

УДК 581.55+519.24

**ЖИЗНЕННОСТЬ И СОСТОЯНИЕ
ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ *Corydalis solida* (L.) Clairv.
В ЗОНЕ ХВОЙНО-ШИРОКОЛИСТВЕННЫХ ЛЕСОВ**

М.Б. Фардеева, Л.Я. Гиниятуллина

Аннотация

Проанализирована динамика численности, плотности, онтогенетической и виталитетной структуры популяций *Corydalis solida* (L.) Clairv. в различных фитоценологических условиях произрастания с учетом антропогенного воздействия, определены некоторые механизмы устойчивости вида. Выявлены биометрические показатели жизнеспособности генеративных особей *C. solida*, определена семенная продуктивность и урожайность вида в разных эколого-ценологических условиях. На основе анализа плотности, онтогенетической и пространственной структур определены размеры элементарно-демографической единицы (ЭДЕ) популяций *C. solida*. Выявлено, что в условиях смешанных лесов либо рекреации размер ЭДЕ увеличивается до 5.88 м², хотя средний размер ЭДЕ составляет 1.2 м². Динамика численности, плотности, семенной продуктивности и урожайности резко снижается в условиях хвойно-широколиственных фитоценозов и рекреации. Случайное распределение особей в пространстве отмечается в 10% случаев только в липняках снетково-пролесниковых, в основном преобладает контагиозный тип пространственной структуры.

Ключевые слова: *Corydalis solida* (L.) Clairv., ценопопуляции, динамика онтогенетической и пространственной структур, базовый спектр, ЭДЕ, семенная продуктивность и урожайность.

Введение

Изучение популяционной организации растений на основе разных параметров – численности, плотности, онтогенетической, виталитетной и пространственной структур, их динамики – позволяет оценить степень благополучия и устойчивости вида в разных сообществах. Понятие «жизненность» принимается к явлениям разного уровня организации. Обычно различают (применительно к растительным объектам): жизнеспособность особи; жизнеспособность ценопопуляции (ЦП); жизнеспособность вида и его динамику в границах ареала. Под жизнеспособностью особи понимается размерность, биомасса, семенная продуктивность. Реальная семенная продуктивность обеспечивает устойчивость вида, а величина биомассы семян – выживаемость в разных экологических условиях. Под виталитетной структурой популяции понимается характер флуктуаций численности и плотности, динамика онтогенетической и пространственной структур. На основе онтогенетических и базовых спектров определяются уровень организованности (полночленные и неполночленные, нормальные, инвазионные и регрессивные) и возрастность (этапы развития) популяций, а также соответствие онтогенетических спектров *характерным* для жизненной формы спектрам, что является диагностическим

показателем состояния – *оптимального, пессимального* либо *критического* [1]. На основе пространственной структуры определяется степень эффективности использования среды, способствующая снижению межвидовой и внутривидовой конкуренции и укреплению вида в сообществе. Для некоторых видов растений созданы балльные оценки жизнестойкости, основанные на биометрических показателях морфоструктуры особей. Они изменяются от 1 до 8 [1–4]. Для того чтобы разработать подобную балльную оценку, необходимо исследовать как можно больше ценопопуляций вида в разных условиях произрастания.

В русскую ботаническую литературу термин «жизненное состояние» впервые был введен В.В. Алехиным для обозначения того, «как чувствует себя то или иное растение в данном сообществе? Находится ли оно в полной гармонии со всеми окружающими его условиями, или же оно с последними едва мирится?». По В.В. Алехину (1938), жизнестойкость – это та или иная приспособленность данного вида к окружающей обстановке, является ли последняя для него вполне благоприятной или, наоборот, при данных условиях растение едва существует [1].

Исследования ценопопуляций *C. solida* проводились в подтаежной зоне хвойно-широколиственных лесов, где условно-коренными сообществами являются елово-сосново-широколиственные леса, широколиственные фитоценозы представляют собой группу длительно-производных липняков, мелколиственные – вторично-производных березняков, осинников и т. п., возникших в результате сукцессии и антропогенных воздействий на месте хвойно-широколиственных. Поэтому и состав почв (дерново-подзолистые) и рН (слабо-кислые или кислые) и состав бореально-неморального разнотравья несколько отличны от условий зоны широколиственных лесов, где *C. solida* является типичным видом группы эфемероидов. Естественно, что подобные фитоценологические и экологические условия будут сказываться на структуре ЦП неморального вида в условиях северной части территории Республики Татарстан (РТ). Хохлатка плотная встречается довольно часто по широколиственным, хвойно-широколиственным и мелколиственным лесам, хотя в пригородных зонах крупных городов декоративный эфемероид из-за сбора цветов и интенсивной рекреации отмечается уже реже. На севере РТ некоторые эфемероиды часто являются редкими растениями, зависимыми как от климатических, так и эколого-ценотических условий, поэтому их популяции требуют постоянного контроля. Цель работы – проанализировать особенности популяционного разнообразия, состояния ЦП, благополучия и приспособления вида в различных экологических условиях.

Для исследований были выбраны 4 участка с разным эколого-ценотическими и антропогенными условиями: рекреационная зона (городской парк «Дубравная» и лесопарк «Лебяжье»), заповедная зона (ВКГПБЗ) и не охраняемая, но менее нарушенная вследствие удаленности от крупных населенных пунктов пригородная зона (лесной массив «Васильево» – остановочная платформа «771-й км»). Все они располагаются в лесном Заволжье, на древних террасах р. Волги в пределах Волжско-Вятского возвышенно-равнинного региона темнохвойно-широколиственных неморально-травяных лесов [6].

Для изучения ЦП *C. solida* использовались следующие методы: геоботанический – описание растительных сообществ по общепринятым методикам [7];

популяционный – для оценки состояния и жизнеспособности ценопопуляций на основе определения динамики численности, плотности, онтогенетической структуры, размеров элементарно-демографической единицы, анализа пространственного размещения; статистический – на основе определения средних значений и коэффициента достоверности Стьюдента; определение виталитетной структуры проводилось по методу Ю.А. Злобина [8]. Ценопопуляции картировались в фитоценозах в виде постоянных, учетных ценопопуляционных локусов размером 12–100 м². С 2003 по 2007 гг. было изучено 24 ценопопуляции.

C. solida размножается только семенами, поэтому в популяции хохлатки можно встретить практически все онтогенетические группы, и каждый побег будет представлять собой самостоятельную особь. Данный вид удобен для популяционно-онтогенетических исследований и изучения как виталитетной, пространственной, так и онтогенетической структур и их динамики в разных условиях произрастания.

C. solida по данным О.В. Смирновой [9] – это многолетний травянистый клубневой вид, вегетативно неподвижный или отличающийся очень небольшой вегетативной продуктивностью, обладает большой холодо- и засухоустойчивостью, что определяет его широкое распространение. В условиях широколиственных лесов (Московская обл.) онтогенетический спектр *C. solida* ярко выраженный левосторонний, где прегенеративные особи преобладают (70–90%), генеративных немного, господствуют молодые генеративные, редко средневозрастные; сенильные и субсенильные отсутствуют либо их очень мало (менее 10%). Семенная продуктивность и урожайность хохлатки плотной высокие, около 20–40 семян / на особь, около 700 семян/м² [10]. Плотность, характеризующая эффективность использования среды, в зоне широколиственных лесов также высокая до 300 особей/м². Пространственная структура, по выражению О.В. Смирновой, носит диффузный характер, то есть относительно равномерное распределение всех особей. Появление компактных клонов происходит в результате партикуляции сенильных особей и отмечается только в нарушенных местах [9]. В зоне хвойно-широколиственных лесов экологические, фитоценотические и климатические условия другие, что и сказывается на устойчивости, жизнеспособности и благополучии вида здесь.

Хвойно-широколиственные сообщества, выбранные для исследований, были представлены следующими ассоциациями: сосняк с елью и липой снытево-осоково-кисличный (ВКГПБЗ – ЦП15 – 2003–2007 гг.), сосняк с липой снытево-ландышевый и снытево-осоково-пролесниковый (Лебяжье – ЦП1, 2, 3, 4 – 2003–2007 гг.), сосняк с березой либо липой снытево-пролесниково-разнотравный (Лебяжье – ЦП5 – 2006 г.; ЦП6, 7 – 2003–2007 гг.; Васильево – ЦП10 – 2007 г.); дубово-липняк снытево-пролесниковый (Васильево – ЦП8; 9; 12 – 2003–2007 гг., опушка – ЦП11 – 2007 г.; ВКГПБЗ – ЦП16, 17, 20, 23 – 2003–2007 гг.), липняк с березой, единично ель и дуб снытево-осоково-пролесниковый (ВКГПБЗ – ЦП18; 19, 21, 22, 24 – 2003–2007 гг.), березняк единично с липой снытево-разнотравный (Дубравная ЦП13, 14 – 2006–2007 гг.). Для удобства исследований и анализа ЦП сгруппировали по типу растительных ассоциаций (хвойно-широколиственный, широколиственный и березовый лес) и антропогенной нарушенности сообществ.

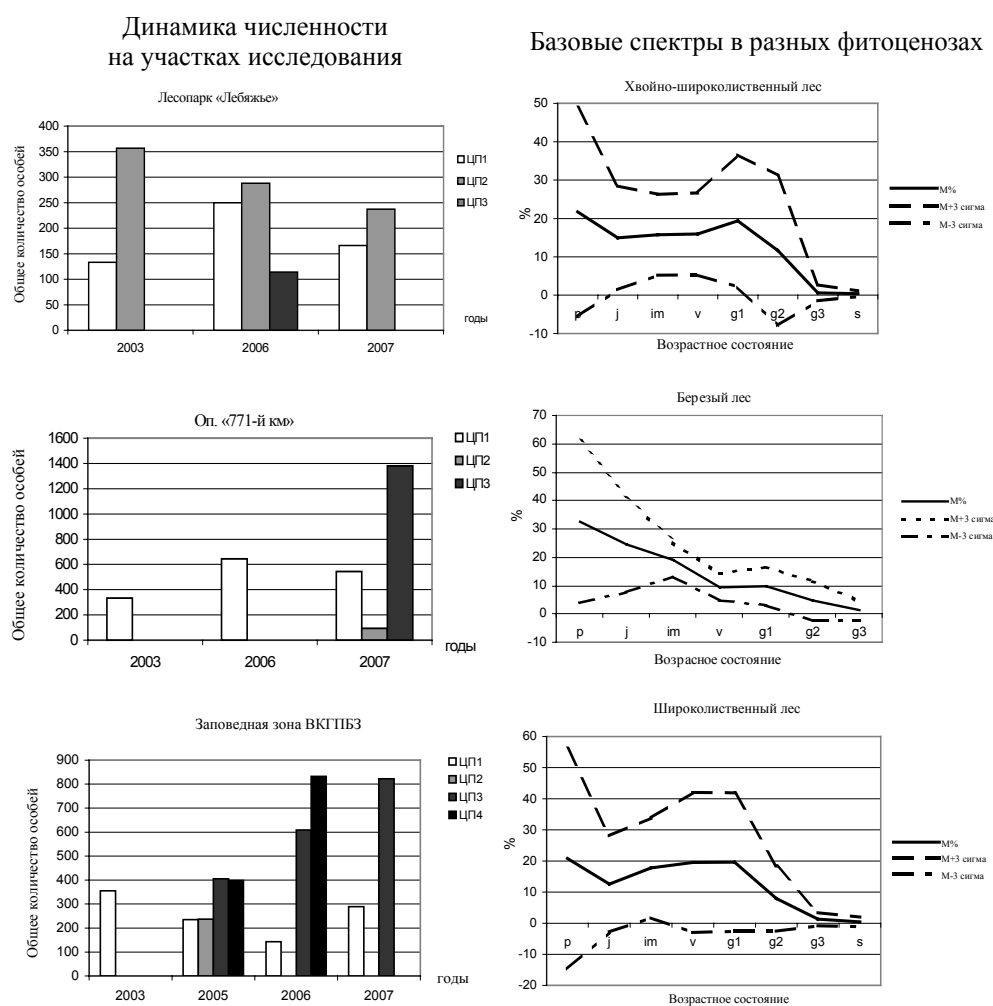


Рис. 1. Динамика численности и базовые спектры *C. solida* в различных эколого-ценологических условиях

Численность ценопопуляций за 2003–2007 гг., хотя и варьирует по годам, в широколиственных сообществах (длительно-производные липняки) на территории заповедника (Раифа) и в лесном массиве «Васильево» очень высокая. По данным 2003–2007 гг. в пригородной зоне оп. «771-й км» *C. solida* отмечается максимальная численность в 2007 г. – 1381 на 12 м², в заповедной зоне – 822–832 на 12 м² (2006, 2007 гг.). Соответственно, плотность здесь варьирует от 115 до 91.3 особей на 1 м² (рис. 1).

Низкая численность и плотность отмечаются только в сосново-березовых и сосново-липовых сообществах на территории лесопарка «Лебяжье» – 355–120 особей на 100 м² (2003–2007 гг.), плотность 3.55–1.2 особей на 1 м², что обусловлено неподходящими почвенными и фитоценологическими условиями и интенсивной рекреацией.

Для видов с простым онтогенезом, размножающихся в основном семенным способом, по данным Л.Б. Заугольной [1], характерный онтогенетический

спектр левосторонний. Как в широколиственных, так и в хвойно-широколиственных лесах онтогенетический спектр *C. solida* ярко выраженный левосторонний, прегенеративные особи преобладают, их доля варьирует от 40 до 80%, доля генеративных составляет 20–35%. Базовые онтогенетические спектры, усредненные за 2003, 2006, 2007 гг., однотипны. Абсолютные максимумы в базовом спектре приходятся на проростки, ювенильные и молодые генеративные особи, что говорит о хорошем возобновлении ЦП (рис. 1).

Однако можно отметить нарушения онтогенетической структуры и, соответственно, базового спектра *C. solida* в березовых парковых сообществах на территории города – «Дубравная» и «Лебяжье». Выживаемость особей на ранних стадиях онтогенеза низкая, поэтому численность ювенильных и имматурных особей незначительная, что не обеспечивает нормального развития ценопопуляций. На рекреационных участках из-за сильного вытаптывания проростков и ювенильных особей, сбора цветов нарушается прохождение полного онтогенеза *C. solida*. Жизненность ЦП в березовых, сосново-березовых, как и сосново-липовых сообществах рекреационной зоны, низкая, а состояние ЦП – пессимальное либо критическое.

В целом можно отметить, что онтогенетический спектр вида более устойчивая характеристика, чем численность и плотность, даже в рекреационных условиях он остается полночленным и характерным для вида. Основным механизмом поддержания и устойчивости вида в разных условиях природопользования и произрастания является высокое семенное возобновление.

Изучение пространственной структуры и динамики ценопопуляций показывает, что должна существовать структурная единица популяционного уровня, наиболее важным демографическим признаком которой является обеспечение непрерывного оборота поколений; такую систему называют элементарной демографической единицей (ЭДЕ). ЭДЕ – это множество разновозрастных особей одного вида, необходимое и достаточное для обеспечения устойчивого оборота поколений на минимально возможной территории [1, 9]. ЭДЕ любого вида растений характеризуется двумя показателями: размерами занимаемого пространства и длительностью оборота поколений.

На основе закартированных ценопопуляционных локусов были рассчитаны размеры ЭДЕ *C. solida* в изученных ЦП. Данные представлены в табл. 1.

Размер ЭДЕ у *C. solida* варьирует от 0.1 до 5.88 м². Как правило, в неподходящих эколого-ценотических условиях (сосняк с елью и липой снытево-осоково-кисличный, заповедник, ЦП15) либо при максимальной антропогенной нагрузке (сосняк с березой снытево-осоково-разнотравный, рекреация, ЦП5) размер ЭДЕ увеличивается до 5.88 и 4.47 м², что обусловлено снижением плотности особей в 8–10 раз (по сравнению с широколиственными и березовыми лесами). Поэтому для прохождения полного онтогенеза требуется большая площадь, где разновозрастные особи распределены по всей площадке довольно рассеяно. Снижение плотности ЦП в сосново-лиственных сообществах заповедника, по-видимому, вызвано неподходящими кислыми почвами и конкуренцией с осоклой волосистой, кислицей обыкновенной, а в рекреации – с лесо-луговым разнотравьем

Табл. 1

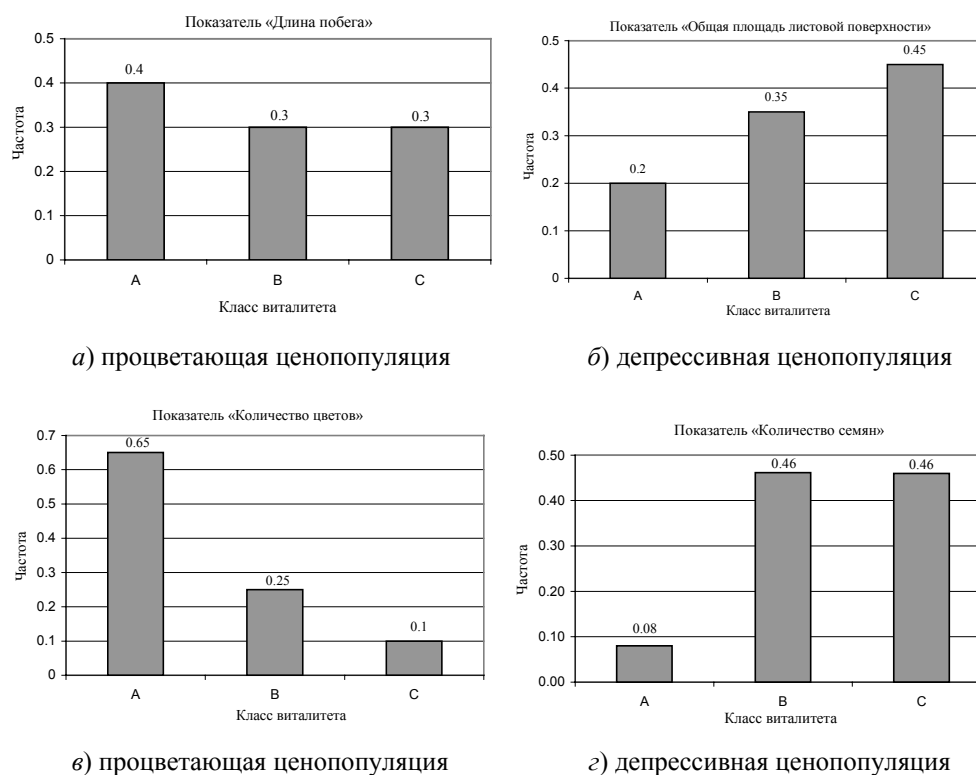
Размер ЭДЕ *C. solida* в ЦП на территории различного природопользования

Ценопопуляции		1–4	5–7	8–12	13–14	15	16–24
Размер ЭДЕ в м ²	Минимальный	0.27	0.82	0.32	0.19	0.39	0.29
	Средний	1.09	2.21	1.08	1.05	1.8	1.15
	Максимальный	2.41	4.47	2.87	2.95	5.88	2.51
	Средняя ЭДЕ	1.26	2.5	1.42	1.39	2.59	1.32
Плотность особей (шт.) в различных радиусах	0.25 м	5.73	5.13	13.42	11.95	1.7	10.1
	0.5 м	38.6	12.57	44.04	40.4	5	37.2
	1 м	47.9	34.6	139.8	124.5	15.1	100.8
	1.5 м	89.3	59.9	253.9	248.9	28.2	188.6
	Средняя плотность	43.9	26.8	109.5	103.5	12.1	81.7

и в целом деградацией лесов. В среднем, максимальный размер ЭДЕ составляет 2.99 м², средний – 1.2 м², минимальный – 0.36 м² (значения усреднены по всем ЦП), что соответствует данным О.В. Смирновой для вида [9], где ЭДЕ на территории широколиственных лесов Подмосковья составляет около 1 м², это характерно и для длительно-производных липняков и светлых березняков зоны хвойно-широколиственных лесов РТ.

Для определения виталитетной структуры ЦП *C. solida* мы исследовали в многолетней динамике 6 ценопопуляций, произрастающих на участках ВКГПБЗ, оп. «771-й км» и «Дубравная», которые отличались типом антропогенных воздействий: ЦП12 (оп. «771-й км») – дубово-липняк снытево-пролесниковый, средняя степень антропогенного воздействия; ЦП14 («Дубравная») – березняк с липой снытево-разнотравный, максимальная степень антропогенного воздействия; ЦП20; 23 (ВКГПБЗ) – дубово-липняк снытево-пролесниковый, опушка, средняя степень антропогенного воздействия (рядом с п. Новополяк) и ЦП22, 24 – липняк снытево-пролесниковый, минимальная степень антропогенного воздействия. Нами использовались 5 морфометрических параметров: общая площадь листовой поверхности, длина побега, диаметр клубня, количество цветков, плодов, семян (для генеративных особей) и вес семян. В основу теории построения виталитетных типов популяций целесообразно в качестве исходного положить случай с расчленением континуума особей разного виталитета на три класса градации: высший, средний и низший, которые соответствуют I, II и III классам виталитета особей [8], где «а» – особи высокого виталитета, «в» – среднего и «с» – низкого виталитета.

Виталитетные спектры, рассчитанные на основе разных морфометрических параметров довольно разнообразны как на территории заповедника, так и на территории города. Как пример мы приводим виталитетные спектры, усредненные для ценопопуляций *C. solida* (ЦП21, 22, 24 в разные годы – 2005, 2006, 2007 гг.) на территории заповедника. Спектр на основе показателей «длина побега», «количество цветов» генеративных особей показал, что ценопопуляции в заповеднике являются *процветающими*. Уже на опушке (ЦП20–23) жизнеспособность ценопопуляции снижается и по параметрам «общая площадь листовой поверхности», «число семян» виталитетная структура ЦП характеризуется как *депрессивная* (рис. 2).

Рис. 2. Виталитетные спектры генеративных особей *C. solida* в ВКГПБЗ

Даже в благоприятных фитоценологических и экологических условиях при минимальной антропогенной нагрузке в длительно-производных липняках заповедника жизненное состояние генеративных особей *C. solida* по ряду биометрических параметров варьирует, что обусловлено поливариантностью развития разных особей в ценопопуляции.

В ценопопуляциях пригородной зоны, как в широколиственных сообществах («Васильево»), так и березняках («Дубравная»), отмечено, что при средней антропогенной нагрузке в широколиственных лесах виталитетный спектр ценопопуляций депрессивный, так как морфометрические показатели виргинильных особей – диаметр клубня, длина побега, общая площадь листовой поверхности – имеют низкие значения жизнестойкости. Прегенеративные особи более зависимы от различных условий среды, чем генеративные. Напротив, виталитетный спектр, рассчитанный для генеративных особей по ряду показателей, характеризует ЦП как *процветающую*. В антропогенно нарушенных березняках («Дубравная») снижаются все морфометрические параметры (кроме длины побега), как виргинильные, так и генеративные особи преимущественно низшего и среднего класса виталитета, а ЦП характеризуется как *депрессивная*.

При переходе к неблагоприятным эколого-фитоценологическим условиям (вторично-производные березняки) *C. solida* может длительно существовать в сообществах, но при этом снижаются процессы фотосинтеза (малая площадь листьев) и накопления питательных веществ (мелкие клубни, короткие кисти, мало цветов и плодов). Увеличение рекреационной нагрузки (уплотнение и задернение

Табл. 2

Семенная продуктивность и урожайность *C. solida* (2006)

Параметры	ЦП20		ЦП22	
	g1	g2	g1	g2
Возрастное состояние				
Общее количество семян на 10 особей	170	383	305	1037
Вес семян, г	0.95	1.32	1.08	2.73
Средний вес одного семени, г	0.0056	0.0034	0.0035	0.0026
Вес семян на 1 м ² , г	0.01	0.003	0.011	0.005
Общий вес семян на 1 м ² , г	0.013		0.0163	
Среднее количество особей на 1 м ²	2	1	3	2
Количество семян на 1 м ²	34	38	91.5	207.4
Общее количество семян на 1 м ²	78		298.9	

Табл. 3

Семенная продуктивность и урожайность *C. solida* (2007)

Параметры	ЦП23		ЦП24	
	g1	g2	g1	g2
Возрастное состояние				
Общее количество семян на 10 особей	60	130	108	310
Вес семян, г	0.32	1.45	0.38	0.82
Средний вес одного семени, г	0.0053	0.0031	0.0035	0.0026
Вес семян на 1 м ² , г	0.0159	0.0165	0.028	0,0057
Общий вес семян на 1 м ² , г	0.032		0.033	
Среднее количество особей на 1 м ²	3	1.5	8	2,2
Количество семян на 1 м ²	18	20	86.4	68,2
Общее количество семян на 1 м ²	38		154.6	

почвы, конкуренция, сбор цветов), по-видимому, особенно влияют на процессы репродукции, что и снижает в целом жизнеспособность особей в городских и пригородных лесах.

Как правило, репродуктивные органы растений более стабильны и в меньшей степени зависят от эколого-фитоценологических условий. Для обоснования данного признака виталитетной структуры ЦП у генеративных особей рассчитывались характеристики семенной продуктивности и урожайности. Их изучение проводилось в дубово-липовых лесах заповедника (ЦП20, 23 – расположена близко к южной опушке у с. Новополяк; ЦП22, 24 в 1 км от опушки). В каждой ЦП случайным образом выбиралось по 10 молодых (g1) и зрелых (g2) генеративных особей, рассчитывался общий вес семян, общее количество семян, вес одного семени, а также общий вес семян и количество семян на 1 м², исходя из плотности генеративных особей в изучаемых ЦП. Полученные данные представлены в табл. 2 и 3. Как количественные, так и весовые характеристики семян *C. solida* варьируют по годам. Вес семян в различные годы (средний вес одного семени) у молодых и зрелых генеративных особей в одних и тех же ЦП остается величиной практически постоянной и, по-видимому, является видовым признаком, однако вес семян молодых генеративных особей чуть больше, чем зрелых, а количество семян всегда больше у зрелых генеративных особей.

В динамике по годам отмечается ярко выраженная закономерность – чем больше семян, тем меньше их средний вес (ЦП22, 24), чем меньше семян, тем

больше их средний вес (ЦП20 и 23), причем вес семян больше у особей на опушке. Величина биомассы семян, как указывает О.В. Смирнова [9], определяет способность растения на ранних этапах онтогенеза выживать в неоптимальных эколого-ценотических условиях. Это один из механизмов устойчивости вида, так как на следующий год из более крупных по весу семян появятся жизнеспособные проростки. Количественные характеристики репродуктивных органов *C. solida* (количество семян на одну особь и 1 м²) варьируют по годам, по-видимому, в зависимости от климатических факторов. При минимальной антропогенной нагрузке в заповеднике, количество семян варьирует от 154 до 298 шт./м², на опушке – 38 и 78 шт./м².

Репродуктивное усилие *C. solida* снижается при ухудшении климатических условий и незначительной антропогенной нагрузке, что отмечается у генеративных особей на территории заповедника

Приживание проростков (семена опадают с недоразвитым зародышем) зависит от почвенных условий, влажности и температуры. В связи с этим семена не выносят пересыхания и погибают в годы с весенней (2007) и летней засухой, в благоприятные – прорастают очень дружно. По данным Т.К. Горышиной [10], в широколиственных лесах число семян *C. solida* в среднем составляет 759 шт./м², всхожесть – около 80%. В условиях хвойно-широколиственных лесов Татарского Заволжья максимальное число семян на 1 м² составило около 300 шт., всхожесть – около 62% в заповеднике. На территории лесопарка «Лебяжье» в рекреации число семян снижалось до 30–50 шт./м² при 50%-ной всхожести, что обусловлено не только низкой численностью генеративных особей, но и плохой продуктивностью, меньшим числом цветов и плодов.

Исследования пространственной структуры популяции проводились на основе картирования онтогенетических групп особей в учетных площадках. Это позволяет выявить закономерности распределения разных онтогенетических групп и судить о внутривидовых взаимоотношениях. Определенный тип пространственного размещения вида позволяет наиболее эффективно использовать природные ресурсы местообитания, противостоять другим видам, произрастающим в фитоценозе, также снижать внутривидовую конкуренцию и обеспечивать нормальное взаимодействие особей внутри популяции для поддержания ее устойчивости в разных экологических условиях.

На основе электронных карт-схем (масштаб 1:20) проводился анализ пространственной структуры с использованием $K(r)$ функции Рипли, реализованной в пакете spatstat [11, 12] среды статистического программирования R [13]. $K(r)$ показывает среднее число особей, находящихся на расстоянии r от любой случайно выбранной точки (особи). Использовалась также парная корреляционная функция (PCF), которая пропорциональна среднему числу особей, встречающихся на расстоянии r от случайно выбранной особи и связана с функцией Рипли: $PCF = K'(r)/2\pi r$. Парная корреляционная функция четче показывает размер скоплений и расстояние между скоплениями [14]. Если график функции выше доверительного коридора, отмечается агрегация, в доверительном коридоре – случайное распределение, если ниже – распределение особей разреженное. Описание метода представлено в работе [15].

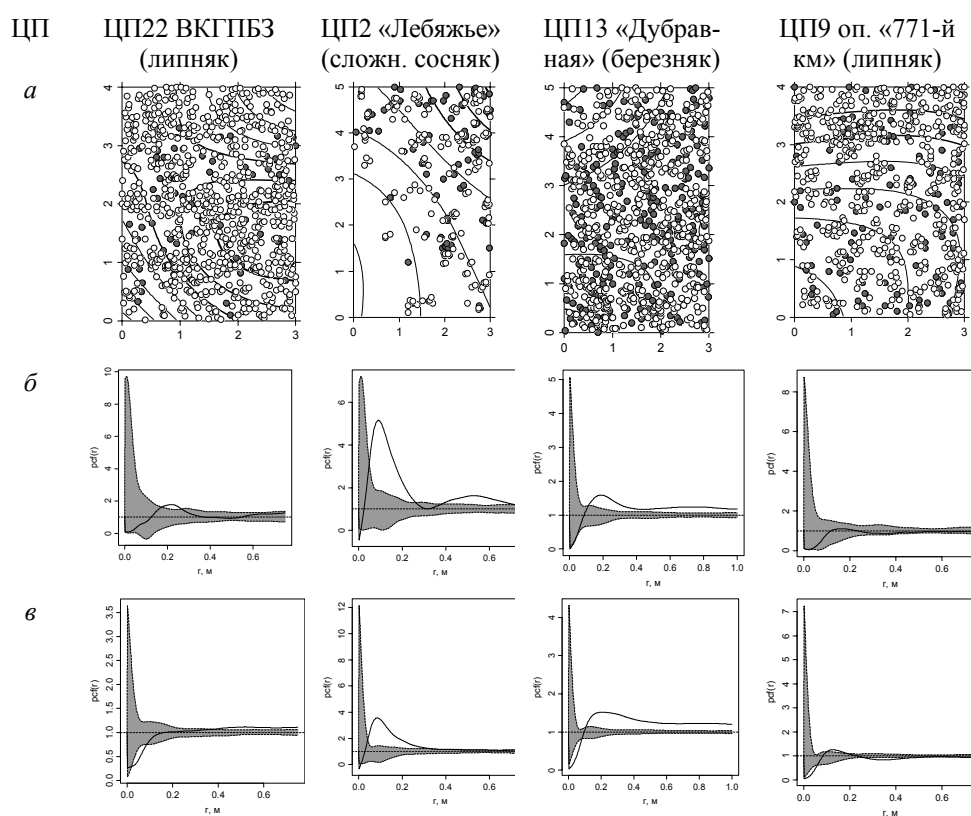


Рис. 3 Типы поведения функции Рипли (PCF) в ЦП *C. solida* при взаимном размещении особей: *a* – карты-схемы локальной плотности разновозрастных особей (белые точки – прегенеративные особи, черные – генеративные) и взаимное распределение особей в пространстве: *б* – генеративных особей; *в* – генеративных и прегенеративных особей

Пространственно-возрастная структура *C. solida* в 90% случаев характеризуется группированием прегенеративных и генеративных особей и формированием скоплений разного радиуса от 0.2–1.5 м (иногда до 3 м), плотности особей в скоплениях разного радиуса представлены в табл. 1.

По выражению Е.Л. Любарского [16], случайное распределение можно рассматривать как «теоретически исходное», возникающее при относительной равномерности условий среды и отсутствии конкурентных взаимовлияний, а степень и характер отклонения вызваны различными биотическими и абиотическими факторами.

При взаимном размещении прегенеративных и генеративных особей первоначально фиксируется незначительное разреживание особей на расстоянии 0.05–0.15 м (рис. 3). По-видимому, это расстояние, которое возникает между ближайшими особями, связанными отношениями родитель (g_1, g_2) и потомок (p, j, im, v), которое определяет площадь репродуктивной активности, приводящий к образованию скоплений – агрегаций 1-го или 2-го порядка.

Случайное распределение отмечается при взаимном распределении генеративных особей в 30% случаев и в 10% случаев при взаимном распределении прегенеративных и генеративных особей только в дубово-липняках и липняках

снытево-пролесниковых, причем часто это зависит и от благоприятных климатических условий (влажной и теплой весны). В ЦП хохлатки плотной чаще отмечаются крупные агрегации 1-го порядка, радиуса 1.5–3 м, разновозрастные, как правило, полночленные в липовых и менее нарушенных березовых лесах. Агрегации малого радиуса (0.2–0.5 м), располагающиеся далее случайно, отмечаются в сложных сосняках (сосново-липовых и сосново-березовых) независимо от типа природопользования. Иногда отмечаются агрегации 2-го порядка (радиусом до 2.5 м), в которые входят более или менее выраженные мелкие агрегации разной плотности особей. Взаимное распределение прегенеративных особей всегда носит контагиозный характер, при этом образуются скопления разного радиуса: в липняках и ненарушенных березняках радиусом 1 м, в сложных сосняках, как в заповеднике, так и рекреации, мелкие, радиусом 0.2 м.

Наиболее благоприятные биотические и абиотические условия складываются в длительно-производных липняках снытево-пролесниковых, только здесь редко отмечается случайный характер распределения. В целом же пространственно-возрастная структура *C. solida* в различных фитоценозах зоны хвойно-широколиственных лесов имеет контагиозно-диффузный характер.

Заключение

Независимо от характера природопользования состояние ЦП *C. solida* ухудшается в условиях сложных сосняков (сосново-липовых и сосново-березовых лесов); эколого-фитоценотические условия здесь наименее благоприятны (снижение освещенности, закисленные почвы, конкуренция со стороны бореально-неморального либо лесо-лугового разнотравья). В широколиственных и березовых лесах эколого-ценотические условия оптимальные, однако в антропогенно нарушенных березняках ряд показателей популяционной структуры ухудшается – сказывается рекреационная нагрузка. Таким образом, в неблагоприятных эколого-ценотических условиях *C. solida* хотя и существует длительное время, численность, плотность и жизненность особей снижается. Тем не менее высокая семенная продуктивность, всхожесть, значительная плотность и характер пространственного размещения являются механизмами поддержания вида в разных экологических и климатических условиях.

Summary

M.B. Fardeeva, L.Ya. Giniyatullina. Vitality and State of Corydalis solida (L.) Clairv. Cenopopulations in the Zone of Coniferous-Deciduous Forests.

Dynamics of the population, density, ontogenetic and vitalitet structure of *Corydalis solida* (L.) Clairv. was analyzed taking into account different phytocoenotic growing conditions and anthropogenic impact. Some mechanisms of the species resistance were identified. Biometric indicators of vitality of *C. solida* generative individuals were revealed. Seed production and yielding capacity of the species in different growing conditions were determined. The size of an elementary demographic unit (EDU) of *C. solida* populations was defined based on the analysis of their density, ontogenetic and spatial structures. It was established that in mixed forests or recreations, the size of EDU increases up to 5.88 m², while its average size is 1.2 m². The dynamics of population, density, seed production and yielding capacity is sharply reduced in conditions of coniferous-deciduous forests and recreations. Random distribution of

individuals is observed in ten percent of cases only in lime groves with ashweed. The contagious type of spatial structure prevails.

Key words: *Corydalis solida* (L.) Clairv., cenopopulations, dynamics of ontogenetic and spatial structures, basic spectrum, elementary demographic unit, seed production, yielding capacity.

Литература

1. Заугольнова Л.Б. Структура популяций семенных растений и проблемы их мониторинга: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – СПб., 1994. – 90 с.
2. Жукова Л.А. Популяционная жизнь луговых растений. – Йошкар-Ола: РИИК «Ланар», 1995. – 224 с.
3. Ценопопуляции растений: основные понятия и структура. – М.: Наука, 1976. – 217 с.
4. Ценопопуляции растений: развитие и взаимоотношения. – М.: Наука, 1977. – 134 с.
5. Алехин В.В. Растительность СССР в основных зонах. – М.: Сов. наука, 1951. – 511 с.
6. Бакин О.В., Рогова Т.В., Ситников А.П. Сосудистые растения Татарстана. – Казань: Казан. гос. ун-т, 2000. – 496 с.
7. Воронов А.Г. Геоботаника. – М.: Высш. шк., 1973. – 383 с.
8. Злобин Ю.А. Принципы и методы изучения ценологических популяций растений. – Казань: Казан. гос. ун-т, 1989. – 145 с.
9. Смирнова О.В. Структура травяного покрова широколиственных лесов. – М.: Наука, 1987. – 226 с.
10. Горьшина Т.К. Экология растений. – М.: Высш. шк., 1979. – 368 с.
11. Ripley B.D. The second-order analysis of stationary point processes // J. Appl. Prob. – 1976. – V. 13, No 2. – P. 255–266.
12. Baddeley A., Turner R., van Lieshout M.-C. et al. SPATSTAT: Spatial Point Pattern analysis, model-fitting and simulation. R package version 1. 8–3. – 2005. – URL: <http://www.spatstat.org/spatstat>, свободный.
13. R Development Core Team. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing. – Vienna, Austria, 2006. – URL: <http://www.R-project.org>.
14. Wiegand T., Gunatilleke S., Gunatilleke N., Okuda T. Analyzing the spatial structure of a Sri Lankan tree species with multiple scales of clustering // Ecology. – 2007. – V. 88, No 12. – P. 3088–3102.
15. Фардеева М.Б., Чижикова Н.А., Бирючевская Н.В., Рогова Т.В., Савельев А.А. Математические подходы к анализу пространственно-возрастной структуры популяций дерновинных видов трав // Экология. – 2009. – № 4. – С. 249–257.
16. Любарский Е.Л. Ценопопуляция и фитоценоз. – Казань: Казан. гос. ун-т, 1976. – 156 с.

Поступила в редакцию
29.07.11

Фардеева Марина Борисовна – кандидат биологических наук, доцент кафедры общей экологии Казанского (Приволжского) федерального университета.

E-mail: orchis@inbox.ru

Гиниятуллина Лилия Якуповна – старший лаборант кафедры зоологии беспозвоночных Казанского (Приволжского) федерального университета.

E-mail: Liliya_Yakupovna@mail.ru