по территории проходит южная граница Волжско-Камского, северная и восточная границы Волжско-Донского и северная и западная границы Заволжского флористических районов.

Территория лесопарка «Лебяжье» и территория ГПКЗ «Балтасинский», где проводились исследования, относятся к Волжско-Вятскому возвышенно-равнинному региону темнохвойно-широколиственных неморально травяных лесов с фрагментами южнотаежных елово-пихтовых и сосново-еловых зеленомошных лесов (Бакин и др., 2000). Регион расположен к северу от Камы, занимает водоразделы Волги, Вятки и Камы и входит в состав возвышенности Западного Предкамья, нередко именуемой Кукморской. Максимальные

отметки Вятско-Волжского водораздела близ правобережья Вятки 200-250 м.

Климат региона умеренно континентальный с холодной зимой и теплым летом. Среднегодовая температура $+2,3^{\circ}\text{C}$, средняя температура января $-3,9^{\circ}\text{C}$ (минимальная до $-52,0^{\circ}\text{C}$), июля $+19,0^{\circ}\text{C}$. Средняя высота снежного покрова 30-40 см. Атмосферных осадков в среднем выпадает 403-509 мм (максимум осадков в Западно-Казанском ландшафтном районе – более 600 мм). Гидротермический коэффициент составляет 1,3-1,4.

Почвенный покров представлен дерново-подзолистыми (20,7%), серыми лесными (63,9%), пойменными (10,6%), болотными и полуболотными (1,9%) почвами; на долю обнаженных склонов и оврагов приходится 2,9% общей площади (Бакин и др., 2000).

Из городских территорий в геоботаническом плане наиболее изученным является лесопарк «Лебяжье». Он расположен в западной части города Казани.

Городское лесопарковое хозяйство состоит из нескольких лесных массивов, основным из которых является лесопарк «Лебяжье», занимающий площадь 3729 га территории Кировского района г. Казани. Около 16% всей территории занято постройками различного назначения, дорогами, гарями и пустырями, примерно 70% его территории приходится на леса (Государственный доклад..., 2007). Хорошая обеспеченность транспортом обуславливает высокую посещаемость этого лесного массива практически целый год.

В 1970-1980-х гг. здесь были проведены исследования, посвященные изучению флоры и растительности лесопарка, по общепринятым геоботаническим методикам (маршрутные описания, заложение геоботанических площадок), проведен систематический и формационный анализ, анализ по различным экологическим характеристикам. На основе маршрутов и визуального учета были составлены список редких и охраняемых растений РТ, картосхемы с указанием кварталов и точек нахождения редких видов, с учетом их обилия по 3-балльной шкале (единично встречаемые; часто

встречаемые и обильно произрастающие), для некоторых редких видов были проведены популяционно-онтогенетические исследования. Кроме того, собирался обширный материал по изучению лишайников и мхов. Были выделены следующие ассоциации: сосняки чернично-мшистые с ландышем, бруснично-мшистые, вейниковые, ландышевые, разнотравные, фрагментами на юге (около ст. Юдино и оз. Карьер) сосняки сухие лишайниково-мшистые; вдоль железной дороги сосняки остепненные. Отмечено широкое распространение березы, которая в значительном количестве присутствует почти во всех сосновых древостоях, выделены сосняки осоково-снытевый с березой, сосняки разнотравные с березой, березняки осоково-снытевые с осинкой, липняки осоково-снытевые с березой; фрагментами отмечена ель в сосняках чернично-мшистых и липняках осоково-снытевых. Описывались злаково-разнотравные и осоково-разнотравные луга, водно-болотная растительность вокруг водоемов. На основе изученного материала было выявлено 412 видов высших сосудистых растений, представляющих 230 родов и 66 семейств, кроме того, в лесопарке отмечалось 55 видов мхов и лишайников. В составе флоры высших сосудистых растений насчитывалось 2 вида плаунов (*Lycopodium clavatum*, *L. complanatum*), 5 видов хвощевидных, 4 вида папоротниковидных, 4 вида голосеменных и 397 видов покрытосеменных растений. Всего было выявлено 29 видов редких и охраняемых видов растений, среди них ландыш майский, ортилия однобокая, можжевельник обыкновенный, медуница неясная, колокольчик персиколистный (Рогова, Фардеева, 1985).

Повторные исследования лесопарка «Лебяжье» проводились в течение 2000-2005 гг. На основе общепринятых геоботанических методик было сделано 84 описания различных растительных сообществ. Анализ фитоценозов показал, что на территории лесопарка выявлено около 6% условно-коренных типов лесных фитоценозов (среди них основными являются сосняки чернично- и бруснично-мшистые, сосняки лишайниково-мшистые и кислично-мшистые), 54% длительно-производные сообщества (сосняки ландышевые, вейниковые,

орляковые, сосново-липовые, липовые, дубово-липовые осоково-снытевые леса, заливные луга вокруг озер и т. д.) и 40% - это вторично-производные сообщества (березняки, осинники, осокорники, сосняки разнотравные с березой, разнотравно-сорные сообщества вдоль дорог и линии электропередач и т. д.) (Экология города Казани, 2005).

На территории лесопарка в настоящее время отмечается 399 видов высших сосудистых растений. В составе флоры насчитывается 1 вид плауновидных, 5 видов хвощевидных, 7 видов папоротниковидных, 5 видов голосеменных (единично была отмечена пихта). Покрытосеменных растений выявлено 382 вида, относящихся к 69 семействам и 245 родам (Бакин и др., 2000).

Во флоре лесопарка ведущими семействами являются сложноцветные, злаковые, осоковые, чуть меньше розоцветных и бобовых, в целом спектр ведущих семейств соответствует спектру ведущих семейств РТ. Наиболее богаты видами роды: осока – 22 вида; лютик, вероника, клевер, мятлик – 6-7 видов; по 5 видов – подмаренник, овсяница, фиалка, смолевка, звездчатка и т. д. (Бакин и др., 2000).

Флора любой территории, как правило, анализируется по различным экологическим характеристикам (жизненные формы, экологические и эколого-ценотические группы), на основе чего построены спектры жизненных форм, экологических и эколого-ценотических групп. В лесопарке преобладают травянистые многолетники (74,2%), которые составляют 2/3 от общего списка видов, среди них в основном гемикриптофиты (59%) и криптофиты (15,6%). Относительно мало отмечено одно- и двулетников – 14,8%. В лесопарке выявлено 20 видов деревьев и 17 видов кустарников. К наиболее часто встречаемым древесным и кустарниковым породам относятся сосна обыкновенная, береза повислая, липа сердцелистная, осина, тополь черный, клен остролистный, реже встречаются дуб черешчатый, ель финская, пихта сибирская, лиственница сибирская, ильм шершавый, тополь белый, клен ясенелистный. На территории лесопарка (2003- 2005 гг.) отмечено 30 видов

редких и охраняемых растений РТ, на долю которых приходится 7,5% от общего числа видов (Экология города Казани, 2005).

Согласно постановлению от 23 мая 1996 года № 412 Кабинета Министров Республики Татарстан Казанский городской лесопарк «Лебяжье» является особо охраняемой природной территорией местного значения (Государственный реестр..., 2007).

Территория государственного природного комплексного заказника «Балтасинский» расположена в пределах правобережной части бассейна р. Вятки. С юго-запада и на северо-восток поверхность расчленена широкой долиной реки Шошмы, правым притоком Вятки.

Характер рельефа типично равнинно-эрозионный. Здесь находится самый северный пункт Татарии с отметкой 188 м. Правые склоны, имеющие восточную экспозицию, сложены четвертичными рыхлыми суглинками, а они подвержены интенсивной овражной эрозии. Левые склоны крутые, имеют западную экспозицию и их слагают коренные, сравнительно твердые породы татарского яруса (доломитово-мергелистая толща). Эти склоны достаточно устойчивы к водной эрозии и поэтому овраги представляют лишь малые врезы типа промоин.

Господствуют светло-серые почвы, дерново-подзолистые, а по правобережью Шошмы – коричнево-серые и дерново-карбонатные. В среднем по району почвы имеют невысокую оценку в 36 баллов.

Балтасинский район является сравнительно безлесным. Первичные леса сведены с водораздельных и склоновых пространств. Лесные насаждения сохранились на крутых обрывистых склонах речных долин, имеющих в основном южную экспозицию. Господствуют молодые сосновые насаждения. Сосново-дубовые насаждения имеются по левому склону р. Шошмы в районе с. Балтаси. Дуб произрастает на карбонатном элювии пермских отложений и имеет низкий бонитет (3 класса). Дубовые природные насаждения на

левого бережье Шошмы можно рассматривать как северный форпост произрастания дуба в Заволжье (в пределах Татарстана).

На юге района имеются значительные массивы хвойных лесов с преобладанием ели. Эти леса входят в состав Арского лесничества и характеризуются хорошим бонитетом. Располагаясь на высоком водоразделе между Казанкой и Шошмой, хвойные насаждения приобретают водоохранное значение.

Видовое разнообразие флоры некоторых лесных массивов, несмотря на явно производный их характер, достаточно полно отражает специфику коренных темно-хвойно-широколиственных лесов края. Подрост на уровне подлеска также благонадежно представлен липой, елью, пихтой, что свидетельствует о хорошей перспективе для этих коренных пород. В густом подлеске – виды, характерные для темно-хвойно-широколиственных лесов края: жимолость лесная, бересклет бородавчатый, калина обыкновенная, рябина, волчье лыко и другие.

Впервые флористическое описание рассматриваемой территории было выполнено и опубликовано профессором Казанского императорского университета П. Н. Крыловым в 1885 году. В прошлом веке в составе дубовых насаждений здесь были выявлены многие степные виды растений, отмечающиеся и в настоящее время (шалфей мутовчатый, зопник клубненосный, адонис весенний, астрагалы, василек русский и др.), что свидетельствует об устойчивом состоянии природного комплекса (Официальный Портал Министерства лесного хозяйства РТ, электронный ресурс: <http://minleshoz.tatarstan.ru/rus/info.php?id=80961>).

Территория заказника представляет собой исключительную ценность в сохранении генофонда и биоразнообразия, а так же в научно познавательной и эколого-просветительской деятельности.

Все природные условия вышеописанных территорий соответствуют благоприятному росту и развитию вида *A. reptans L.*, тем самым обеспечивая высокую пластичность вида и его выживаемость в разных условиях среды.

2.2. Методы исследований

Нами использованы общепринятые геоботанические методы для описания растительных сообществ (Полевая геоботаника, 1964). Названия растений приняты по С.К. Черепанову (1995). В результате было заложено 3 пробных площадей по 100 м², где проведено полное геоботаническое описание растительности. На каждой пробной площади было заложено 20 площадок по 1 м² для изучения онтогенеза *A. reptans L.*

При камеральной обработке геоботанических описаний вычислен индекс синантропизации сообществ, как отношение числа синантропных видов к общему видовому составу, в (%) (Ильминских, 1993). На основании значений коэффициента синантропизации (Кс) выделены 3 группы местообитаний в зависимости от степени антропогенной нагрузки: 1) слабой (Кс=0-15,9%); 2) умеренной (Кс=16-30,9%); 3) значительной (Кс≥31%). Обилие видов травянистых растений определяли по шкале О. Друде (Шенников, 1964).

Характеристика изученных местообитаний проводилась по шести экологическим шкалам Д.Н. Цыганова (1983) – термоклиматической, континентальности климата, омброклиматической аридности-гумидности, богатства почв азотом, кислотности почв, освещенности-затенения.

Для вида вычислены экологические валентности, индексы толерантности и коэффициент экологической эффективности (Жукова, 2004, 2005). Потенциальную экологическую валентность (PEV) вычисляли по следующей формуле:

$$PEV=(A_{\max}-A_{\min}+1)/n,$$

где A_{\max} и A_{\min} максимальные и минимальные значения баллов шкалы, занятых отдельным видом; n – общее число баллов в шкале; 1 – добавляется как

первое деление шкалы, с которого по данному фактору начинается диапазон вида.

Соотнесение суммы потенциальных экологических валентностей конкретного вида с числом шкал, учитывая, что вклад каждой шкалы равен единице, дает меру стено-эврибионтности или индекс толерантности (I_t).

$$I_t = \sum PEV / \sum \text{шкал рассматриваем. факторов},$$

где PEV – потенциальная экологическая валентность.

Реализованную экологическую валентность (REV) можно представить в виде следующей формулы:

$$REV = (A_{\max} - A_{\min} + 0,01) / n,$$

где A_{\max} и A^{\min} – максимальные и минимальные значения ступеней шкалы, занятые конкретными ценопопуляциями на шкале; n – общее число ступеней в шкале; 0,01 – добавляется как 1-е деление шкалы, с которого встречаются изученные ценопопуляции.

Эффективность освоения экологического пространства вида конкретными ценопопуляциями по каждому фактору оценивается при помощи коэффициента экологической эффективности (К.ес.эфф.), который представлен следующей формулой:

$$\text{К.ес.эфф.} = REV / PEV * 100 \%$$

В каждой ценопопуляции были измерены биометрические показатели особей: длина и ширина листа, высота розетки у имматурных и виргинильных особей, высота цветоносного побега, длина соцветия и количество столонов у генеративных растений. Статистический анализ результатов исследований проведен в соответствии с общепринятыми методами стандартных методов описательной статистики (Плохинский, 1970; Лакин, 1990) с использованием компьютерной программы «STATISTICA 5,5» и «MS EXCEL». Т-критерий Стьюдента и U тест Манна-Уитни использовали для определения достоверности выделения онтогенетических состояний, критерий Ньюмана-

Кейлса для сравнения морфометрических показателей между ценопопуляциями.

В работе использовали классификацию популяций растений в зависимости от онтогенетических групп с выделением инвазионных, нормальных, регрессивных ЦП (Работнов, 1950). По классификации А.А. Уранова (1975) распределили онтогенетические спектры на полночленные, представленные особями всех онтогенетических состояний, и неполночленные, в которых отсутствуют особи отдельных онтогенетических состояний.

Для каждой ценопопуляции были определены индексы восстановления и замещения. Индекс восстановления показывает, какую часть генеративной фракции после ее отмирания способен восстановить подрост или сколько потомков в данный момент приходится на одну генеративную особь (Жукова, 1995; Глотов, 1998).

$$J_B = (M_j + M_{im} + M_v / M_g) * 100\%,$$

J_B – индекс восстановления;

M_j – количество ювенильных особей;

M_{im} – количество имматурных особей;

M_v – количество виргинильных особей;

M_g – количество генеративных особей.

Индекс замещения – демонстрирует, какую долю взрослых растений может возместить фракция подроста за счет семенного и вегетативного возобновления (Жукова, 1995).

$$J_3 = (M_j + M_{im} + M_v / M_g + M_{ss+s}) * 100\%,$$

J_3 – индекс замещения;

M_j – количество ювенильных особей;

M_{im} – количество имматурных особей;

M_v – количество виргинильных особей;

M_g – количество генеративных особей;

M_{ss+s} – количество субсенильных и сенильных особей.

ГЛАВА 3. ЭКОЛОГО-ФИТОЦЕНОТИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ МЕСТООБИТАНИЙ *AJUGA REPTANS L.*

3.1. Фитоценотическая характеристика исследованных местообитаний

Исследования проводились на территории Республики Татарстан в мае-июне 2012 и 2013 г. Нами собран материал в 2 точках: лесопарк «Лебяжье» (Кировский район г.Казани), государственный природный комплексный заказник «Балтасинский» (Балтасинский район РТ). Всего изучено 3 ценопопуляции: ЦП1 и ЦП2 в лесопарке, ЦП3 в заказнике.

Географическое положение ЦП1 и ЦП2 – юго-западный склон рядом с озером Малое Глубокое, ЦП3 – северо-восточный склон неподалеку от левого притока р. Шошма. Фитоценотическая приуроченность ЦП1 – березняк рудерально-разнотравный, вторично-производный; ЦП2 – березняк разнотравный, вторично-производный; ЦП3 – злаково-разнотравный сосняк с елью и единичным дубом. Список видов, произрастающих на исследованных площадях, представлен в Приложении 1.

Таблица 3

Характеристика видов по семействам, жизненным формам
(по К. Раункиеру) и эколого-ценотическим группам в березняке
рудерально-разнотравном

| № | Название вида | Семейство | Жизненная форма по К.Раункиеру | Эколого-ценотическая группа |
|---|---|--------------|--------------------------------|-----------------------------|
| 1 | Копытень европейский (<i>Asarum europaeum L.</i>) | Кирказоновые | хамефит | лесное |
| 2 | Ветреничка лютиковая (<i>Anemonoides ranunculoides (L.) Holub</i>) | Лютиковые | криптофит (геофит) | лесное |

| | | | | |
|----|---|--------------|---------------|-------------------|
| 3 | Звездчатка средняя (<i>Stellaria media</i> (L.) Vill.) | Гвоздичные | терофит | сорное |
| 4 | Щавель кислый (<i>Rumex acetosa</i> L.) | Гречиховые | гемикриптофит | луговое |
| 5 | Береза повислая (<i>Betula pendula</i> Roth) | Березовые | фанерофит | лесное |
| 6 | Зверобой продырявленный (<i>Hypericum perforatum</i> L.) | Зверобойные | гемикриптофит | луговое |
| 7 | Первоцвет весенний (<i>Primula veris</i> L.) | Первоцветные | гемикриптофит | лесное |
| 8 | Фиалка собачья (<i>Viola canina</i> L.) | Фиалковые | гемикриптофит | сорно- луговое |
| 9 | Фиалка трехцветная (<i>Viola tricolor</i> L.) | Фиалковые | терофит | сорно- луговое |
| 10 | Икотник серо-зеленый (<i>Berteroa incana</i> (L.) DC.) | Капустовые | гемикриптофит | сорное |
| 11 | Лапчатка серебристая (<i>Potentilla argentea</i> L.) | Розовые | гемикриптофит | луговое |
| 12 | Земляника лесная (<i>Fragaria vesca</i> L.) | Розовые | гемикриптофит | лесное |
| 13 | Гравилат городской (<i>Geum urbanum</i> L.) | Розовые | гемикриптофит | лесное |
| 14 | Репешок обыкновенный (<i>Agrimonia eupatoria</i> L.) | Розовые | гемикриптофит | луговое |
| 15 | Клевер луговой (<i>Trifolium pratense</i> L.) | Бобовые | гемикриптофит | луговое |

| | | | | |
|----|--|-----------------|--------------------|---------------|
| 16 | Клевер ползучий (<i>Amoria repens (L.) C. Presl.</i>) | Бобовые | Хамефит | сорно-луговое |
| 17 | Недотрога мелкоцветковая (<i>Impatiens parviflora DC.</i>) | Бальзаминовые | терофит | сорное |
| 18 | Подмаренник мягкий (<i>Galium mollugo L.</i>) | Мареновые | гемикриптофит | луговое |
| 19 | Вероника дубравная (<i>Veronica chamaedrys L.</i>) | Норичниковые | хамефит | луговое |
| 20 | Подорожник большой (<i>Plantago major L.</i>) | Подорожниковые | гемикриптофит | сорно-луговое |
| 21 | Живучка ползучая (<i>Ajuga reptans L.</i>) | Яснотковые | гемикриптофит | лесное |
| 22 | Будра плющевидная (<i>Glechoma hederacea L.</i>) | Яснотковые | гемикриптофит | луговое |
| 23 | Черноголовка обыкновенная (<i>Prunella vulgaris L.</i>) | Яснотковые | гемикриптофит | луговое |
| 24 | Колокольчик раскидистый (<i>Campanula patula L.</i>) | Колокольчиковые | гемикриптофит | луговое |
| 25 | Одуванчик лекарственный (<i>Taraxacum officinale Wigg.</i>) | Астровые | гемикриптофит | сорно-луговое |
| 26 | Мать-и-мачеха обыкновенная (<i>Tussilago farfara L.</i>) | Астровые | криптофит (геофит) | сорное |

| | | | | |
|----|--|------------|---------------|-------------------|
| 27 | Тысячелистник обыкновенный (<i>Achillea millefolium</i> L.) | Астровые | гемикриптофит | сорно- луговое |
| 28 | Полевица тонкая (<i>Agrostis tenuis</i> Sibth.) | Мятликовые | гемикриптофит | луговое |
| 29 | Мятлик луговой (<i>Poa pratensis</i> L.) | Мятликовые | гемикриптофит | луговое |

Флористический состав березняка рудерально-разнотравного включает 29 видов из 19 семейств (табл.3), где доминируют по числу видов Розовые (13,8%), Яснотковые и Астровые (по 10,3%) (рис. 1).

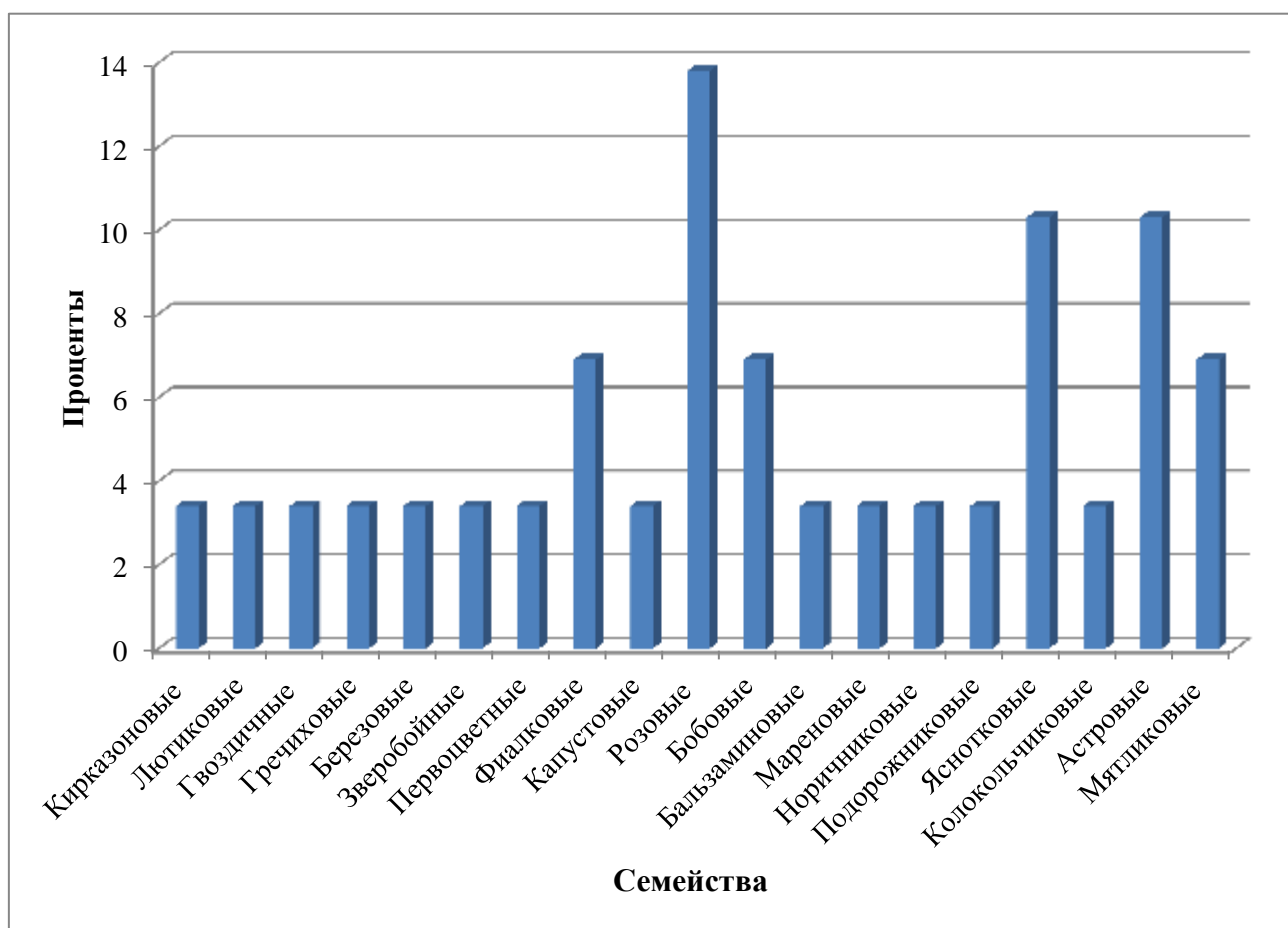


Рис. 1. Доля растений разных семейств в березняке рудерально-разнотравном (лесопарк «Лебяжье I»)

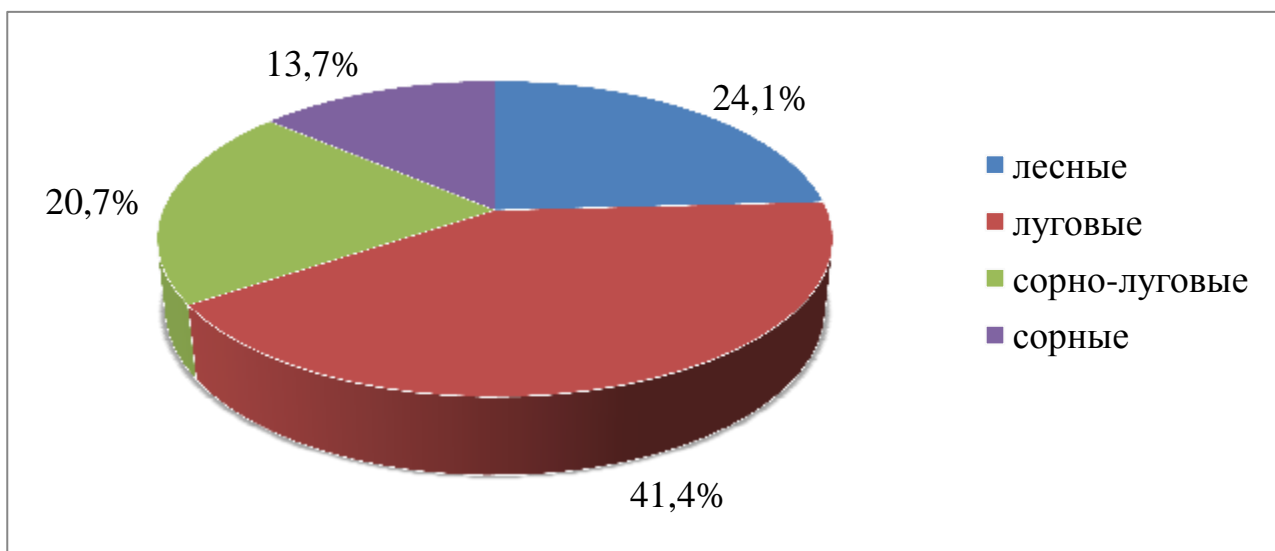


Рис. 2. Доля эколого-ценотических групп в составе фитоценоза березняка рудерально-разнотравного

По эколого-ценотическим группам в березняке рудерально-разнотравном доминируют луговые виды (рис. 2). На их долю приходится 41,4%. Суммарное процентное соотношение сорно-луговых и сорных растений (34,4%) свидетельствует о значительной степени ($K_c \geq 31\%$) синантропизации фитоценоза (Ильминских, 1993).

Таблица 4

Характеристика видов по семействам, жизненным формам (по К. Раункиеру) и эколого-ценотическим группам в березняке разнотравном

| № | Название вида | Семейство | Жизненная форма по К.Раункиеру | Эколого-ценотическая группа |
|---|--|-----------|--------------------------------|-----------------------------|
| 1 | Сосна обыкновенная (<i>Pinus sylvestris</i> L.) | Сосновые | фанерофит | лесное |
| 2 | Ветреничка лютиковая (<i>Anemonoides ranunculoides</i> (L.) Holub) | Лютиковые | криптофит (геофит) | лесное |

| | | | | |
|----|--|--------------|---------------|-------------------|
| 3 | Лютик едкий (<i>Ranunculus acris L.</i>) | Лютиковые | гемикриптофит | луговое |
| 4 | Лютик золотистый (<i>Ranunculus auricomus L.</i>) | Лютиковые | гемикриптофит | луговое |
| 5 | Лютик кашубский (<i>Ranunculus cassubicus L.</i>) | Лютиковые | гемикриптофит | лесное |
| 6 | Звездчатка жестколистная (<i>Stellaria holostea L.</i>) | Гвоздичные | хамефит | лесное |
| 7 | Щавель конский (<i>Rumex confertus Willd.</i>) | Гречиховые | гемикриптофит | сорно- луговое |
| 8 | Береза повислая (<i>Betula pendula Roth</i>) | Березовые | фанерофит | лесное |
| 9 | Зверобой продырявленный (<i>Hypericum perforatum L.</i>) | Зверобойные | гемикриптофит | луговое |
| 10 | Первоцвет весенний (<i>Primula veris L.</i>) | Первоцветные | гемикриптофит | лесное |
| 11 | Фиалка трехцветная (<i>Viola tricolor L.</i>) | Фиалковые | терофит | сорно- луговое |
| 12 | Лапчатка серебристая (<i>Potentilla argentea L.</i>) | Розовые | гемикриптофит | луговое |
| 13 | Лапчатка гусиная (<i>Potentilla anserine L.</i>) | Розовые | гемикриптофит | луговое |
| 14 | Земляника лесная (<i>Fragaria vesca L.</i>) | Розовые | гемикриптофит | лесное |
| 15 | Гравилат городской (<i>Geum urbanum L.</i>) | Розовые | гемикриптофит | лесное |
| 16 | Рябина обыкновенная (<i>Sorbus aucuparia L.</i>) | Розовые | фанерофит | лесное |

| | | | | |
|----|---|----------------|---------------|-------------------|
| 17 | Черемуха обыкновенная (<i>Padus avium</i> Mill.) | Розовые | фанерофит | лесное |
| 18 | Клевер луговой (<i>Trifolium pratense</i> L.) | Бобовые | гемикриптофит | луговое |
| 19 | Горошек заборный (<i>Vicia sepium</i> L.) | Бобовые | гемикриптофит | луговое |
| 20 | Короставник полевой (<i>Knautia arvensis</i> (L.) Coul.) | Ворсянковые | гемикриптофит | сорно- луговое |
| 21 | Подмаренник мягкий (<i>Galium mollugo</i> L.) | Мареновые | гемикриптофит | луговое |
| 22 | Вероника дубравная (<i>Veronica chamaedrys</i> L.) | Норичниковые | хамефит | луговое |
| 23 | Подорожник большой (<i>Plantago major</i> L.) | Подорожниковые | гемикриптофит | сорно- луговое |
| 24 | Живучка ползучая (<i>Ajuga reptans</i> L.) | Яснотковые | гемикриптофит | лесное |
| 25 | Будра плющевидная (<i>Glechoma hederacea</i> L.) | Яснотковые | гемикриптофит | луговое |
| 26 | Одуванчик лекарственный (<i>Taraxacum officinale</i> Wigg.) | Астровые | гемикриптофит | сорно- луговое |
| 27 | Василек луговой (<i>Centaurea jacea</i> L.) | Астровые | гемикриптофит | луговое |
| 28 | Тысячелистник обыкновенный (<i>Achillea millefolium</i> L.) | Астровые | гемикриптофит | сорно- луговое |

| | | | | |
|----|---|------------|---------------|---------|
| 29 | Полевица тонкая (<i>Agrostis tenuis</i> Sibth.) | Мятликовые | гемикриптофит | Луговое |
| 30 | Луговик дернистый (<i>Deschampsia cespitosa</i> (L.) Beauv.) | Мятликовые | гемикриптофит | луговое |

В березняке разнотравном произрастает 30 видов из 17 семейств (табл. 4), где преобладают по числу видов семейства Розовые (20%) и Лютиковые (13,3%) (рис. 3).

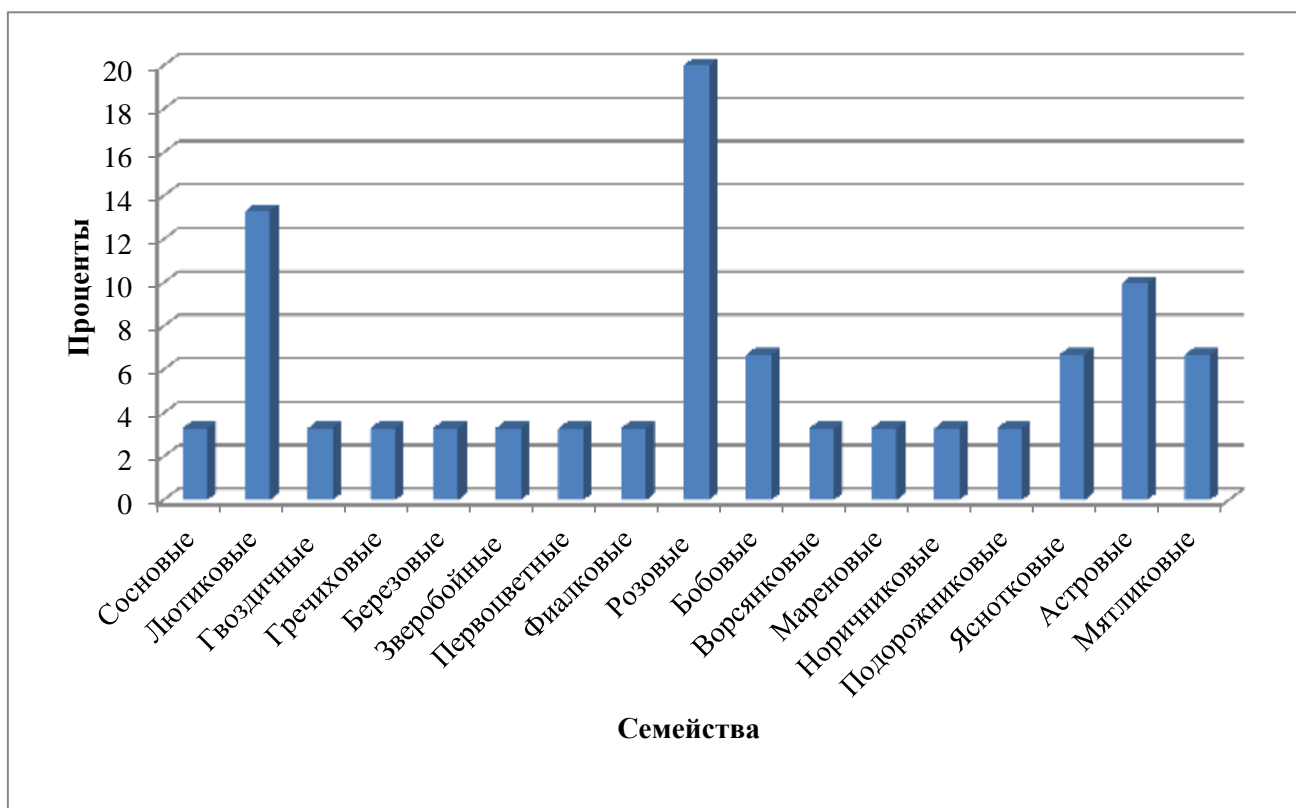


Рис. 3. Доля растений разных семейств в березняке разнотравном (лесопарк «Лебяжье2»)

В березняке разнотравном по эколого-ценотическим группам преобладают луговые виды – 40% (рис. 4). Значительную часть занимают лесные виды (36,7%). По процентному соотношению сорно-луговых растений можно утверждать об умеренной степени ($K_c=16-30,9\%$) синантропизации фитоценоза (Ильминских, 1993).

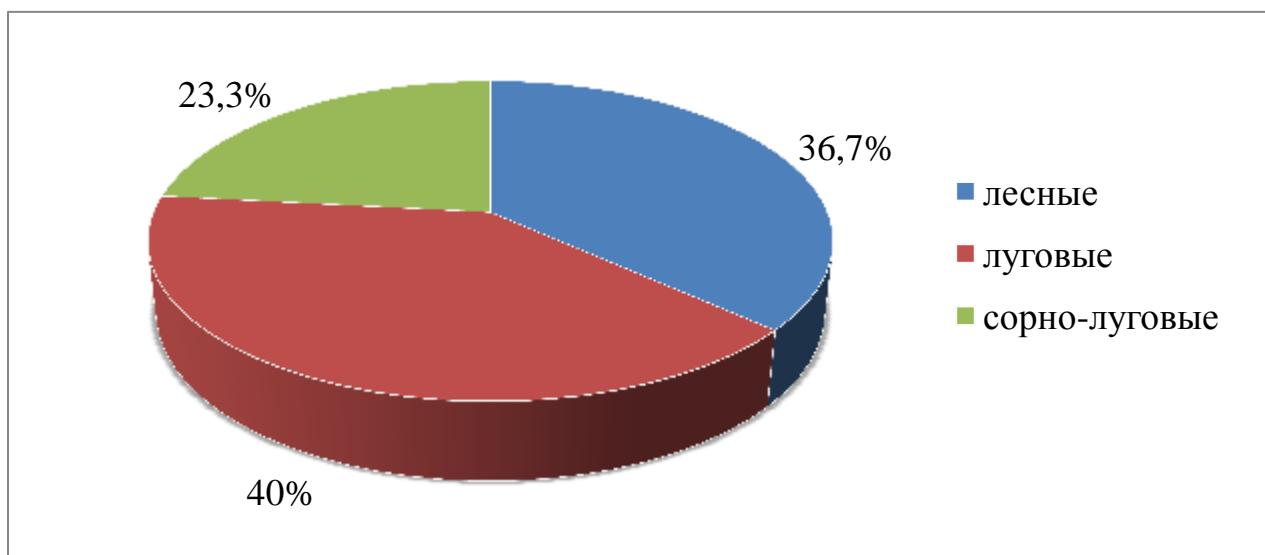


Рис. 4. Доля эколого-ценотических групп в составе фитоценоза березняка
разнотравного

В злаково-разнотравном сосняке с елью и единичным дубом в заказнике мы выявили 37 видов из 18 семейств (табл. 5), доминируют по числу видов Розовые (21,6%) и Астровые (13,5%) (рис. 5).

Таблица 5

Характеристика видов по семействам, жизненным формам
(по К. Раункиеру) и эколого-ценотическим группам в злаково-
разнотравном сосняке с елью и единичным дубом

| № | Название вида | Семейство | Жизненная форма по К.Раункиеру | Эколого-ценотическая группа |
|---|---|-----------|--------------------------------|-----------------------------|
| 1 | Ветреничка лютиковая (<i>Anemonoides ranunculoides</i> (L.) Holub) | Лютиковые | криптофит (геофит) | лесное |
| 2 | Лютик многоцветковый (<i>Ranunculus polyanthemus</i> L.) | Лютиковые | гемикриптофит | луговое |

| | | | | |
|----|--|-------------|-----------------------|-------------------|
| 3 | Чистяк весенний (<i>Ficaria verna Huds.</i>) | Лютиковые | криптофит (геофит) | Лесное |
| 4 | Хохлатка плотная (<i>Corydalis solida (L.) Clairv.</i>) | Дымянковые | криптофит (геофит) | лесное |
| 5 | Звездчатка жестколистная (<i>Stellaria holostea L.</i>) | Гвоздичные | хамефит | лесное |
| 6 | Дуб черешчатый (<i>Quercus robur L.</i>) | Буковые | фанерофит | лесное |
| 7 | Зверобой продырявленный (<i>Hypericum perforatum L.</i>) | Зверобойные | гемикриптофит | луговое |
| 8 | Фиалка удивительная (<i>Viola mirabilis L.</i>) | Фиалковые | гемикриптофит | лесное |
| 9 | Фиалка трехцветная (<i>Viola tricolor L.</i>) | Фиалковые | терофит | сорно- луговое |
| 10 | Лапчатка серебристая (<i>Potentilla argentea L.</i>) | Розовые | гемикриптофит | луговое |
| 11 | Лапчатка гусиная (<i>Potentilla anserine L.</i>) | Розовые | гемикриптофит | луговое |
| 12 | Лапчатка Гольдбаха (<i>Potentilla goldbachii Rupr.</i>) | Розовые | гемикриптофит | луговое |
| 13 | Земляника зеленая (<i>Fragaria viridis Duch.</i>) | Розовые | гемикриптофит | луговое |
| 14 | Гравилат городской (<i>Geum urbanum L.</i>) | Розовые | гемикриптофит | лесное |
| 15 | Гравилат речной (<i>Geum rivale L.</i>) | Розовые | гемикриптофит | луговое |
| 16 | Репешок обыкновенный (<i>Agrimonia eupatoria L.</i>) | Розовые | гемикриптофит | луговое |

| | | | | |
|----|--|-----------------|---------------|-------------------|
| 17 | Таволга вязолистная (<i>Filipendula ulmaria</i> (L.) <i>Maxim.</i>) | Розовые | гемикриптофит | лесное |
| 18 | Клевер ползучий (<i>Amoria repens</i> (L.) C. <i>Presl.</i>) | Бобовые | хамефит | луговое |
| 19 | Горошек лесной (<i>Vicia sylvatica</i> L.) | Бобовые | гемикриптофит | лесное |
| 20 | Герань луговая (<i>Geranium pratense</i> L.) | Гераниевые | гемикриптофит | луговое |
| 21 | Купырь лесной (<i>Anthriscus sylvestris</i> (L.) <i>Hoffm.</i>) | Сельдереевые | гемикриптофит | лесное |
| 22 | Подмаренник мягкий (<i>Galium mollugo</i> L.) | Мареновые | гемикриптофит | луговое |
| 23 | Вероника дубравная (<i>Veronica chamaedrys</i> L.) | Норичниковые | хамефит | луговое |
| 24 | Подорожник большой (<i>Plantago major</i> L.) | Подорожниковые | гемикриптофит | сорно- луговое |
| 25 | Живучка ползучая (<i>Ajuga reptans</i> L.) | Яснотковые | гемикриптофит | лесное |
| 26 | Будра плющевидная (<i>Glechoma hederacea</i> L.) | Яснотковые | гемикриптофит | луговое |
| 27 | Пустырник пятилопастный (<i>Leonurus quinquelobatus</i> <i>Gilib.</i>) | Яснотковые | гемикриптофит | сорное |
| 28 | Колокольчик раскидистый (<i>Campanula patula</i> L.) | Колокольчиковые | гемикриптофит | луговое |

| | | | | |
|----|--|------------|-----------------------|-------------------|
| 29 | Одуванчик лекарственный (<i>Taraxacum officinale</i> Wigg.) | Астровые | гемикриптофит | сорно- луговое |
| 30 | Лопух большой (<i>Arctium lappa</i> L.) | Астровые | гемикриптофит | Сорное |
| 31 | Василек луговой (<i>Centaurea jacea</i> L.) | Астровые | гемикриптофит | луговое |
| 32 | Тысячелистник обыкновенный (<i>Achillea millefolium</i> L.) | Астровые | гемикриптофит | сорно- луговое |
| 33 | Пижма обыкновенная (<i>Tanacetum vulgare</i> L.) | Астровые | гемикриптофит | луговое |
| 34 | Гусиный лук (<i>Gagea minima</i> (L.) Ker- Gawl.) | Лилейные | криптофит (геофит) | лесное |
| 35 | Кострец безостый (<i>Bromopsis inermis</i> (Leys.) Holub) | Мятликовые | криптофит (геофит) | луговое |
| 36 | Ежа сборная (<i>Dactylis glomerata</i> L.) | Мятликовые | гемикриптофит | луговое |
| 37 | Тимофеевка луговая (<i>Phleum pratense</i> L.) | Мятликовые | гемикриптофит | луговое |

По эколого-ценотическим группам в злаково-разнотравном сосняке с елью и единичным дубом доминируют луговые виды (рис. 6). Их доля составляет 54%. Сорно-луговые и сорные растения на данной территории занимают 13,5%, что говорит о слабой степени синантропизации ($K_c=0-15,9\%$) (Ильминских, 1993).

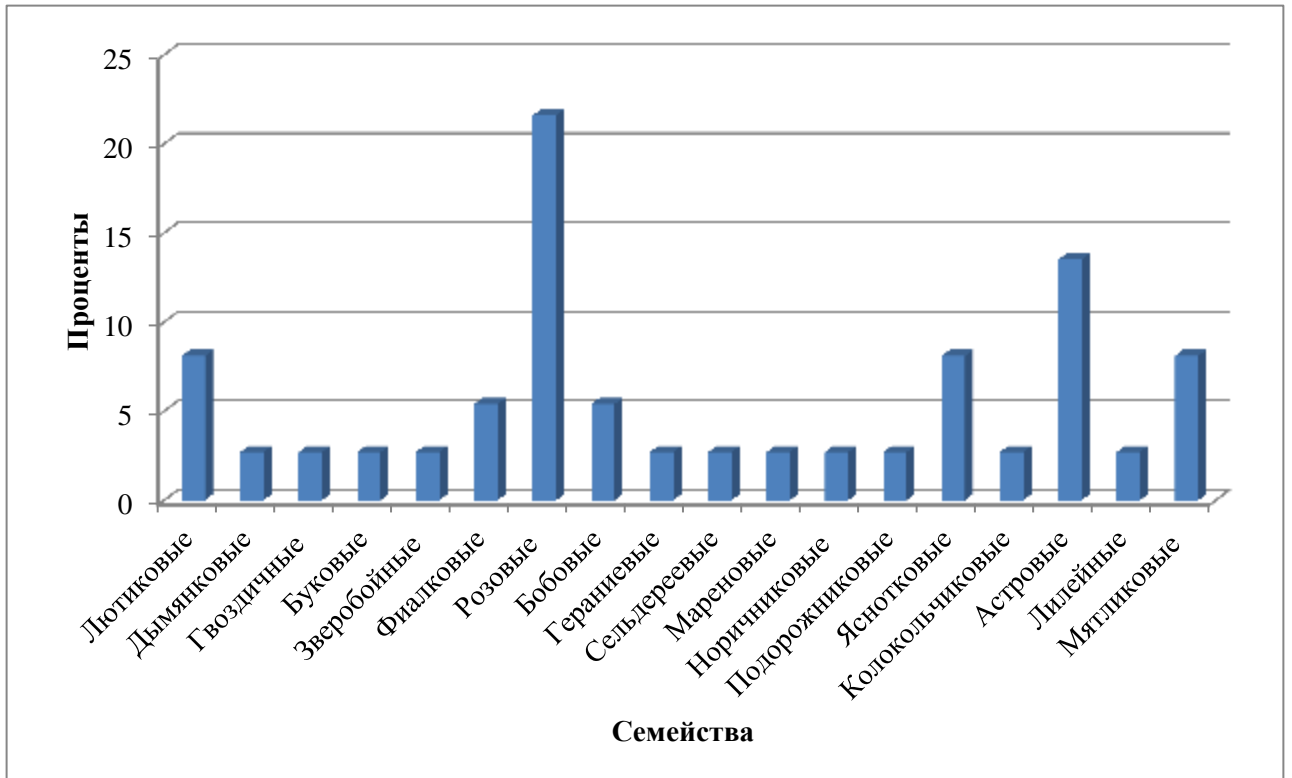


Рис. 5. Доля растений разных семейств в злаково-разнотравном сосняке с елью и единичным дубом (заказник «Балтасинский»)

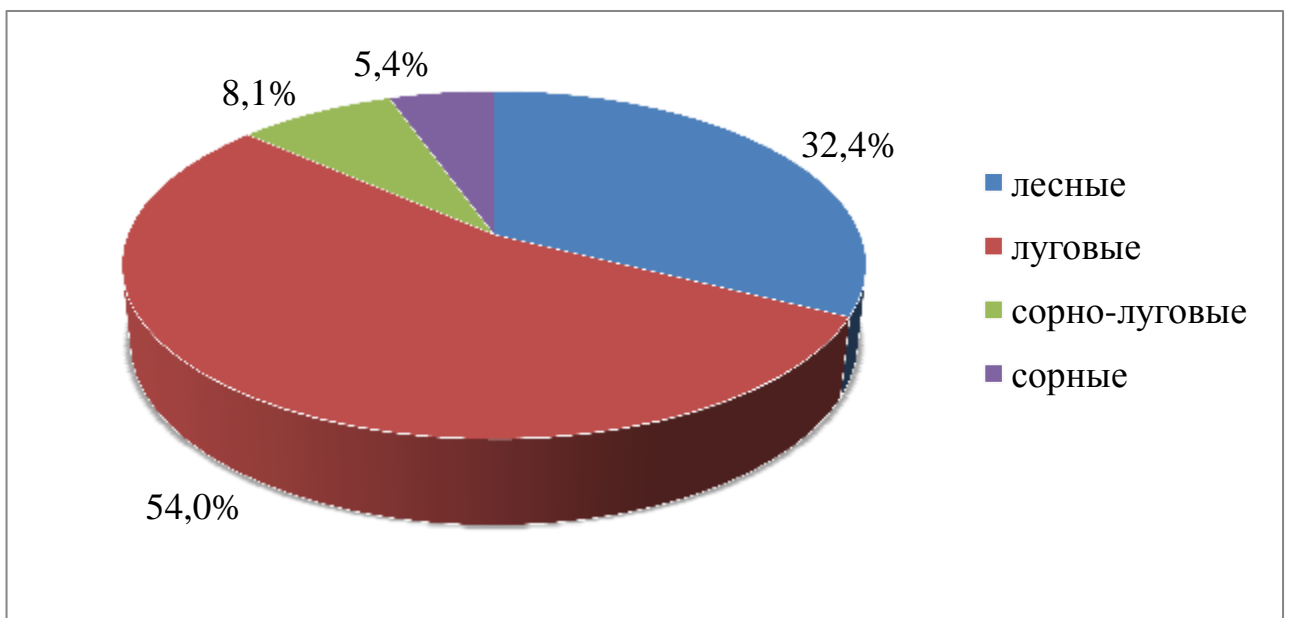


Рис. 6. Доля эколого-ценотических групп в составе фитоценоза злаково-разнотравного сосняка с елью и единичным дубом

Жизненные формы видов мы определяли, используя классификацию К. Раункиера. Система жизненных форм К. Раункиера – это система, классифицирующая растения по положению и способу защиты почек возобновления в течение неблагоприятного периода (холодного или сухого). Жизненные формы он рассматривал как итог и результат приспособления растений к климатическим условиям страны, возникшие в процессе исторического развития (Серебряков, 1962).

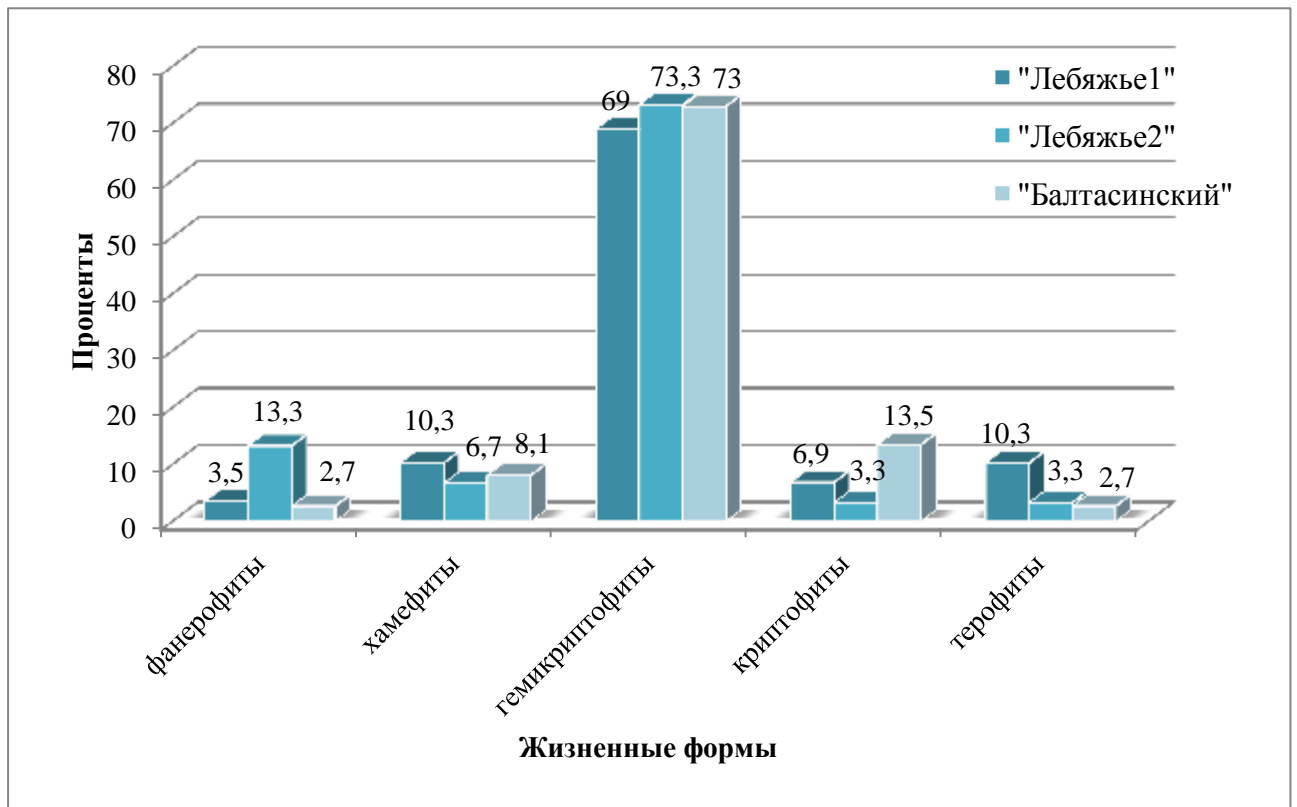


Рис. 7. Соотношение растений разных жизненных форм по К. Раункиеру на пробных площадях

По данным гистограммы (рис. 7) на исследуемых площадях выявлено преобладание многолетних трав или гемикриптофитов (69%; 73,3% и 73%) что, по А.И. Толмачеву (1954; 1974), является типичным признаком бореальных флор. Именно эти растения составляют основную часть видов во флоре лесных и луговых сообществ. Увеличение доли однолетников или терофитов в березняке рудерально-разнотравном (до 10,3 %) по сравнению со злаково-

разнотравным сосняком с елью и единичным дубом (2,7%) характерно для антропогенно нарушенных территорий. Судя по этому показателю, мы можем сказать, что территория лесопарка «Лебяжье», на котором произрастает исследуемый вид *A. reptans L.*, подвержена большей антропогенной нагрузке.

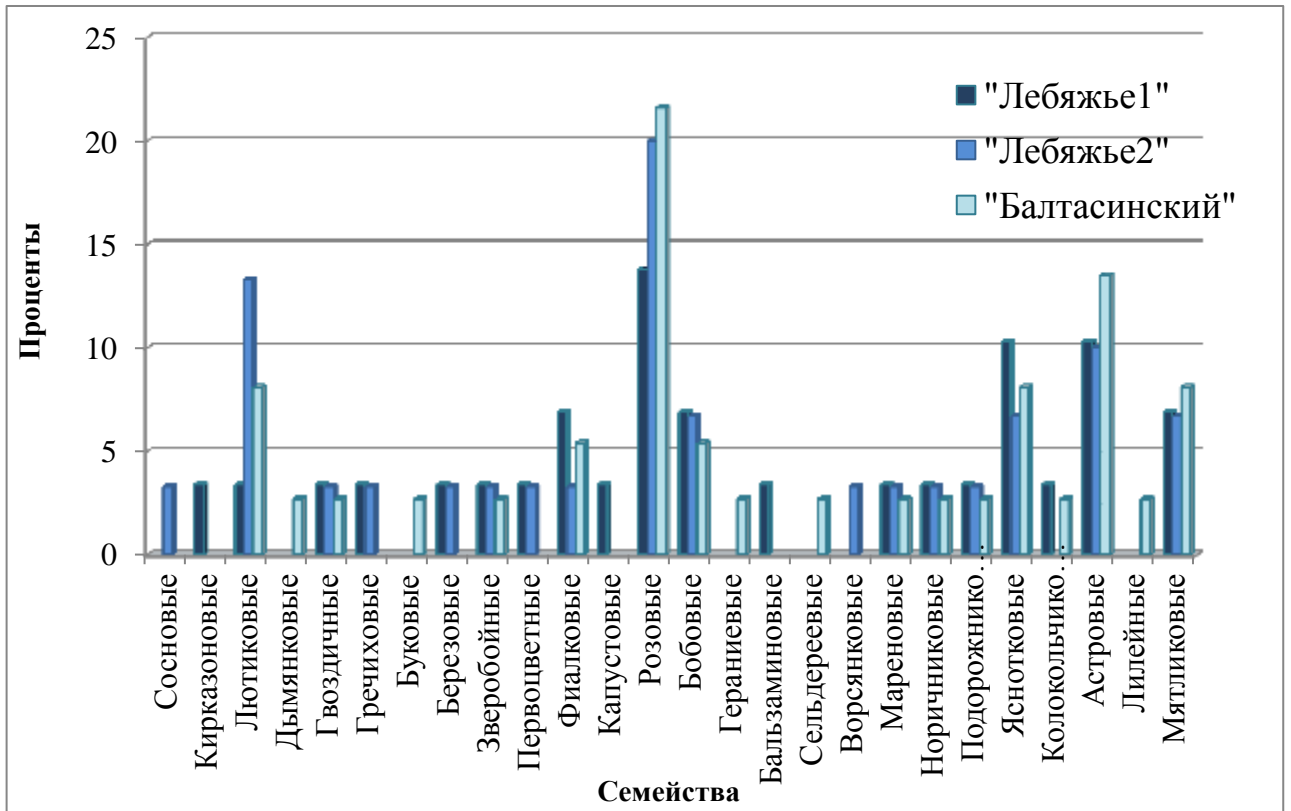


Рис. 8. Сравнительная гистограмма семейств в исследованных площадях

В целом спектр семейств в исследованных площадях соответствует соотношению ведущих семейств во флоре РТ (Бакин и др., 2000) и типичен для Голарктического флористического царства (Тахтаджян, 1978).

3.2. Экологическая характеристика местообитаний

Сравнение разных типов местообитаний возможно на основе сопоставления их экологического пространства. Под экологическим пространством мы понимаем диапазоны экологических факторов, определяющих специфику экологических режимов местообитаний. Наиболее простым и удобным способом оценки экологического пространства

местообитаний является обработка геоботанических описаний по индикационным экологическим шкалам, содержащим балловые оценки экологических свойств видов по различным факторам среды. Экологические шкалы позволяют достаточно доказательно осуществлять прямую ординацию геоботанических описаний по факторам среды (Ценофонд лесов Европейской России, электронный ресурс: <http://cepl.rssi.ru/bio/flora/ecoscale.htm>).

Характеристику изученных местообитаний мы провели по шести экологическим шкалам Д.Н. Цыганова (1983) – термоклиматической (Тм), континентальности климата (Кп), омброклиматической аридности-гумидности (Om), богатства почв азотом (Nt), кислотности почв (Rc), освещенности-затенения (Lc).

Согласно закону толерантности В. Шелфорда, организмы характеризуются экологическим минимумом и экологическим максимумом; диапазон же между этими двумя величинами составляет то, что принято называть пределами толерантности (Одум, 1986). Пределы толерантности, или пределы выносливости, естественно, неодинаковы у разных видов, но разнообразие этих пределов не может быть бесконечным. Объединения видов со сходными характеристиками толерантности в отношении тех или иных факторов получили название экоморф (Цыганов, 1983). Систематизация типов толерантности видов к режимам прямодействующих факторов является основой всех фитоиндикационных построений (Цыганов, 1983). Д.Н. Цыганов создал свою систему экоморф на основе шкал режимов прямодействующих факторов, разработанных в 20–50-е годы разными исследователями (Раменский, 1929, 1938, 1956; Ellenberg, 1950, 1952; цит. по: Цыганов, 1983).

Вычислив средние значения из балловых оценок всех видов по определенным факторам среды в трех ценопопуляциях (Приложение 2, табл. 1-3) можно сделать вывод о том, в каких экологических условиях обитает вид *A. reptans* L.

По шкале термоклиматической, континентальности климата и богатства почв азотом во всех трех ЦП балловые оценки одинаковы (табл.6). Вид *A. reptans L.* произрастает при типе режима от субарктического до средиземноморского. По шкале Кп в условиях от океанического до континентального типа. Переход от аридного до гумидного типа режима характерен для ЦП1, когда ЦП 2 и ЦП3 характеризуются как переходные от мезоаридного к гумидному типу. Для всех изученных местообитаний характерно достаточно обеспеченные и богатые азотом почвы. По шкале кислотности ЦП1 произрастает в условиях, где почва переходная от слабокислой к слабощелочной (рН=7,2-8,0), ЦП2 от нейтральной (рН=6,5-7,2) к слабощелочной (рН=7,2-8,0) и ЦП3 от сильно кислой (рН=3,5-4,5) к слабощелочной (рН=7,2-8,0). Отношение к свету также не одинаково в разных исследуемых площадях. ЦП1 находится в условиях от полуоткрытых пространств до тенистых лесов, ЦП2 – от светлых до тенистых лесов, ЦП3 – от открытых пространств до тенистых лесов.

Таблица 6

Экологическая характеристика местообитаний ценопопуляций *A. reptans L.* в лесопарке «Лебяжье» и в ГПКЗ «Балтасинский» по шкалам Д.Н. Цыганова

| Шкала | Пробная площадь | Оценка место-обитания в баллах | Тип режима |
|-------|-----------------|--------------------------------|--|
| Тм | ЦП1 | 3,9-12,1 | субарктический/бореальный – субсредиземноморский/средиземноморский |
| | ЦП2 | 3,9-12,5 | субарктический/бореальный – субсредиземноморский/средиземноморский |
| | ЦП3 | 3,9-11,9 | субарктический/бореальный – субсредиземноморский/средиземноморский |

| | | | |
|----|-----|----------|---|
| Kn | ЦП1 | 3,9-13 | океанический/морской – континентальный |
| | ЦП2 | 3,4-13,2 | океанический – континентальный |
| | ЦП3 | 3,4-13,2 | океанический – континентальный |
| Om | ЦП1 | 4,5-11 | аридный/мезоаридный – гумидный |
| | ЦП2 | 4,7-11,1 | мезоаридный – гумидный |
| | ЦП3 | 4,8-11 | мезоаридный – гумидный |
| Nt | ЦП1 | 6,6-8,8 | достаточно обеспеченных азотом почв – богатых азотом почв |
| | ЦП2 | 6,8-9 | достаточно обеспеченных азотом почв – богатых азотом почв |
| | ЦП3 | 7,1-8,5 | достаточно обеспеченных азотом почв – богатых азотом почв |
| Rc | ЦП1 | 8,3-10,9 | слабокислых почв/нейтральных почв – слабощелочных почв (pH=7,2-8,0) |
| | ЦП2 | 8,9-11,2 | нейтральных почв (pH=6,5-7,2) – слабощелочных почв (pH=7,2-8,0) |
| | ЦП3 | 3-10,8 | сильно кислых почв (pH=3,5-4,5) – слабощелочных почв (pH=7,2-8,0) |
| Lc | ЦП1 | 4,3-5,9 | полуоткрытых пространств/светлых лесов – светлых лесов/тенистых лесов |
| | ЦП2 | 4,8-6 | светлых лесов – светлых лесов/тенистых лесов |
| | ЦП3 | 1,4-5,9 | открытых пространств – светлых лесов/тенистых лесов |

Условия обитания ЦП1 и ЦП2 незначительно отличаются по экологическим факторам (рис. 9-11). В заказнике «Балтасинский» для ЦП *A. reptans* L. складывается иной комплекс экологических факторов, именно в злаково-разнотравном сосняке с елью и единичным дубом вид наиболее полно

использует свою фундаментальную нишу, особенно это заметно по факторам кислотности почвы и освещенности (рис.12).

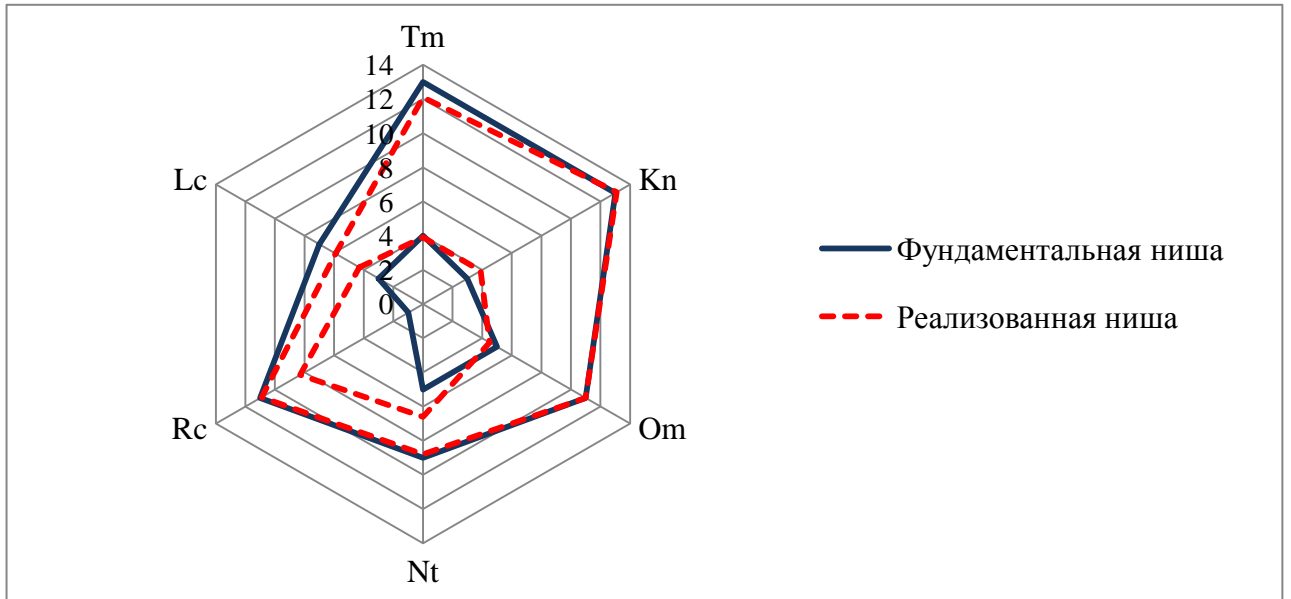


Рис. 9. Фрагмент фундаментальной и реализованной ниши *A. reptans L.* по шкалам Д.Н. Цыганова (1983) в ЦП1 в лесопарке: Тм – термоклиматическая шкала, Кп – континентальности климата, Ом – оброклиматическая шкала, Nt – богатство почвы азотом, Rc – кислотность почвы, Lc – освещенность.

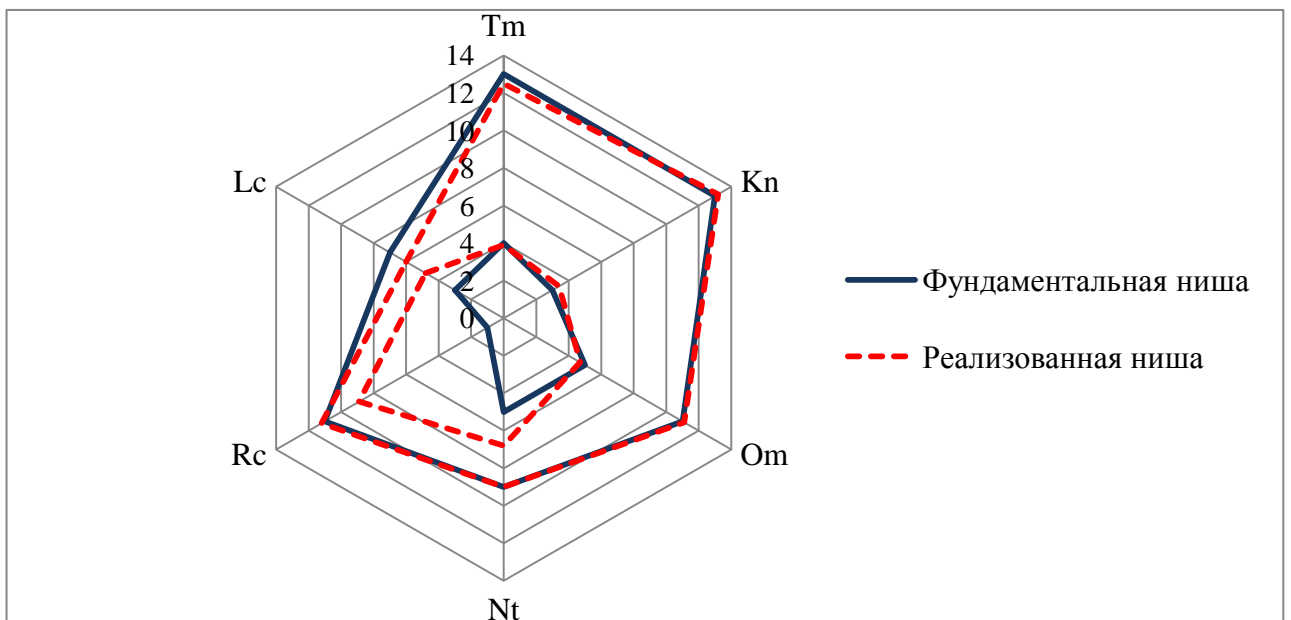


Рис. 10. Фрагмент фундаментальной и реализованной ниши *A. reptans L.* по шкалам Д.Н. Цыганова (1983) в ЦП2 в лесопарке: Тм – термоклиматическая шкала, Кп – континентальности климата, Ом – оброклиматическая шкала, Nt – богатство почвы азотом, Rc – кислотность почвы, Lc – освещенность.

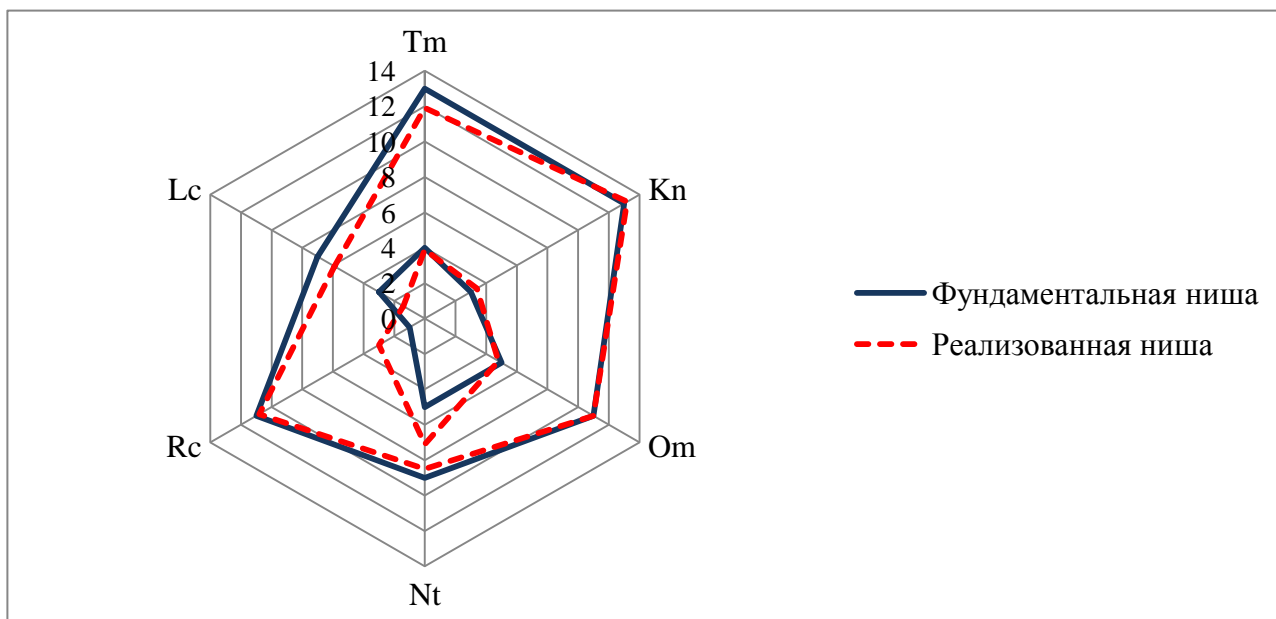


Рис. 11. Фрагмент фундаментальной и реализованной ниши *A. reptans L.* по шкалам Д.Н. Цыганова (1983) в ЦПЗ в заказнике: Tm – термоклиматическая шкала, Kп – континентальности климата, Om – оброклиматическая шкала, Nt – богатство почвы азотом, Rc – кислотность почвы, Lc – освещенность.

Изучение экологических позиций обследованных ЦП *A. reptans L.* на шкалах Д.Н. Цыганова выявил ряд значений факторов, выходящих за пределы описанных диапазонов. Значение оброклиматического фактора в ЦП1 составляет 4,5 при минимуме по шкале 5,0, а освещенность в ЦПЗ – 1,4 при минимальных значениях шкалы 3,0.

3.3. Экологическая валентность вида

Для оценки экологического разнообразия вида *A. reptans L.* мы вычислили потенциальную и реализованную экологические валентности и индекс толерантности.

В основе определения фракции валентности вида лежит экспертная оценка Л.А. Жуковой (2004), согласно которой стеновалентными (СВ) считаются виды, занимающие менее 1/3 шкалы, эвривалентными (ЭВ) – более 2/3 шкалы, остальные виды – мезовалентными (МВ). Последние могут быть разделены на гемистено-, мезо- и гемизэвривалентные фракции. Популяции стеновалентных

видов характеризуются низкой потенциальной экологической валентностью и могут выдерживать лишь ограниченные изменения определенного экологического фактора, а популяции эвривалентных видов – с высокой PEV – способны занимать различные местообитания с чрезвычайно изменчивыми условиями по данному фактору.

Однако простой перечень PEV каждого вида по отношению к каждому фактору представляет собой трудно усваиваемую информацию в связи с ее громоздкостью. Считается целесообразным использовать понятия «стено-мезо-эврибионтность» для характеристики отношения конкретного вида к совокупному воздействию нескольких факторов. Следовательно, каждый вид обладает набором величин PEV, число которых соответствует числу рассматриваемых факторов. При этом следует учесть, что PEV любого вида будет составлять лишь долю шкалы одного фактора. X ступеней для нескольких факторов, как правило, больше единицы и представляет фрагмент фундаментальной экологической ниши (FFEN) конкретного вида. Суммирование показателей PEV вида можно считать корректным, так как полученная сумма – это часть гиперпространства экологических ниш видов, границы которых определяются верхними границами шкал (Жукова, 2004, 2010).

Соотнесение суммы потенциальных экологических валентностей конкретного вида с числом шкал, учитывая, что вклад каждой шкалы равен единице, дает меру стено-эврибионтности или индекс толерантности (It).

Согласно распределению по факторам *A. reptans L.* является МВ по шкалам оброклиматической и освещенности, ЭВ по континентальности климата и кислотности, гемиэвривалентным (ГЭВ) по шкале термоклиматической и гемистеновалентным (ГСВ) по фактору обеспеченности почвы азотом (табл. 7). По климатическим и почвенным факторам вид мезобионтен. Таким образом, *A. reptans L.* в основном способен занимать различные местообитания с изменчивыми условиями факторов.

Потенциальная экологическая валентность и индекс толерантности *A. reptans L.* (по Л.А. Жуковой, 2010)

| Шкалы | Tm | Kn | Om | Nt | Rc | Lc | It (клим.) | It (поч.) |
|-------------|------|------|------|------|------|------|------------|-----------|
| REV | 0,59 | 0,73 | 0,47 | 0,45 | 0,85 | 0,56 | 0,55 | 0,47 |
| Валентность | ГЭВ | ЭВ | МВ | ГСВ | ЭВ | МВ | МБ | МБ |

Для распределения видов по группам толерантности применяют тот же принцип, что и для распределения видов по фракциям экологической валентности. Итак, можно выделить следующие фракции валентности и группы толерантности видов: стеновалентная и стенобионтная (СВ) – показатель валентности или индекс толерантности не превышает 0,33; гемистеновалентная и гемистенобионтная (ГСВ) – 0,34 до 0,45; мезовалентная и мезобионтная (МВ) – от 0,46 до 0,56; гемиэвривалентная и гемиэврибионтная (ГЭВ) – от 0,57 до 0,66; эвривалентная и эврибионтная (ЭВ) – от 0,67 и более (Жукова, 2004).

Таблица 8

Реализованная экологическая валентность вида *A. reptans L.* в исследованных площадях

| REV | Шкалы | | | | | |
|-----|--------------|---------------|---------------|--------------|---------------|--------------|
| | Tm | Kn | Om | Nt | Rc | Lc |
| ЦП1 | 0,48 (МВ) | 0,61 (ГЭВ) | 0,43 (ГСВ) | 0,20 (СВ) | 0,20 (СВ) | 0,19 (СВ) |
| ЦП2 | 0,50 (МВ) | 0,65 (ГЭВ) | 0,43 (ГСВ) | 0,20 (СВ) | 0,18 (СВ) | 0,13 (СВ) |
| ЦП3 | 0,47 (МВ) | 0,65 (ГЭВ) | 0,41 (ГСВ) | 0,13 (СВ) | 0,60 (ГЭВ) | 0,50 (МВ) |

Исследуемый нами вид во всех трех ценопопуляциях по шкале термоклиматической является мезовалентным, по континентальности климата – гемизвравалентным, по оброклиматической – гемистеновалентным, по азотообеспеченности – стеновалентным (табл.8). Реализованная экологическая валентность в ценопопуляциях в березняке рудерально-разнотравном и в березняке разнотравном по фактору кислотности почвы составляет 0,20 и 0,18 и по условиям освещенности 0,19 и 0,13, что свидетельствует о стеновалентности вида. *A. reptans L.* в злаково-разнотравном сосняке с елью и единичным дубом гемизвравалентен по шкале кислотности и мезовалентен по освещенности.

Таблица 9

Коэффициент экологической эффективности *A. reptans L.*

в исследованных площадях

| К.ес.эфф., % | Шкалы | | | | | |
|--------------|-------|------|------|------|------|------|
| | Tm | Kn | Om | Nt | Rc | Lc |
| ЦП1 | 81,4 | 83,6 | 91,5 | 44,4 | 23,5 | 33,9 |
| ЦП2 | 84,7 | 89,0 | 91,5 | 44,4 | 21,2 | 23,2 |
| ЦП3 | 79,7 | 89,0 | 87,2 | 28,9 | 70,6 | 89,3 |

Рассчитав коэффициент экологической эффективности (табл.9), мы графически изобразили данные. По климатическим шкалам во всех трех ЦП *A. reptans L.* наиболее полно использует потенциальную нишу от 79,7% до 91,5%. По шкалам кислотности и освещения вид в злаково-разнотравном сосняке с елью и единичным дубом занимает 70,6% и 89,3%, а в березняке рудерально-разнотравном и в березняке разнотравном от 21,2% до 33,9% потенциальной ниши (рис.12). Это говорит о том, что ЦП *A. reptans L.* в заказнике находится в более благоприятных условиях обитания.

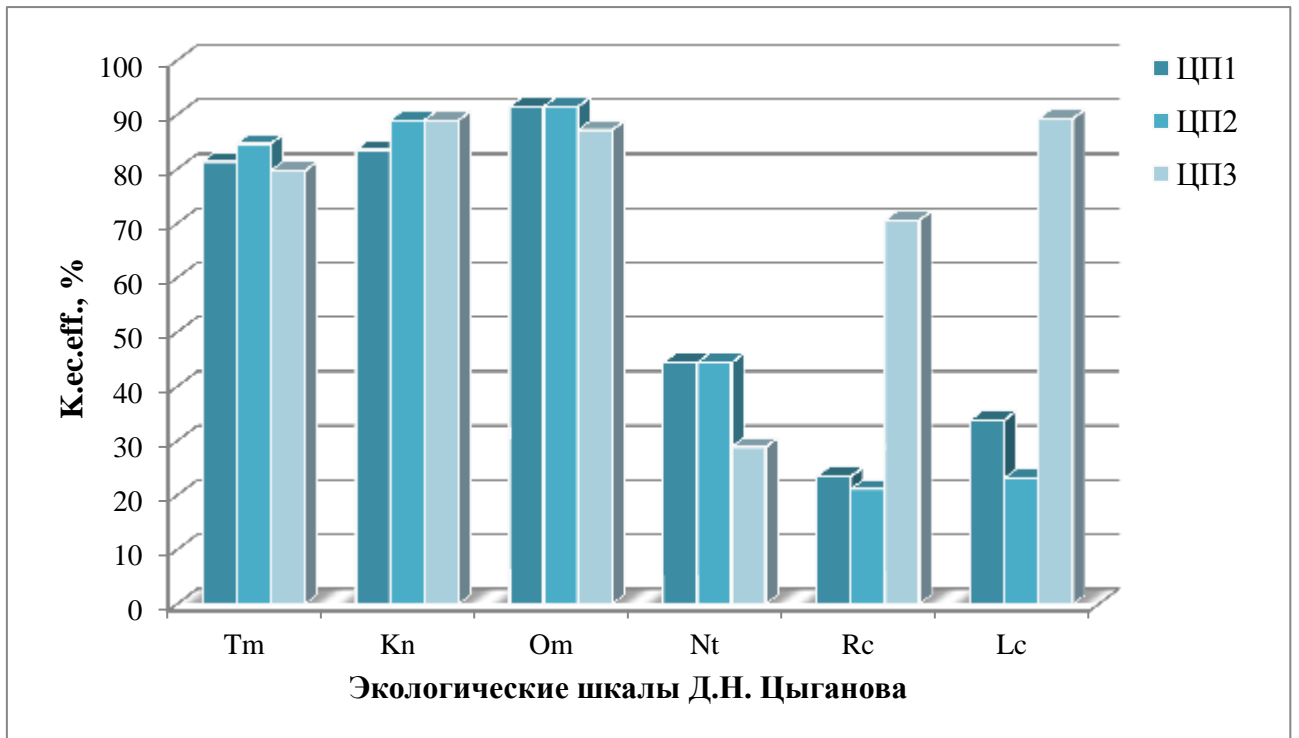


Рис. 12. Коэффициент экологической эффективности *A. reptans L.* на пробных площадях: Tm – термоклиматическая шкала, Kn – континентальности климата, Om – оброклиматическая шкала, Nt – богатство почвы азотом, Rc – кислотность почвы, Lc – освещенность.

ГЛАВА 4. ДЕМОГРАФИЧЕСКИЕ ПОКАЗАТЕЛИ И ОНТОГЕНЕТИЧЕСКИЕ СПЕКТРЫ ИЗУЧЕННЫХ ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ

Всего изучено в лесопарке Лебяжье 760 особей *A. reptans* L., а в ГПКЗ «Балтасинский» – 421 особей. Рассмотренные экземпляры распределены нами по онтогенетическим состояниям на основании морфологических признаков, описанных в «Онтогенетическом атласе лекарственных растений» (Жукова, 2000).

Онтогенез генеты:

Проростки развивают розеточный побег. Семядоли овально-яйцевидные голые. Первые листья всходов супротивные, овальные, с неровно-волнистыми краями, черешки длинные. Корневая система представлена главным и боковыми корнями.

Ювенильные особи состоят из розеточного побега, имеющего 1-2 пары листьев с широкоовальными пластинками. Семядоли отсутствуют. Длина листовых пластинок колеблется от 0,5 до 6,2 см. У ювенильных особей по мере развития настоящих листьев из узлов побега напротив каждого листа развивается придаточный корень, и их корневая система смешанного типа представлена уже системой разветвленного главного корня и придаточными корнями.

Имматурные особи имеют главный розеточный побег с 2-3 парами выемчато-зубчатых длинночерешковых с овальной пластинкой листьев. В пазухах прошлогодних листьев заложены слаборазвитые (0,1-0,2 мм) боковые почки, из которых не развиваются столоны. Корневая система состоит из системы разветвленного главного и придаточных корней. Абсолютный возраст особи – 2-3 года.

Семенные особи составляют очень незначительную часть исследованных растений живучки ползучей. Подавляющее большинство из них являются ракетами, или побегами вегетативного происхождения.

Онтогенез раметы:

Имматурные раметы – молодые, отделившиеся от материнского растения, розеточные побеги. Они отличаются от имматурных особей наличием остатков столона, их корневая система состоит из малоразветвленных придаточных корней. Размеры листьев имматурных особей и рамет одинаковы и составляют в среднем $10,57 \pm 0,12$ см. В этом возрастном состоянии в подзоне средней тайги Республики Коми растения находятся от 1 до 6 и более лет.

В дальнейшем описании возрастных состояний живучки ползучей объединено описание особей семенного и побегов вегетативного происхождения.

Виргинильные растения представляют розеточный укороченный побег с 2-4 парами листьев, в пазухах нижних листьев которого развиваются почки, дающие начало столонам. Длина наибольшего листа таких растений составила в среднем $11,80 \pm 0,13$ см. На побеге развивается $1,6 \pm 0,4$ столона. Их развитие происходит в течение всего сезона, часть пазушных почек побега в состоянии покоя. Корневая система состоит из придаточных корней, у особей иногда сохраняется главный корень. После укоренения молодых розеточных побегов до распада плагиотропной части столона виргинильные растения представляют парциальный куст. На границе ареала молодые розетки переходят в это возрастное состояние на 2-3-й год жизни, но чаще – в более поздние сроки.

Генеративные растения состоят из полурозеточного генеративного побега. Цветочная почка часто закладывается осенью. Весной происходит одновременное развитие удлиненного генеративного побега и столонов из пазушных почек розетки. В районе исследований на парциальном побеге развивается единственный цветонос с 7-14 ложными мутовками. Высота удлиненного генеративного побега $21,49 \pm 0,48$ см, длина соцветия $13,92 \pm 0,37$ см. Столоны в ряде местообитаний отсутствуют. Новая генерация листьев и корней на побеге не развивается.

Сенильные растения имеют побеги, на которых в следующий год после цветения образуются столоны из проснувшихся пазушных почек. Они дают начало новым парциальным побегам. Корневая система развивается только на новой розетке и состоит из придаточных корней.

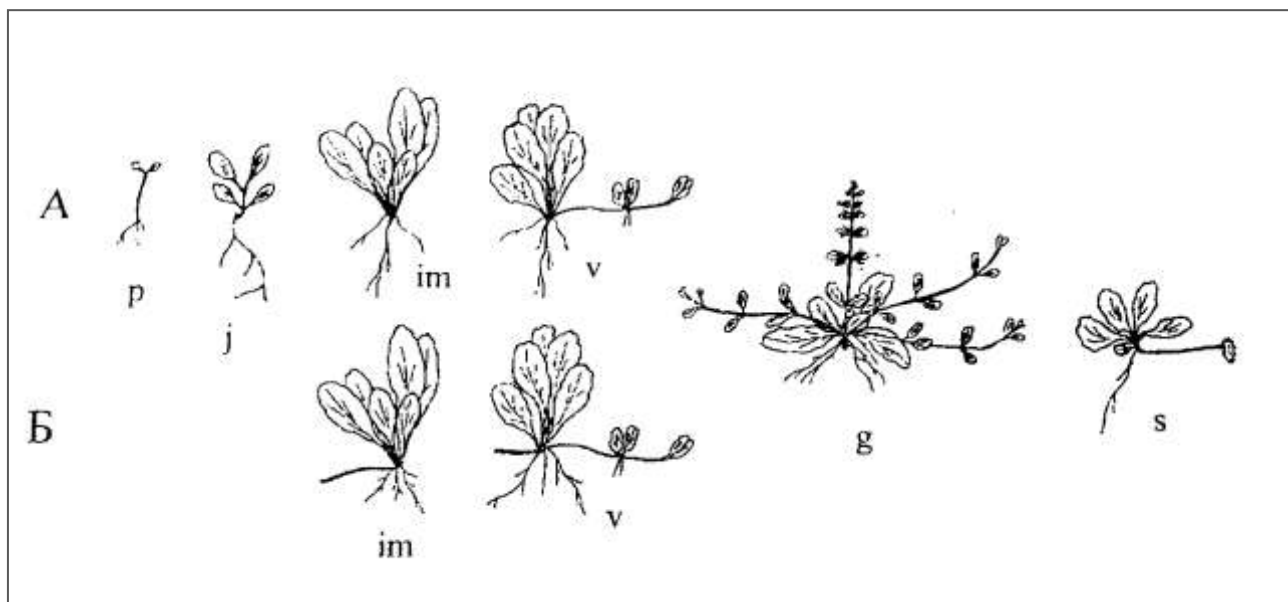


Рис. 13. Онтогенез генеты (А) и раметы (Б) *A. reptans* L. (Онтогенетический атлас..., 2000): р – проростки, j – ювенильные, im – имматурные, v – виргинильные, g – генеративные, s – сенильные особи

В каждой ЦП *A. reptans* L. в ходе исследования были измерены биометрические показатели: длина и ширина листа, высота розетки у ювенильных, имматурных и виргинильных особей, количество столонов у виргинильных и генеративных фракций, высота цветоносного побега и длина соцветия генеративных растений. По полученным данным сделали статистический анализ с помощью программы «STATISTICA 5,5», который позволил определить достоверность выделения онтогенетических состояний особей живучки.

Сравнение онтогенетических состояний *A. reptans L.* в ЦП1 по морфометрическим показателям

| Онто-ген. сост. | Морфометрические показатели (средние значения) | | | | | |
|-----------------|--|------------------------------|--------------------|---------------------|--------------------------------|--------------------|
| | Ширина листовой пластинки, см | Длина листовой пластинки, см | Высота розетки, см | Колич. столонов, шт | Высота цветоносного побега, см | Длина соцветия, см |
| j | 2,0 ± 0,14* | 4,2 ± 0,22* | | | | |
| im | 3,5 ± 0,14* | 7,4 ± 0,34* | 7,7 ± 0,31* | | | |
| v | 3,0 ± 0,15* | 6,8 ± 0,30 | 5,1 ± 0,21* | 2,8 ± 0,28* | | |
| g | | | | 4,7 ± 0,39* | 21,5 ± 0,50 | 8,2 ± 0,20 |

Примечание: * – между двумя выборками имеются значимые отличия при уровне вероятности $p < 0,05$; ± - ошибка средней арифметической

Таблица 11

Сравнение онтогенетических состояний *A. reptans L.* в ЦП2 по морфометрическим показателям

| Онто-ген. сост. | Морфометрические показатели (средние значения) | | | | | |
|-----------------|--|------------------------------|--------------------|---------------------|--------------------------------|--------------------|
| | Ширина листовой пластинки, см | Длина листовой пластинки, см | Высота розетки, см | Колич. столонов, шт | Высота цветоносного побега, см | Длина соцветия, см |
| j | 1,8 ± 0,12* | 3,7 ± 0,16* | | | | |
| im | 2,6 ± 0,11* | 7,1 ± 0,26* | 7,1 ± 0,24 | | | |
| v | 2,8 ± 0,08 | 7,8 ± 0,16* | 6,5 ± 0,21 | 3,9 ± 0,36 | | |
| g | | | | 3,7 ± 0,30 | 22,5 ± 0,76 | 11,7 ± 0,56 |

Примечание: * – между двумя выборками имеются значимые отличия при уровне вероятности $p < 0,05$; ± - ошибка средней арифметической

Сравнение онтогенетических состояний *A. reptans* L. в ЦПЗ по морфометрическим показателям

| Онто-ген. сост. | Морфометрические показатели (средние значения) | | | | | |
|-----------------|--|------------------------------|--------------------|---------------------|--------------------------------|--------------------|
| | Ширина листовой пластинки, см | Длина листовой пластинки, см | Высота розетки, см | Колич. столонов, шт | Высота цветоносного побега, см | Длина соцветия, см |
| j | 1,5 ± 0,07* | 4,1 ± 0,16* | | | | |
| im | 3,2 ± 0,12* | 7,7 ± 0,23* | 7,1 ± 0,39* | | | |
| v | 4,0 ± 0,12* | 9,0 ± 0,40* | 8,5 ± 0,53* | 2,7 ± 0,21* | | |
| g | | | | 4,1 ± 0,50* | 23,5 ± 1,31 | 13,0 ± 1,08 |

Примечание: * – между двумя выборками имеются значимые отличия при уровне вероятности $p < 0,05$; ± - ошибка средней арифметической

По таблице 10 видно, что между онтогенетическими состояниями имеются значимые отличия. В первой ценотической популяции достоверность отличий не подтверждается между имматурными и виргинильными фракциями по признаку длины листовой пластинки. В ЦП2 не наблюдаются значимые отличия в высоте розетки между имматурными и виргинильными особями, в количестве столонов между генеративными и виргинильными фракциями (табл.11). ЦПЗ характерно достоверность отличий онтогенетических состояний (табл. 12) по всем морфометрическим показателям.

Сделав статистическую обработку по критерию Ньюмана-Кейлса, мы можем утверждать, что особи в березняке рудерально-разнотравном, в березняке разнотравном и в злаково-разнотравном сосняке с елью и единичным дубом по морфометрическим показателям не имеют значимых отличий (табл.13) при уровне вероятности $p < 0,05$. Это говорит о целостности вида.

Сравнение особей разных онтогенетических состояний по
морфометрическим показателям

| Онтогенети- ческие состояния | Морфометрические показатели (средние значения) | ЦП1 | ЦП2 | ЦП3 |
|------------------------------------|--|------------|------------|------------|
| Ювенильные | Ширина листовой пластинки, см | 2,0 ± 0,1 | 1,8 ± 0,1 | 1,5 ± 0,1 |
| | Длина листовой пластинки, см | 4,2 ± 0,2 | 3,7 ± 0,2 | 4,1 ± 0,2 |
| Имматурные | Ширина листовой пластинки, см | 3,5 ± 0,1 | 2,6 ± 0,1 | 3,2 ± 0,1 |
| | Длина листовой пластинки, см | 7,4 ± 0,3 | 7,2 ± 0,2 | 7,7 ± 0,2 |
| | Высота розетки, см | 7,7 ± 0,3 | 7,1 ± 0,2 | 7,1 ± 0,4 |
| Виргинильные | Ширина листовой пластинки, см | 3,0 ± 0,2 | 2,8 ± 0,1 | 4,0 ± 0,1 |
| | Длина листовой пластинки, см | 6,8 ± 0,3 | 7,8 ± 0,2 | 9,0 ± 0,4 |
| | Высота розетки, см | 5,1 ± 0,2 | 6,5 ± 0,2 | 8,5 ± 0,5 |
| | Количество столонов, шт | 2,8 ± 0,3 | 3,9 ± 3,4 | 2,7 ± 0,2 |
| Генеративные | Высота цветоносного побега, см | 21,5 ± 0,5 | 22,5 ± 0,8 | 23,5 ± 1,3 |
| | Длина соцветия, см | 8,2 ± 0,2 | 11,7 ± 0,6 | 13,0 ± 1,1 |
| | Количество столонов, шт | 4,7 ± 0,4 | 3,7 ± 0,3 | 4,1 ± 0,5 |

Примечание: ± - ошибка средней арифметической

Показатель плотности для ЦП *A. reptans L.* является демографическим критерием, который отражает остроту конкурентных отношений между особями. Так, у многолетников под влиянием плотности резко уменьшается доля растений переходящих к цветению, уменьшается вероятность образования генеративных побегов. Плотность влияет на скорость развития растений и, соответственно, на продолжительность жизни. Важное регуляторное значение имеет воздействие плотности на смертность особей в популяции. Зависимая от плотности, смертность направлена против неограниченного роста популяции в условиях ограниченных ресурсов и стабилизирует численность в некоторых пределах (Марков, 1956; Ценопопуляции растений, 1988).

Таблица 17

Плотность ценопопуляций *A. reptans L.*
на пробных площадях (ос./ 1 м²)

| Онтогенетические состояния | ЦП1 | ЦП2 | ЦП3 |
|----------------------------|------|------|------|
| p | 0,3 | 0,4 | 0,7 |
| j | 1,8 | 1,2 | 2,3 |
| im | 2,9 | 3,2 | 2,7 |
| v | 1,5 | 2,4 | 2,5 |
| g | 5,6 | 16,2 | 11,6 |
| s | 2,0 | 0,8 | 1,4 |
| общая | 14,0 | 24,0 | 21,0 |

Ценопопуляция в березняке разнотравном имеет самую высокую плотность – 24 ос./1 м². Генеративная фракция составляет 16,2 ос./1 м², то есть больше половины от общей плотности, а прегенеративные – 6,8. В березняке рудерально-разнотравном плотность ЦП1 ниже – до 14 ос./1 м². На долю генеративных растений приходится 5,6 ос./1 м², а прегенеративных – 6,2. ЦП в злаково-разнотравном сосняке с елью и единичным дубом имеет общую

плотность – 21 ос./1 м² (генеративные – 11,6; прегенеративные – 7,5 ос./1 м²). Высокая плотность, наличие молодых особей семенного и вегетативного происхождения, преобладание в возрастном спектре генеративных растений в ЦП2 и ЦП3 указывает на оптимальное состояние данной ценопопуляции. Низкая плотность ЦП1 может быть вызвана тем, что данная территория характеризуется значительной степенью синантропизации фитоценоза.

По данным таблицы 4 (Приложение 3) мы составили онтогенетические спектры *A. reptans* L. на исследованных территориях. Анализируя эти спектры (рис. 14-16) можно утверждать, что максимум приходится на особи генеративных состояний. По классификации А.А. Уранова (1975) исследованные ЦП делятся на полночленные, представленные особями всех онтогенетических состояний, и неполночленные, в которых отсутствуют особи отдельных онтогенетических состояний. Все 3 изученные нами ЦП относятся к полночленным.

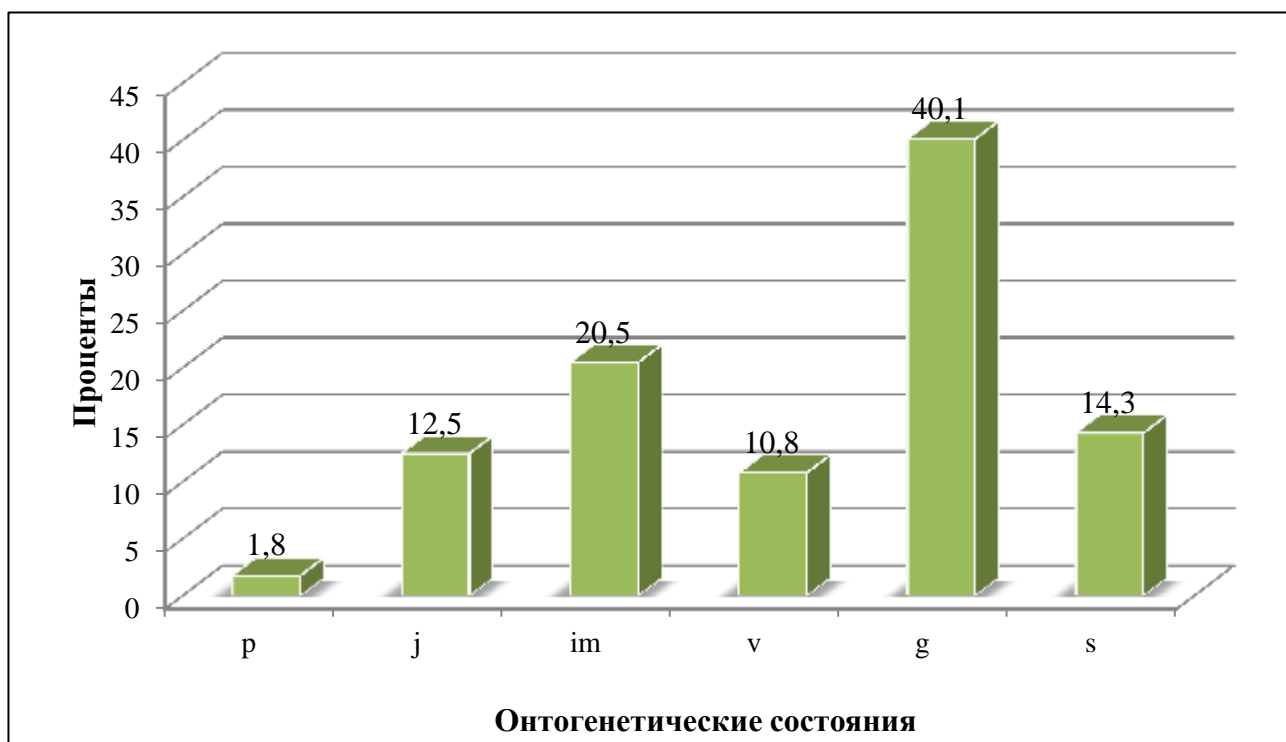


Рис. 14. Онтогенетический спектр ЦП *A. reptans* L. в березняке рудерально-разнотравном (лесопарк «Лебяжье»)

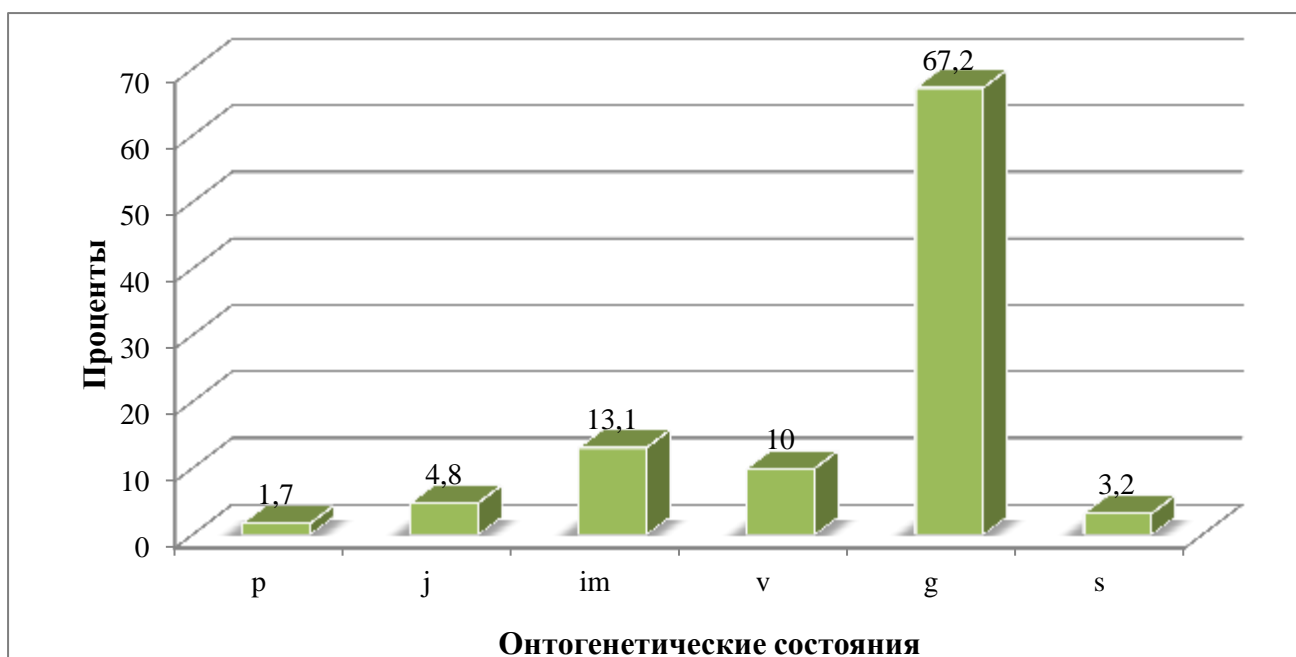


Рис. 15. Онтогенетический спектр ЦП *A. reptans L.* в березняке
разнотравном (лесопарк «Лебяжье»)

В результате наших исследований получены данные о том, что все три ЦП по классификации Т.А. Работнова (1950) можно отнести к нормальным. Регрессивные ценотические популяции, состоящие из особей постгенеративной фракции, и инвазионные, представленные только особями прегенеративной фракции нами обнаружены не были.



Рис. 16. Онтогенетический спектр ЦП *A. reptans L.* в злаково-разнотравном
сосняке с елью и единичным дубом (ГПКЗ «Балтасинский»)

Нормальные ЦП отличаются наибольшим содержанием растений генеративного периода. В ЦП1 генеративные особи составляют 40,1%, ЦП2 – 67,2%, ЦП3 – 54,9%. Содержание постгенеративной фракции небольшое, от 3,2 до 14,3% (рис. 14-16). Характерный онтогенетический спектр *A. reptans L.* центрированный. Такой тип спектра отличается преобладанием генеративных особей, свойственен видам, у которых слабо выражен период старения в онтогенезе. Таким образом, все ценопопуляции *A. reptans L.* способны к самоподдержанию.

Основные процессы, которые вызывают изменения в онтогенетической структуре ценопопуляций – отмирание особей и переход их в следующее онтогенетическое состояние. Так как исследования проходили на территориях с различной степенью антропогенной нагрузки, для сравнения ценопопуляций мы использовали индексы восстановления и замещения. Результаты расчетов занесены в таблицу 18.

Таблица 18

Показатели популяционных индексов для *A. reptans L.* в различных условиях местообитания

| Ценопопуляции | Индекс восстановления | Индекс замещения |
|---------------|-----------------------|------------------|
| ЦП1 | 1,09 | 0,80 |
| ЦП2 | 0,41 | 0,40 |
| ЦП3 | 0,65 | 0,58 |

Таким образом, в первой ЦП индекс восстановления равен 1,09, то есть больше 1. Это говорит о том, что ЦП1 устойчива и прегенеративные фракции могут заместить особи генеративной фракции. В ЦП2 и ЦП3 индексы восстановления снижаются (0,41 и 0,65), что говорит о меньшей плотности прегенеративной фракции и меньшей устойчивости данных популяций, потому как подрост не может в достаточной степени заместить особей генеративной фракции.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ И ВЫВОДЫ

В заключение отметим, что территории произрастания изучаемого нами вида *A. reptans* L. отличаются по степени антропогенной нагрузки. Доказательством тому служит увеличение доли терофитов в березняке рудерально-разнотравном (до 10,3 %), что характерно для антропогенно нарушенных территорий. В злаково-разнотравном сосняке с елью и единичным дубом терофиты занимают лишь 2,7%. По коэффициенту синантропизации исследуемые местообитания в лесопарке имеют значительную степень ($K_c \geq 31\%$), а в заказнике слабую степень ($K_c=0-15,9\%$) синантропизации фитоценоза (Ильминских, 1993).

A. reptans L. наиболее полно использует потенциальную нишу по климатическим факторам. В исследованных площадях вид по шкале термоклиматической является МВ, по континентальности климата ГЭВ, по оброклиматической шкале ГСВ. Реализованная экологическая валентность в ценопопуляциях в березняке рудерально-разнотравном и березняке разнотравном по фактору кислотности почвы составляет 0,20 и 0,18, и по условиям освещенности 0,19 и 0,13, что свидетельствует о стеновалентности вида. *A. reptans* L. в злаково-разнотравном сосняке с елью и единичным дубом ГЭВ по шкале кислотности и МВ по освещенности. Коэффициент экологической эффективности по климатическим шкалам составляет от 79,7% до 91,5%. По шкалам Rс и Lс вид в злаково-разнотравном сосняке с елью и единичным дубом занимает 70,6% и 89,3%, а в березняке рудерально-разнотравном и березняке разнотравном от 21,2% до 33,9% потенциальной ниши. Это говорит о том, что ценопопуляция *A. reptans* L. в заказнике находится в более благоприятных условиях обитания.

В каждой ЦП *A. reptans* L. в ходе исследования были измерены морфометрические показатели. По полученным данным мы сделали статистический анализ с помощью программы «STATISTICA 5,5». В итоге, все изученные особи были правильно выделены по возрастным состояниям. Особи

в исследованных ЦП по морфометрическим показателям не имеют значимых отличий при уровне вероятности $p < 0,05$, что свидетельствует о целостности вида.

Онтогенетические спектры ценопопуляций *A. reptans L.* по классификации А.А. Уранова (1975) являются полночленными, по классификации Т.А. Работнова (1950) нормальными. Абсолютный максимум во всех трех ЦП приходится на генеративные особи (ЦП1 – 40,1%, ЦП2 – 67,2%, ЦП3 – 54,9%). Учитывая индекс восстановления (1,09) первая ЦП устойчива и прегенеративные фракции могут заместить особи генеративной фракции. В ЦП2 и ЦП3 индексы восстановления снижаются (0,41 и 0,65), что говорит о меньшей устойчивости данных популяций.

Исходя из результатов исследований, можно сделать следующие выводы:

1. Ценопопуляции *A. reptans L.* участвуют в составе, как коренных, так и вторично-производных лесов, являясь одним из малочисленных видов растительного сообщества.

2. *A. reptans L.* наиболее полно использует потенциальную нишу в злаково-разнотравном сосняке с елью и единичным дубом. Коэффициент экологической эффективности в исследованных площадях по климатическим шкалам составляет от 79,7 до 91,5%, по почвенным – от 21,2 до 70,6%, по условиям освещенности – от 23,2 до 89,3%. Самый высокий коэффициент по шкале кислотности и освещенности имеет злаково-разнотравный сосняк с елью и единичным дубом.

3. Особи *A. reptans L.* в березняке рудерально-разнотравном, в березняке разнотравном и в злаково-разнотравном сосняке с елью и единичным дубом по морфометрическим показателям не имеют значимых отличий при уровне вероятности $p < 0,05$.

4. Онтогенетические спектры ЦП *A. reptans L.* полночленные, нормальные, абсолютный максимум приходится на генеративные особи (ЦП1 – 40,1%, ЦП2 – 67,2%, ЦП3 – 54,9%).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Алексеева Л.И., Тетерюк Л.В., Володин В.В., Колегова Н.А. Динамика содержания экистероидов у *Ajuga reptans L.* на северной границе ее ареала// Растительные ресурсы. 1998. № 4. С.56-61.
2. Атлас Республики Татарстан / под ред. Б.Г. Петрова. М.: Картография, 2005. – С. 42-49
3. Бакин О.В., Рогова Т.В., Ситников А.П. Сосудистые растения Татарстана. – Казань: Изд-во КазГУ, 2000. – 496 с.
4. Ботаника. Энциклопедия «Все растения мира»: Пер. с англ. = Botanica / ред. Д. Григорьев и др. — М.: Koenemann, 2006 (русское издание). – С. 71. – 1020 с.
5. Восточноевропейские леса: история в голоцене и современность; отв. ред. Смирнова О.В.// центр по проблемной экологии и продуктивности лесов. Кн.2. – М.: Наука, 2004. – 479 с.
6. Гайсин И.Т. Охрана природы региона: учебн. пособие, – Казань: Тан-Заря, 1998. – С.42-45.
7. Глотов Н.В., Кошпаева М.М. Рекомендации по проведению опытов на пришкольном участке, – Йошкар-Ола: МарГУ, 1998. – 39 с.
8. Головки Т.К., Пыстина Н.В. Альтернативное (цианидустойчивое) дыхание и соотношение дыхательных путей в листьях теневыносливого растения *Ajuga reptans L.* // Вестник Башкирского ун-та. – 2001. – №2. – С.24-26.
9. Государственный доклад о состоянии природных ресурсов и об охране окружающей среды РТ в 2007 году. – Казань: Заман, 2008. – 478 с.
10. Государственный реестр ООПТ в РТ. Издание второе. – Казань, Издательство «Идел-Пресс», 2007. – 408 с.
11. Губанов И. А., Киселева К. В., Новиков В. С., Тихомиров В. Н. Иллюстрированный определитель растений Средней России. – М.: Т-во научных изданий КМК, Ин-т технологических исследований, 2004. – Т. 3:

- Покрытосеменные (двудольные: раздельнолепестные). – С. 59, 60, 111. – 520 с.
12. Диагнозы и ключи возрастных состояний эфемероидов. М.: изд-во МГПИ, 1987. – 80 с.
13. Диагнозы и ключи возрастных состояний лесных растений. Деревья и кустарники / Чистякова А.А., Заугольнова А.Б., Лещинский Н.Б. и др.; Под ред. О.В. Смирновой. – М.: Прометей, 1989. – Ч. 1. – 102 с.
14. Дымова О. В., Гриб И., Головки Т. К. // Физиология растений. – 2010. – Т. 57. – С. 809-818.
15. Животные и растения. Иллюстрированный энциклопедический словарь. – М.: Эксмо, 2007. – С. 418-419. – 1248 с.
16. Жукова Л.А. Популяционная жизнь луговых растений / Л.А. Жукова. – Йошкар-Ола: РИИК «Ланар», 1995. – 225 с.
17. Жукова Л.А., Шестакова Э.В. Введение // Онтогенетический атлас лекарственных растений. – Йошкар-Ола, 1997. – С. 3-27.
18. Жукова Л.А. Оценка экологической валентности видов основных эколого-ценотических групп / Л.А. Жукова // Восточно-европейские леса. – М.: Наука, 2004. – Кн. 1. – С. 256-270
19. Жукова Л.А., Ведерникова О.П. Анализ природных ценопопуляций лекарственных растений с помощью экологических шкал и популяционных параметров // Популяции в пространстве и времени: сб. материалов VIII Всероссийского популяционного семинара. – Н.Новгород, 2005. – С. 49-51.
20. Жукова Л.А. Оценка биоразнообразия в свете концепций популяционной экологии // Принципы и способы сохранения биоразнообразия: сб. материалов II Всероссийской научной конференции. – Йошкар-Ола, 2006. – С. 8-9.

- 21.Ильминских Н.Г. Флорогенез в условиях урбанизированной среды (на примере городов Вятско-Камского края). Автореф. дис. докт. биол. наук. – СПб., 1993. – 36 с.
- 22.Колобов Н.В. Климат среднего Поволжья. – Казань: Изд-во Казанского университета, 1968. – 252 с.
- 23.Корчагин А.А. Внутривидовой (популяционный) состав растительных сообществ// полевая геоботаника. – М., Ленинград: Наука, 1964. – с 63-130.
- 24.Красная книга Республики Татарстан: Животные, растения, грибы. Издательство «ПРИРОДА», издательство ТОО «СТАР», Казань 1995. – 452 с.
- 25.Красная книга Республики Татарстан (животные, растения, грибы). Казань: Идел-Пресс, 2006. – 832 с.
- 26.Красная книга СССР. – М.: Лесная промышленность, 1978. – 460 с.
- 27.Красная книга СССР. 2-е изд. М.: Лесная промышленность, 1984. – 478 с.
- 28.Лакин Г.Ф. Биометрия: Учеб. пособие для биол. спец. Вузов – 4-е изд., перераб. и доп. – М.: Высш. шк., 1990. – 352 с.
- 29.Лесные травянистые растения. Биология и охрана. – М.: Агропромиздат, 1988. – 223 с.
- 30.Маевский П.Ф. Флора средней полосы европейской части России. 10-е изд. Москва: Товарищество научных изданий КМК. 2006. – 600 с.
- 31.Марков С. А. К вопросу о влиянии растений друг на друга в растительных сообществах // Учен. зап. Казанского университета. – 1956. – Т.116, кн.14. – С. 64-89.
- 32.Миркин Б.М., Наумова Л.Г. Краткий курс общей экологии. Часть I: Экология видов и популяций: Учебник. – Уфа: Изд-во БГПУ, 2011. – 206 с.
33. Миркин Б.М., Розенберг Г.С., Наумова Л.Г. Словарь понятий и терминов современной фитоценологии. М.: Наука. 1989. – 222 с.
- 34.Мустафин М.Р., Хузеев Р.Г. Все о Татарстане (Экономико-географический справочник). – Казань: Татарское книжное издательство, 1994. – 164 с.

- 35.Одум Ю. Экология. М.: Мир, 1986. Т.2 – 376 с.
- 36.Онтогенетический атлас лекарственных растений. Под ред. Л.А. Жуковой. – Йошкар-Ола, МарГУ, 1997. – 239 с.
- 37.Онтогенетический атлас лекарственных растений. /под ред. Л.А. Жуковой. – Йошкар-Ола, Т.2. – 2000. – 267 с.
- 38.Плохинский Н.А. Биометрия. 2-е изд. – М.: Изд-во МГУ, 1970. – 367 с.
- 39.Полевая геоботаника. Том 3. // Корчагин А.А., Лавренко Е.М.(ред.). М.-Л.: Наука, 1964. – 530 с.
- 40.Работнов Т.А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах. Т. Бот.ин-та АН СССР, сер. III, 1950 – Геоботаника, вып. 6. – С. 7-204.
- 41.Работнов Т.А. Фитоценология. М.: Изд-во МГУ, 1978. – 384 с.
- 42.Раменский Л.Г. Введение в комплексное почвенно-геоботаническое исследование земель. – М.: Сельхозгиз, 1938. – 619 с.
- 43.Раменский Л.Г., Цаценкин И.А., Чижиков О.Н., Антипов Н.А. Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову. М.: Сельхозгиз, 1956. – 472 с.
- 44.Рогова Т.В., Фардеева М.Б. Флора рекреационных территорий на примере лесопарка «Лебяжье» // региональные проблемы экологии: Тез. докл. сообщ. уч-ов конф. экологов Волжско-Камского края. – Казань, 1985. – Ч.1. – С. 66-67.
- 45.Серебряков И.Г. Экологическая морфология растений. М.: Высшая школа, 1962. – С.378.
- 46.Словарь-справочник терминов по экологии и охране природы. Ибрагимова К.К., Рахимов И.И., Зиятдинова А.И. Учебное пособие. – Казань: Изд-во «Отечество», 2012. – 148 с.
- 47.Сохранение и восстановление биоразнообразия. Колл. авторов. М.: Издательство Научного и учебно-методического центра, 2002. – 286 с.
- 48.Тахтаджян А.Л. Флористические области Земли. – Л.: Наука, 1978. – 247 с.

- 49.Тетерюк Л.В., Дымова О.В., Головки Т.К. Морфофизиологическая и популяционная адаптация *Ajuga reptans* L. на северной границе ареала // Экология. 2001. № 3. С.209-215.
- 50.Толмачев А.И. К истории возникновения и развития темнохвойной тайги. – М.-Л.: изд-во АН СССР, 1954. – 155 с.
- 51.Толмачев А.И. Введение в географию растений. – Л.: Изд-во ЛГУ, 1974. – 244 с.
- 52.Уранов А.А., Смирнова О.В. Классификация и основные черты развития популяций многолетних растений // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1969. Т. 74. № 2. С. 119-134.
- 53.Уранов А. А. Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов / А. А. Уранов // Биол. науки. – 1975. – №2. – С. 7-34.
- 54.Цвелев Н.Н. Семейство губоцветные (*Lamiaceae*, или *Labiatae*) // Жизнь растений. В 6-ти т. / под ред. А. Л. Тахтаджяна. – М.: Просвещение, 1981. – Т. 5. Ч. 2. Цветковые растения. – С. 404-412.
- 55.Ценопопуляции растений. – М.: Наука, 1988. – 183 с.
- 56.Цыганов Д.Н. Фитоиндикация экологических режимов в подзоне хвойно-широколиственных лесов. М.: Наука. 1983. – 196 с.
- 57.Черепанов С.К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). – СПб.: Мир и семья-95, 1995. – 992 с.
- 58.Экологические шкалы и методы анализа экологического разнообразия растений: монография / Л.А. Жукова, Ю.А. Дорогова, Н.В. Турмухаметова [и др.]; под общ. ред. проф. Л.А. Жуковой; Мар. гос. ун-т. – Йошкар-Ола, 2010. – 368 с.
- 59.Экология города Казани. – Казань: Изд-во «Фэн» Академии наук РТ, 2005. – 576 с.
- 60.Конвенции о биологическом разнообразии, 1992. Электронный ресурс: http://www.un.org/ru/documents/decl_conv/conventions/biodiv.shtml

- 61.Официальный Портал Министерства лесного хозяйства РТ. Электронный ресурс: <http://minleshoz.tatarstan.ru/rus/info.php?id=80961>
- 62.Ценофонд лесов Европейской России. Электронный ресурс: <http://cepl.rssi.ru/bio/flora/ecoscale.htm>