

На правах рукописи

КАРПОВА Ольга Александровна

ОСОБЕННОСТИ СТРУКТУРЫ И РАЗВИТИЯ  
ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ ЛАНДЫША МАЙСКОГО  
В УСЛОВИХ СТЕПНОГО ЗАВОЛЖЬЯ

03.00.16.- экология

Автореферат диссертации на соискание ученой степени  
кандидата биологических наук

Самара 2004





2004-4  
27902

На правах рукописи

КАРПОВА Ольга Александровна

ОСОБЕННОСТИ СТРУКТУРЫ И РАЗВИТИЯ  
ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ ЛАНДЫША МАЙСКОГО  
В УСЛОВИХ СТЕПНОГО ЗАВОЛЖЬЯ

03.00.16.-экология

Автореферат диссертации на соискание ученой степени  
кандидата биологических наук

Самара 2004



792821

Работа выполнена в Самарском муниципальном университете Наяновой

Научный руководитель: заслуженный работник высшей школы РФ,  
доктор биологических наук, профессор  
Матвеев Николай Михайлович

Официальные оппоненты: заслуженный деятель науки РФ,  
доктор биологических наук, профессор,  
Жукова Людмила Алексеевна

доктор биологических наук,  
Саксонов Сергей Владимирович

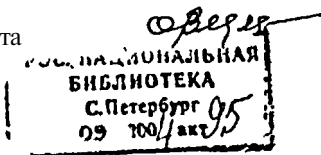
Ведущая организация: Ульяновский государственный  
педагогический университет

Защита состоится «24» февраля..2004 года в 15<sup>00</sup> часов на заседании  
диссертационного совета К 212.218.02 при Самарском государственном  
университете по адресу: 443011, г.Самара, ул. Ак.Павлова, 1; зал заседаний.

С диссертацией можно ознакомиться в научной библиотеке Самарского  
государственного университета.

Автореферат разослан «21» января.....2004 г.

Ученый секретарь  
диссертационного совета



Ведясова О.А.

## ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность темы. В связи с тем, что устойчивость и продуктивность природных экосистем во многом определяется состоянием слагающих их видовых ценопопуляций, изучению последних уделяется большое внимание исследователей. В условиях степной зоны ценопопуляции большинства видов растений совершенно не изучены. Этим и объясняется проведение данной работы.

Связь темы диссертации с плановыми исследованиями. Данная диссертация связана с планом основных научно-исследовательских работ Самарского муниципального университета Наяновой по теме: «Влияние абиотических и биогенных факторов среды на живые организмы».

Цель и задачи исследования. Цель настоящей работы заключается в выявлении особенностей структуры и динамики ценопопуляции ландыша майского (*Convallaria majalis* L.) в зависимости от условий биотопа в степных лесах.

При этом решались следующие основные задачи:

1. выявить морфологические особенности ландыша майского в природных ценопопуляциях степного Заволжья;
2. проанализировать возрастную структуру и состояние природных ценопопуляции ландыша в условиях степных лесов;
3. изучить динамику развития ценопопуляции ландыша;
4. исследовать влияние эколого-ценотических условий на ценопопуляции ландыша майского;
5. определить характер влияния антропогенного фактора на структуру ценопопуляций ландыша майского.

Научная новизна работы. Впервые в условиях степной зоны исследована морфологическая структура ценопопуляции ландыша майского, выявлены особенности возрастных спектров и их зависимость от экологических условий. Изучена годовая динамика прироста надземных парциальных побегов и периодичность цветения как единичной сложной особи, так и ценопопуляции ландыша в целом. Выявлены отличия в морфологической и возрастной структурах ценопопуляции ландыша майского в условиях степной зоны в сравнении с лесной зоной. Определены характер и механизм влияния на ценопопуляции ландыша рекреационной нагрузки. Автором предложен, обоснован и апробирован коэффициент соответствия конкретным экологическим условиям в биотопе экологическому оптимуму вида (Кс).

Теоретическая значимость работы. Материалы диссертации вносят вклад в развитие теоретических основ экологии растений, в частности, расширяют представления о структуре видовых ценопопуляции и ее адаптивности к экстразональным условиям и к конкретным факторам среды.

Практическое значение работы. Материалы диссертации могут быть использованы для поддержания ценопопуляции ландыша в условиях экстразональных степных лесов, для эффективного сохранения его как важного

элемента биоразнообразия, ценного не только в природном, но и в хозяйственном отношении. Они могут найти применение также в системе долговременного биомониторинга.

Реализация результатов исследования. Материалы диссертации переданы для внедрения в Госкомитет природных ресурсов по Самарской области. Они внедрены и используются в научных исследованиях и в учебном процессе на кафедре биологии Самарского муниципального университета Наяновой и на кафедре экологии, ботаники и охраны природы Самарского государственного университета.

Апробация работы. Материалы диссертации докладывались на научных конференциях Самарского государственного университета (2000, 2001), на ежегодных научных конференциях Самарского муниципального университета Наяновой (2001, 2002), на Межрегиональной научно-практической конференции «Экологические проблемы Среднего Поволжья» (Ульяновск, 1999), Международной конференции «Биоразнообразие и биоресурсы Урала и сопредельных территории» (Оренбург, 2001), на региональной конференции «Биоразнообразие и биоресурсы Среднего Поволжья и сопредельных территорий» (Казань, 2002), на Международной конференции «Экология и жизнь» (Пенза, 2003).

Публикации результатов исследований. Основные материалы диссертации опубликованы в 9 печатных работах.

Декларация личного участия автора. Автором лично осуществлен сбор всего полевого материала, его камеральная, статистико-математическая обработка и анализ. Текст диссертации написан автором. Доля личного участия автора в написании и подготовке публикаций в соавторстве составляет от 50 до 70%.

#### Основные положения, выносимые на защиту.

1. В условиях степной зоны происходят существенные изменения в морфологической, возрастной и ритмологической структурах ценопопуляций типично лесного вида - ландыша майского. Ценопопуляции ландыша в экстраэональных лесах степной зоны отличаются от таковых в лесной зоне по комплексу биоморфологических параметров надземных и подземных вегетативных органов.
2. Формирование возрастной и морфологической структур ценопопуляций ландыша во многом определяется экологическими условиями биотопа, в первую очередь, механическим составом почвы, от которого зависит режим трофности, почвенным увлажнением и освещенностью.
3. В условиях степной зоны в развитии ценопопуляций ландыша майского наблюдается чередование генеративной и вегетативной активности, которое сопровождается годичными колебаниями в интенсивности прироста новых парциальных образований и в численности цветущих побегов.
4. Под действием рекреационной нагрузки происходит задержка онтогенетического развития ландыша и нарушается системная организация его ценопопуляций.

**Структура и объем работы.** Диссертация состоит из введения, восьми глав, выводов, списка использованной литературы и приложений. Общий объем работы 244 страницы, в том числе 117 страниц собственно текста, 26 таблиц, 16 рисунков, 22 приложения. Список литературы включает 312 источников, из них 18 на иностранных языках.

## СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

### 1. СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ ВОПРОСА О БИОЛОГИИ И ЭКОЛОГИИ ЛАНДЫША МАЙСКОГО

#### 1.1. Систематическое положение, экологическая приуроченность и практическое значение ландыша майского.

На основании 37 литературных источников дана оценка географического распространения, экологической приуроченности и хозяйственного значения ландыша майского (*Convallaria majalis* L.).

#### 1.2. Ландыш майский как объект популяционных исследований.

Осуществлен обзор литературы (284 источника), отражающий морфологическое строение ландыша, историю развития популяционной экологии растения, основные современные направления исследований в этой области и степень изученности *Convallaria majalis* L. с позиций популяционной экологии.

### 2. КРАТКАЯ ФИЗИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАЙОНА ИССЛЕДОВАНИЯ

Исследования проводились в составе комплексной биогеоценотической экспедиции Самарского госуниверситета в Красносамарском лесном массиве (долина среднего течения р.Самары Волжской в подзоне разнотравно-типчакowo-кoвьльньных степей обыкновенного чернозема) и в пригородных лесонасаждениях г.Самары (табл. 1)

Общей особенностью климата района исследований является его континентальность и засушливость. Среднемесячные температуры воздуха колеблются от -12,4...-13,5°C в январе до +21,4...+21,6°C в июле, сумма температур выше +10°C составляет от 2500 до 2700°C, а безморозный период продолжается от 140 до 145 дней. Среднегодовая сумма осадков - от 300 до 350 мм, испаряемость влаги за год - от 500 до 600 мм. Каждый второй-третий год отмечается значительная засуха

В долине р. Самары в Красносамарском лесничестве четко различаются три основные террасы: пойма - самая молодая первая терраса, средневозрастная вторая песчаная терраса (арена) и солонцово-солончаковая - самая древняя третья терраса. Местообитания на арене и в пойме с благоприятным почвенным увлажнением дают приют экстразональным естественным лесам. В пойме на супесчаных и суглинистых аллювиальных почвах они представлены чернокленовыми дубняками, а также - липо-вязовыми дубравами, осинниками,

## Краткая геоботаническая характеристика исследованных фитоценозов

№№ пл.	Типологический шифр по А.Л. Бельгарду (1971)	Сокращенное наименование лесонасаждения	Преобладающие в травостое виды
1	2	3	4
Красносамарское лесничество			
6	П <sub>1-2</sub> В----- 6Лм.3Дч.1Ос. тен - III	Липовая дубрава на свежаватом песке	<i>Convallaria majalis</i> L., <i>Glechoma hederacea</i> L., <i>Poa nemoralis</i> L., <i>Polygonatum multiflorum</i> All.
7	СП <sub>1-2</sub> Дс----- 6Дч. 4Лм. тен - III	Липовая дубрава на свежаватой супеси	<i>Convallaria majalis</i> L., <i>Calamagrostis epigeios</i> (L.) Roth., <i>Carex supina</i> Wahlenb.
8	СП <sub>2,3</sub> Дс----- 9Лм 1Дч тен - III	Липовая дубрава на влажноватой супеси	<i>Convallaria majalis</i> L., <i>Aegopodium podagraria</i> L., <i>Pteridium aquilinum</i> (L.) Kuhn. ex Decken.
9	СГ' <sub>4,5</sub> Дп----- 10 Ол.к. п/тен - III	Краткопоемный ольшаник на мокроватом суглинке	<i>Convallaria majalis</i> L., <i>Urtica dioica</i> L., <i>Glechoma hederacea</i> L., <i>Galium aparine</i> L.
16	СГЗ' <sub>2</sub> ОЧ----- 10 Со. п/осв - II	Искусственный сосняк на свежем суглинке	<i>Convallaria majalis</i> L., <i>Aristolochia clematitidis</i> L.
18	СП <sub>2</sub> С----- 9Дч 1Лм. тен - III	Дубрава на свежей супеси	<i>Convallaria majalis</i> L., <i>Galium verum</i> L., <i>Bromopsis inermis</i> (Leyss.)Hohub.
21	П <sub>2</sub> В----- 10 Ос. п/осв - III	Осинник на свежем песке	<i>Convallaria majalis</i> L., <i>Carex supina</i> Wahlenb., <i>Polygonatum multiflorum</i> All., <i>Fragaria viridis</i> Duch.
22	П <sub>2</sub> АВ----- 9Бп. 1Ос.ед.Дч. п/осв - II	Березняк на свежем песке	<i>Convallaria majalis</i> L., <i>Carex supina</i> Wahlenb., <i>Equisetum hyemale</i> L., <i>Lysimachia vulgaris</i> L.
23	П <sub>3</sub> АВ----- 6БЗОс1В п/тен - II	Осино-березняк на влажном песке	<i>Convallaria majalis</i> L., <i>Aegopodium podagraria</i> L., <i>Equisetum hyemale</i> L., <i>Rubus caesius</i> L.

1	2	3	4.
23а	П <sub>1,2</sub> ОЧ-----10Со. п/осв - III	Искусственный сосняк на свежавом песке	<i>Chelidonium majus L.</i> , <i>Carex supina Wahlenb.</i> , <i>Bromopsis inermis</i> (Leyss.) Holub., <i>Rumex acetosa L.</i>
31	СГЗ' <sub>3</sub> Е-----7Дч.3Лм. тен - III	Краткопоемная чернокленовая дубрава на влажном солонцеватом суглинке	<i>Convallaria majalis L.</i> , <i>Aegopodium podagraria L.</i> , <i>Glechoma hederacea L.</i> , <i>Aristolochia clematidis.</i>
35	СГ' <sub>2,3</sub> Е-----2Д 4Л 4 Ос тен - III	Краткопоемная липово-осиновая дубрава на влажноватом суглинке	<i>Convallaria majalis L.</i> , <i>Aristolochia clematidis L.</i> , <i>Rubus caesius L.</i> , <i>Chelidonium majus L.</i>
51	СГ' <sub>3,4</sub> Е-----9Ос1Бп1Вяз тен - III	Краткопоемный осинник на сыроватом суглинке	<i>Convallaria majalis L.</i> , <i>Aegopodium podagraria L.</i> , <i>Pteridium aquilinum (L.) Kuhn.</i> <i>ex Decken.</i> , <i>Urtica dioica L.</i>
52	СГ' <sub>2,3</sub> Е-----6Бп 4Ос п/тен - III	Краткопоемный осино-березняк на влажноватом суглинке	<i>Convallaria majalis L.</i> , <i>Aegopodium podagraria L.</i> , <i>Aristolochia clematidis L.</i> , <i>Galium palustre L.</i>
53	СГ' <sub>4</sub> Е-----10Кт. Дч., Вяз. тен - II	Краткопоемный чернокленовник на сыром суглинке	<i>Convallaria majalis L.</i> , <i>Chelidonium majus L.</i> , <i>Galium aparine L.</i> , <i>Calystegia sepium (L.) R.Br.</i>
54	СГ' <sub>2</sub> Е-----10Кт тен - II	Краткопоемный чернокленовник на свежем суглинке	<i>Aristolochia clematidis L.</i> , <i>Lavatera thuringiaca L.</i> , <i>Agrostis tenuis L.</i> , <i>Rubus caesius L.</i>
Пригородные леса г. Самары			
101	СГ <sub>2</sub> Дс-----7Дч2Лм 1 Вяз тен - III	Вязо-липовая дубрава на свежем суглинке	<i>Convallaria majalis L.</i> , <i>Carex pilosa L.</i> , <i>Aegopodium podagraria L.</i> , <i>Galium boreale L.</i>
102	СГ <sub>2</sub> Дс-----10Бп.ед.Вяз. п/осв - III	Березняк на свежем суглинке	<i>Convallaria majalis L.</i> , <i>Galium boreale L.</i> , <i>Aegopodium podagraria L.</i> , <i>Asarum europaeum L.</i>

1	2	3	4
103	СГ <sub>2</sub> Дс-----8Ко.1Вяз.1Лм. тен - II	Острокленовник на свежем суглинке	<i>Convallaria majalis L.</i> , <i>Aegopodium podagraria L.</i> , <i>Galium boreale L.</i>
104	СГЗ <sub>1-2</sub> Е-----4Дч3Лм3Ко тен - III	Липовая дубрава на свежеватом засоленном суглинке	<i>Convallaria majalis L.</i> , <i>Puccinellia distans (Jacq.) Parl.</i> , <i>Lathyrus vernus (L.) Bernh.</i>
105	СГ <sub>2</sub> Дс-----8Дч1Лм1Ко тен - III	Острокленово- липовая дубрава на свежем суглинке	<i>Convallaria majalis L.</i> , <i>Aegopodium podagraria L.</i> , <i>Galium boreale L.</i>

вербняками, осокорниками, ольшаниками. На переходном склоне от поймы к арене на супесях формируются липовые дубравы. По мере удаления от поймы высокие гривы и глубокие котловины арены сменяются выровненными возвышенными участками и небольшими котловинами. Здесь выражены мало мощные песчаные, реже - супесчаные почвы. Лесные сообщества представлены дубяками, липовыми дубравами, осино-березовыми колками, искусственными сосняками. На безлесных участках развиваются песчаные степи.

### 3. МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Сбор материала производился в течение вегетационных периодов 1999 - 2003 гг. Исследование морфологической изменчивости проводилось как на уровне фитоценотической счетной единицы - отдельных парциальных побегов (6128 экз.), так и на уровне сложных особей ландыша (627 экз.). В локусах ценопопуляций с использованием регулярно-агрегативного отбора осуществлялось выкапывание 28...35 сложных особей ландыша с сохранением всей системы корневищ и парциальных побегов и, кроме того, закладывались трансекты 0,5x10 м., в пределах которых производились картирование и снятие морфологических параметров парциальных побегов (без выкапывания).

Для характеристики ценопопуляций было использовано 18 морфологических параметров, 6 из которых являются признаками вегетативной подвижности и вегетативного размножения, 8 относятся к продукционным признакам, 4 характеризуют интенсивность генеративного размножения. Для каждого признака определялись средняя арифметическая ( $\bar{x}$ ), ошибка средней арифметической ( $S_{\bar{x}}$ ), дисперсия ( $S^2$ ), коэффициент вариации ( $C_v$ ). Расчет достоверности различий осуществлялся по t-критерию Стьюдента (Лакин, 1980).

При исследовании возрастной структуры ценопопуляций ландыша применялся метод дискретного описания онтогенеза, предложенный А.А.Урановым (1975). Выделение возрастных состояний у длиннокорневищных растений производили на основании расчета показателей возрастности  $\delta_i$  и  $\delta_{\Pi}$  (Смирнова, 1967). Для каждой исследованной ценопопуляций строились возрастные спектры, рассчитывались средняя эффективность ( $\omega$ ) по Л.А. Животовскому (2001) и возрастность ( $\Delta$ ) по А.А.Уранову (1975). Типы ценопопуляций выделяли по А.А.Уранову и О.В.Смирновой (1969).

При изучении динамики численности и цветения определяли абсолютный возраст парциального побега и годы его цветения по годовым кольцам и характеру рубцов на ортотропном корневище (Работнов, 1947; Любарский, 1964; Борисова, 1967). Средний годичный прирост числа парциальных побегов рассчитывался по формуле:

$$\partial = [(x_i - x_{i-1}) - (n_i - n_{i-1})] / n_{i-1}$$
, где  $\partial$  - искомый средний прирост числа парциальных побегов в составе сложной особи в соответствующий год;  $x_i$  — число парциальных побегов в тот же год;  $n_i$  — число сложных особей в тот же год;  $x_{i-1}$  — число побегов в предшествующий год;  $n_{i-1}$  — число сложных особей в предшествующий год. По полученным данным строились графики изменения по годам среднего годичного прироста числа парциальных побегов и доли цветущих парциальных побегов в ценопопуляций.

Для комплексной характеристики условий среды в фитоценозах мы использовали экологические шкалы Д.Н. Цыганова (1983). В качестве показателя соответствия конкретных экологических условий фитоценоза экологическому оптимуму изучаемого вида нами предложен коэффициент соответствия ( $K_c$ ):

2

$$K_c = \frac{\sin(360/n)[\Delta_1/a_1 \cdot \Delta_2/a_2 + \Delta_2/a_2 \cdot \Delta_3/a_3 + \dots + \Delta_{n-1}/a_{n-1} \cdot \Delta_n/a_n + \Delta_n/a_n \cdot \Delta_1/a_1]}{2}$$

где  $n$  - число экологических шкал, используемых для характеристики среды фитоценоза;  $\Delta_1, \dots, \Delta_n$  - модуль отклонения (в %) реальных значений экологических факторов в рассматриваемом фитоценозе от оптимального для изучаемого вида значения (в подзоне хвойно-широколиственных лесов);  $a_1, \dots, a_n$  - доля экологической амплитуды изучаемого вида от всей шкалы фактора. В частном случае, с использованием пяти экологических шкал, формула расчета данного коэффициента для ландыша майского выглядит следующим образом:

$$K_c = (2/\sin 72^\circ) \cdot [1/(Hd/0.478 \cdot Tr/0.421 + Tr/0.421 \cdot Nt/0.455 + Nt/0.455 \cdot Rc/0.846 + Rc/0.846 \cdot Lc/0.556 + Lc/0.556 \cdot Hd/0.478)]$$
, где  $Hd, Re, Tr, Nt, Lc$  - отклонения в % реальных значений соответствующих экологических факторов в изучаемом фитоценозе от условно оптимального значения (в подзоне хвойно-широколиственных лесов).

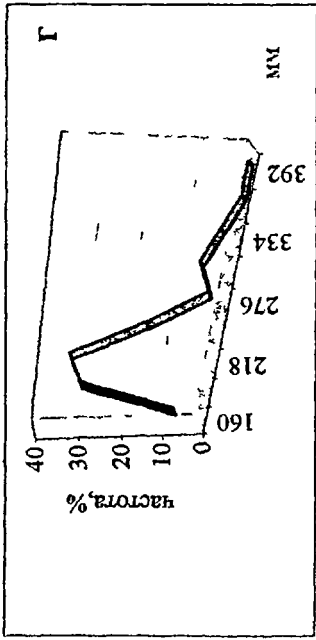
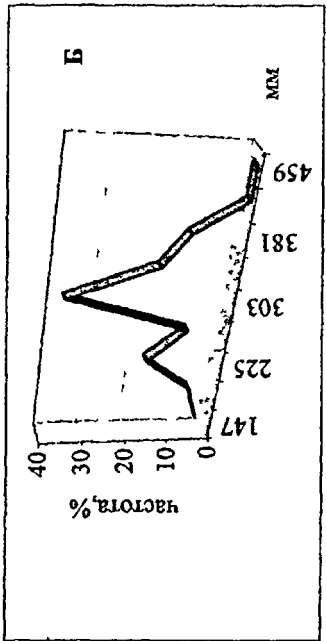
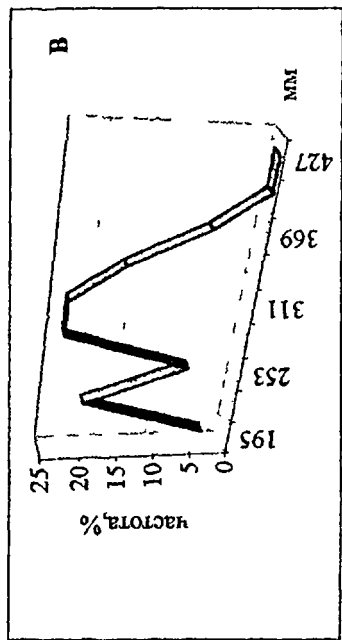
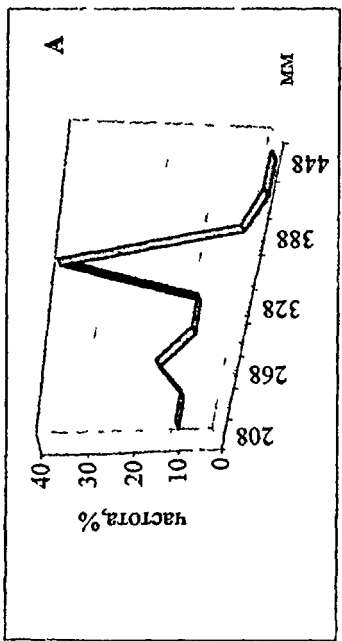


Рис 1 Распределение особой ландыша майского по признаку «высота вегетативного побега» в различных фитоценозах Красносамарского лесничества. А - липовая дубрава на свежематом песке, Б - липовая дубрава на свежематой супеси, В - липовая дубрава на влажной супеси, Г - краткостеменная чернокленовая дубрава на влажном солонцеватом сутлинке

#### 4. МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ ЛАНДЫША МАЙСКОГО В УСЛОВИЯХ СТЕПНОГО ЗАВОЛЖЬЯ

В данной главе излагаются материалы о варьировании 18 морфологических признаков ландыша. Они представлены в 9 таблицах и 3 рисунках; 5 таблиц и 10 рисунков вынесены в Приложения.

В степных лесах кривые распределения сложных особей ландыша по большинству признаков характеризуются двухвершинностью и левомодальностью. Установлено, что тип распределения изменяется в зависимости от экологических условий биотопа. Например, как показано на рис.1., в ряду дубрав доля мелкоразмерных особей ландыша в ценопопуляциях постепенно возрастает от арены к пойме (липовая дубрава на свежаватом песке < липовая дубрава на свежаватой супеси < липовая дубрава на влажноватой супеси < краткопоемная чернокленовая дубрава на влажном солонцеватом суглинке) и становится преобладающей (рис.1.).

Экологические факторы оказывают влияние и на степень развития морфологических признаков. Так, из табл.2, видно, что степень развития признаков вегетативной подвижности и вегетативного размножения в условиях степной зоны зависит, главным образом, от механического состава почв и связанной с ним трофности. Общеизвестно, что трофность (или плодородие) почвы возрастает в ряду: песок < супесь < суглинок. Наибольшее развитие признаки вегетативного размножения получают на свежаватом песке, а признаки вегетативной подвижности - на почвах тяжелого механического состава (суглинках) влажноватого типа увлажнения. На свежаватом песке максимальных значений достигают также продукционные признаки и признаки степени развития ценопопуляций ландыша. Сравнение с литературными данными (табл.3.) показало, что ценопопуляций ландыша майского в экстраординарных условиях степного Заволжья по сравнению с ценопопуляциями, развивающимися в оптимальной для ландыша лесной зоне, характеризуются более высокими показателями признаков всех функционально-ориентировочных групп признаков: продукционных (высота надземного парциального побега, линейные размеры листьев, количество листьев на одном парциальном побеге, количество надземных побегов на единицу площади), признаков вегетативной подвижности и вегетативного размножения (мощность плагиотропных корневищ и скорость их прироста) и признаков интенсивности генеративного размножения (количество цветков на один цветущий парциальный побег).

В целом, в степном Заволжье в соответствующих своему экологическому оптимуму биотопах (полуосветленные лесонасаждения на свежаватых песках и супесях) ландыш образует ценопопуляций, характеризующиеся средней плотностью зарослей, высокой степенью развития надземных парциальных побегов и значительным числом растущих корневищ с небольшой скоростью роста.

Таблица 2.  
**Признаки вегетативной подвидности и вегетативного размножения ландыша майского в различных типах лесонасаждений в условиях степного Заволжья**

Группы фитоценозов	Общая длина корневища сложной особи, см (n=60...189)	Длина корневища на один парциальный побег, см (n=60...189)	Скорость прироста платиготропного корневища, см/год (n=60...189)	Мощность корневища, мг/см (n=60...189)	Число растущих корневищ, шт./особь (n=60...189)	Количество парциальных побегов в сложной особи, шт. (n=60...189)	
А	Пески	93,08±43,61	25,44±9,18	24,70±8,12	4,04±1,21	0,53±0,06	3,42±1,82
	Супеси	118,40±67,26	24,47±5,78	21,43±6,77	4,53±1,19	0,40±0,08	5,00±1,98
	Средний суглинок	110,93±61,74	26,98±5,48	34,80±4,51	2,15±0,68	0,46±0,07	2,98±0,84
Б	Гжельский суглинок	76,25±59,31	24,60±7,01	31,65±9,84	2,48±0,74	0,28±0,04	2,63±0,69
	Дубравы	123,27±46,10	23,23±10,15	24,15±8,07	3,42±0,81	0,44±0,10	4,73±2,58
	Осинники	122,20±71,56	31,95±6,97	38,15±6,04	2,40±0,48	0,73±0,12	3,45±1,54
	Березяки	64,70±30,45	23,30±3,59	19,90±11,81	4,10±0,56	0,33±0,05	2,80±0,98
	Сосняки	77,25±49,17	24,15±3,15	26,25±7,11	3,65±1,49	0,39±0,05	2,10±1,02
В	Осно-березняки	68,45±27,24	31,95±4,62	34,05±10,33	2,25±0,96	0,18±0,03	1,70±0,56
	Свежеватый (1-2)	102,77±65,48	22,47±3,16	20,0 ± 5,89	5,23 ± 1,56	0,52 ± 0,08	3,93 ± 1,24
	Свежий (2)	83,58 ± 37,85	24,24 ± 5,32	28,56 ± 9,23	3,82 ± 1,24	0,43 ± 0,07	2,90 ± 1,02
	Влажноватый (2-3)	143,80 ± 3,65	28,63 ±4,59	33,40 ± 4,53	1,90 ± 0,67	0,44 ± 0,1	4,70 ±1,93
Влажный (3)	53,25 ± 36,21	23,90 ± 6,15	23,55 ±8,45	2,70 ±0,98	0,29 ± 0,07	2,30 ± 0,78	

А - группировка по механическому составу почвы; Б - группировка по составу древесины в лесонасаждениях; В - группировка по градиции почвенного увлажнения.

Таблица 3.

Сравнительная биоморфологическая характеристика ценопопуляций ландыша майского в условиях лесной и степной юн

Признак	Лесная зона			Степная зона
	Сосняки (по Любарскому, 1964; Любарскому, Полуяновой, 1984)	Сосняки, березняки (по Роговой и др., 1987)	Сосняки, берез- няки Московской области (по Крыловой, 1974)	Краснодарское лесничество (различные типы леса)
Количество парциальных побегов на 1 сложную особь, шт	$\frac{3,1}{1,2 \dots 5,6}$	-	-	$\frac{2,7}{1,6 \dots 7,4}$
Площадь листьев на 1 парциальный побег, см <sup>2</sup>	$\frac{55,7}{41,7..70,0}$	-	-	$\frac{62,2}{28,0 \dots 113,1}$
Высота парциального побега, см	$\frac{23,8}{22,0..28,0}$	$\frac{25,1}{23,9-26,1}$	$\frac{-}{16,4-39,2}$	$\frac{28,7}{22,3 \dots 33,2}$
Длина листа, см	-	-	$\frac{-}{7,9-14,7}$	$\frac{14,5}{13,3 \dots 16,2}$
Ширина листа, см	-	$\frac{5,2}{5,0-5,3}$	$\frac{-}{2,5-4,8}$	$\frac{5,1}{4,6-6,5}$
Число листьев на 1 парциальный побег	$\frac{1,78}{1,60-2,00}$	-	-	$\frac{1,89}{1,45-2,13}$
Количество цветущих побегов, %	$\frac{2,7}{0,0-9,0}$	$\frac{38,5}{-}$	-	$\frac{12,9}{0,0-35,3}$
Прирост корневища, см/год	$\frac{15,7}{10,0-23,0}$	-	-	$\frac{26,8}{18,5-42,2}$
Мощность корневища, мг/см	$\frac{12,9}{7,6-18,4}$	-	-	$\frac{24,4}{14,0-48,0}$
Количество парциальных побегов на 1 м <sup>2</sup>	$\frac{41,8}{14,0-76,0}$	$\frac{46,8}{-}$	$\frac{-}{15,1-102,0}$	$\frac{74,2}{2,7-168,0}$
Возраст сложной особи, годы	$\frac{8,5}{6,0-11,8}$	-	-	$\frac{6,5}{4,4-14,9}$
Количество цветков на 1 генеративный побег, шт.	-	$\frac{7,5}{7,0-8,0}$	-	$\frac{8,5}{6,5-11,0}$

## 5. ВОЗРАСТНАЯ СТРУКТУРА ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ ЛАНДЫША МАЙСКОГО В УСЛОВИЯХ СТЕПНОГО ЗАВОЛЖЬЯ

Возрастная структура представляет собой один из существенных признаков ценопопуляции, поскольку обеспечивает ее устойчивость и способность к самоподдержанию (Заугольнова, 1978; Жукова, 1995).

Установлено, что в степных лесах возрастной спектр ценопопуляции ландыша майского в значительной мере определяется условиями их местообитания. Так, ценопопуляции в лесонасаждениях на песчаных и супесчаных почвах имеют в своем возрастном спектре максимум на особях в средневозрастном или старом генеративном состояниях (рис.2.А). Среди сложных особей ландыша, развивающихся на почвах тяжелого механического состава, в силу уменьшения мощности плагиотропных коммуникативных корневищ, партикуляция происходит чаще, чем на песках и супесях. Следствием этого становится модификация возрастного спектра ценопопуляции, в котором обозначаются два максимума: на особях в сенильном (или субсенильном) и виргинильном возрастном состояниях (рис.2.Б.).

Легкие по механическому составу песчаные и супесчаные почвы, достаточно хорошо увлажненные, рыхлые, под покровом лесной подстилки, обладающие высокой влаго- и воздухопроницаемостью, обеспечивают нормальное развитие ценопопуляции ландыша майского (типичного силванта, мезотрофа и ксеромезофита (Матвеев и др., 1995) в зоне настоящих степей, в экстразональных для леса условиях. Нормальность развития ценопопуляции подтверждается тем, что они имеют возрастной спектр (неполночленный, с максимумом на особях в средневозрастном или старом генеративном состоянии), типичный для длиннокорневищных растений в оптимальных для них местообитаниях лесной зоны.

Коэффициент возрастности ( $\Delta$ ) ценопопуляции ландыша в условиях степного Заволжья (Красносамарское лесничество) обратно пропорционален сомкнутости древостоя (достоверно при  $P=0,05$ ) и кустарникового яруса (достоверно при  $P=0,01$ ), поскольку в условиях слабой освещенности начинают преобладать особи в поздних возрастных состояниях ( $g_3...s$ ), что повышает значение коэффициента  $\Delta$ .

Коэффициент эффективности ценопопуляции ( $\omega$ ), выражающий величину нагрузки растений на энергетические ресурсы среды, обратно коррелирует с влажностью воздуха в лесонасаждениях (достоверно при  $P \geq 0,05$ ) и уменьшается в ряду ценопопуляции по мере утяжеления механического состава почвы (песок > супесь > средний суглинок > тяжелый суглинок).

Фактический материал в данном разделе диссертации представлен в 2 таблицах, 4 рисунках, 1 приложении.

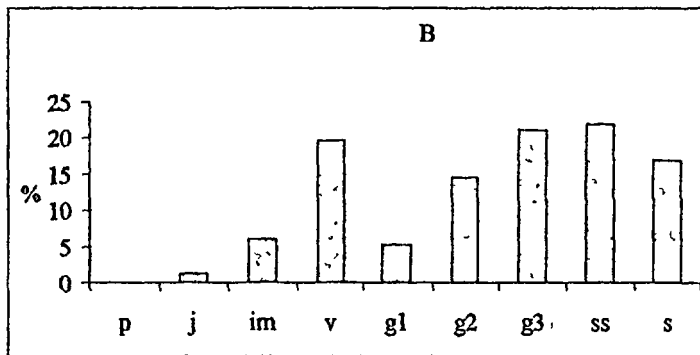
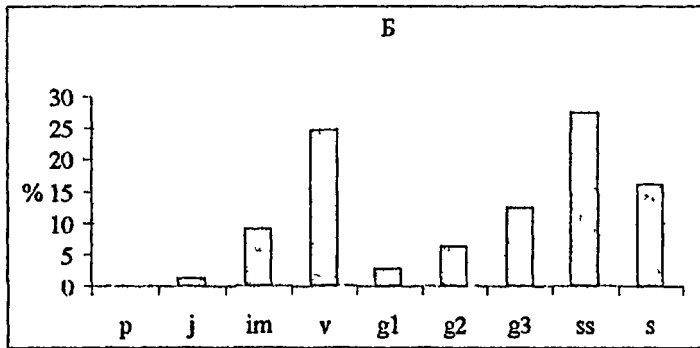
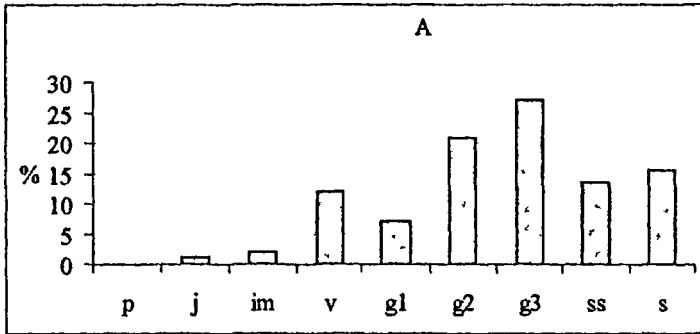


Рис. 2. Обобщенные возрастные спектры ценопопуляций *Convallaria majalis* L. в лесонасаждениях Красносамарского лесничества в целом (Б) и отдельно - для ценопопуляций, развивающихся на песчаных и супесчаных (А) и суглинистых (В) почвах

## 6. ДИНАМИКА ПРОЦЕССОВ ОБРАЗОВАНИЯ ВЕГЕТАТИВНЫХ И ГЕНЕРАТИВНЫХ ПАЦИАЛЬНЫХ ПОБЕГОВ В ЦЕНОПОПУЛЯЦИЯХ ЛАНДЫША МАЙСКОГО В УСЛОВИЯХ СТЕПНОГО ЗАВОЛЖЬЯ

Фактический материал в данном разделе в тексте диссертации представлен в 4 рисунках. Специфика морфологического строения ландыша позволяет говорить о динамике численности как ценопопуляции, так и числа парциальных побегов в составе сложной особи. Динамика изменения числа парциальных побегов в составе сложных особей, произошедших семенным путем, свидетельствует о том, что в условиях Красносамарского лесничества разрастание ландыша происходит нерегулярно - отмечаются периоды, когда прирост числа побегов временно прекращается (рис. 2). Установлено, что в условиях экстраэональных степных лесов система парциальных побегов ландыша развивается следующим образом:

- 1) переход из имматурного в виргинильное состояние (начало образования новых парциальных побегов): на 5... 8 году жизни;
- 2) период активного образования парциальных побегов - последующие 2... 4 года;
- 3) период отдыха - последующие 2... 3 года;
- 4) период цветения (1...3 года) и активного образования парциальных побегов - последующие 2... 5 лет;
- 5) период отдыха - последующие 2... 3 года;
- 6) чередование пп. 4. и 5.

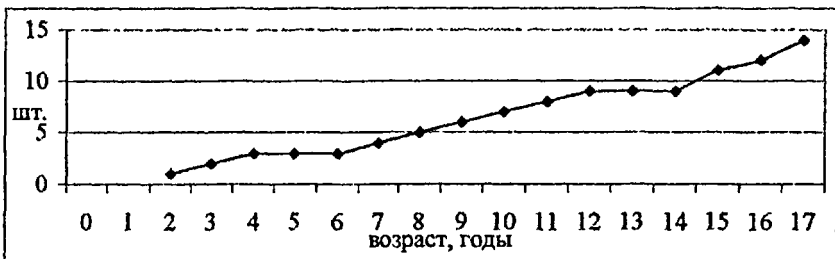


Рис. 3. Зависимость числа парциальных побегов в составе сложной особи ландыша от ее возраста в липово-осиновой дубраве на влажном суглинке

В целом, ландыш в условиях степной зоны позднее переходит в виргинильное, а затем в генеративное состояние, чем в условиях лесной зоны: в степной зоне соответственно на 4...8 и 6... 11 годы, в лесной зоне - на 3...4 и 7 год. Для ценопопуляции ландыша в целом в степном Заволжье также характерны годовичные колебания в интенсивности прироста новых парциальных

образований. Графики прироста новых побегов в ценопопуляциях ландыша имеют вид синусоид. Периодичность прироста выделить гораздо труднее, чем для одной сложной особи ландыша. Активизация прироста наблюдается каждые 2 ... 5 лет, наиболее часто встречающиеся интервалы между такими «всплесками» составляют 2 и 4 года. У большинства исследованных нами ценопопуляций ландыша максимум прироста приходится на разные годы, т.е. погодные условия в определении периодичности прироста новых парциальных побегов не играют ведущей роли. Изменения по годам доли цветущих побегов от общего числа побегов в ценопопуляциях имеют период колебаний 2 ... 4 года. В большинстве случаев интенсификация прироста новых побегов происходит на следующий год после массового цветения, иногда максимум прироста и цветения приходится на одни и те же годы.

Таким образом, в условиях степной зоны в ценопопуляциях ландыша майского происходит последовательное чередование периодов активизации генеративного и вегетативного размножения, обусловленное внутренними ритмами ценогической системы. Помимо подобных флюктуации, имеют место изменения в числе цветущих парциальных побегов, связанные с изменениями в составе древостоя в лесонасаждениях, а также изменениями в возрастном спектре ценопопуляций ландыша

## 7. ВЛИЯНИЕ АНТРОПОГЕННОГО ФАКТОРА НА СТРУКТУРУ ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ ЛАНДЫША МАЙСКОГО В УСЛОВИЯХ СТЕПНОГО ЗАВОЛЖЬЯ

Нами исследованы ценопопуляций ландыша, развивающиеся в пригородных, рекреационно-используемых лесонасаждениях. Осуществлен анализ морфологической, возрастной структуры, динамических процессов в 5 ценопопуляциях. Полученный материал представлен в диссертации в форме 7 таблиц, 3 рисунков, 5 приложений.

Установлено, что сложные особи ландыша, развивающиеся в пригородных лесонасаждениях, отличаются от таковых, произрастающих на территории Красносамарского лесничества, меньшей фитомассой, но большей высотой вегетативных парциальных побегов ( $P=0,05$ ). Скорость прироста плагиотропных корневищ ландыша в пригородных лесонасаждениях в 1,5...2 раза меньше, число растущих корневищ на одну особь в ценопопуляциях, наиболее сильно подверженных рекреационным нагрузкам, чрезвычайно низко (0,06-0,07 шт./особь). Невелика здесь также доля цветущих генеративных парциальных побегов, причем, - постоянно, на протяжении длительного срока существования ценопопуляции (до 15 лет).

В пригородных ценопопуляциях, по сравнению с ценопопуляциями Красносамарского лесничества, отмечается задержка онтогенетического развития сложной особи ландыша: позднее начинается разрастание первичного парциального куста и переход в генеративное состояние. Большинство особей находится в сенильном (либо квазисенильном) состоянии, две из пяти исследованных ценопопуляций являются регрессивными, две - стареющими и

одна - старой. Под действием рекреационной нагрузки модифицируется возрастной спектр ценопопуляций и изменяется характер динамики цветения ландыша.

## 8. КОМПЛЕКСНАЯ ОЦЕНКА ЭКОЛОГИЧЕСКИХ УСЛОВИЙ В СООБЩЕСТВАХ И ИХ ВЛИЯНИЯ НА РАЗВИТИЕ ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ ЛАНДЫША МАЙСКОГО

Предложенный нами коэффициент ( $K_c$ ) отражает степень соответствия конкретной среды фитоценоза оптимальным условиям для произрастания изучаемого вида. Его отрицательная корреляция с показателями жизнестойкости вида свидетельствует о наличии в фитоценозе факторов, значения которых не учитываются при определении физиологического оптимума, но принимают участие в формировании оптимума фитоценозического.

В данной главе, иллюстрированной 3 таблицами, приведены результаты практической апробации коэффициента  $K_c$  на примере ценопопуляций ландыша майского. Показано, что сопоставление значений  $K_c$  с состоянием ценопопуляций можно применять для оценки степени антропогенной нагрузки на фитоценоз, а также для выявления конкурентных взаимоотношений видов и факторов, негативно отражающихся на жизнестойкости изучаемых видов

### ВЫВОДЫ

1. В условиях степного Заволжья ландыш майский обладает достаточно широкой биотопической амплитудой. Ценопопуляции ландыша развиваются в лесонасаждениях, различающихся составом древостоя (чистые дубняки и смешанные дубравы, березняки, осинники, осино-березняки, ольшаники, остро- и чернокленовники, искусственные сосняки), механическим составом почв (от песков до тяжелых суглинков) и градацией почвенного увлажнения (от свежесухого до мокроухого типов).

2. Ценопопуляции ландыша майского в степной зоне, по сравнению с таковыми в оптимальных для данного вида условиях лесной зоны, характеризуются более высокими показателями продукционных параметров, признаков вегетативной подвижности, интенсивности вегетативного размножения, интенсивности генеративного размножения. Характер распределения сложных особей ландыша по биоморфологическим признакам во многом зависит от общего проективного покрытия травостоя, сомкнутости древесного яруса и типа возрастного спектра ценопопуляции.

3. В экстраординарных лесах степной зоны продукционные признаки и признаки степени развития ценопопуляций ландыша достигают максимальных значений на свежесухом песке. Признаки вегетативного размножения также получают наибольшее развитие на свежесухом песке, а признаки вегетативной подвижности - на влажноватых суглинках.

4. В условиях степной зоны ландыш в соответствующих его экологическому оптимуму биотопах (полуосветленные лесонасаждения на свежих песках и супесях) образует ценопопуляции, характеризующиеся средней плотностью зарослей, высокой степенью развития надземных парциальных побегов, значительным числом растущих корневищ с небольшой скоростью роста. Повышенная, вегетативная подвижность ландыша служит признаком того, что эдафические условия биотопа не вполне благоприятны для его развития.

5. Ландыш майский в лесонасаждениях степной зоны представлен преимущественно зрелыми и стареющими нормальными ценопопуляциями. Возрастные спектры ценопопуляции ландыша сохраняют типичные для длиннокорневищных растений в оптимальных для них местообитаниях признаки (неполноценные, с максимумом на особях в средневозрастном или старом генеративном состоянии), однако отличаются от возрастных спектров ценопопуляции ландыша в лесной зоне наличием значительного числа особей в виргинильном возрасте. Возрастной спектр ценопопуляции ландыша в значительной мере определяется, условиями местообитания (механическим составом и трофностью почвы, степенью освещенности под пологом леса).

6. В степной зоне как для ценопопуляции в целом, так и для единичной сложной особи ландыша свойственно чередование генеративной и вегетативной активности и годовые колебания в интенсивности прироста новых парциальных образований и численности цветущих парциальных побегов, которые определяются как флуктуации, обусловленные внутренним ритмом развития ценопопуляции и не связаны непосредственно с погодными условиями года.

7. Под действием рекреационной нагрузки модифицируется возрастной спектр ценопопуляции ландыша: значительно сокращается число особей в молодых возрастных состояниях, ценопопуляции переходят в разряд регрессивных. При этом в них преобладают мелкоразмерные особи, сокращается число растущих корневищ, уменьшается скорость их роста и доля цветущих побегов. За счет того, что лишь немногие особи образуют генеративные цветущие побеги, изменяется характер динамики цветения ландыша (увеличиваются перерывы между годами массового цветения). В целом, под влиянием антропогенного фактора нарушается системная организация ценопопуляции ландыша, которая является важнейшим условием их стабильности.

## **СПИСОК ПУБЛИКАЦИЙ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ**

1. Карпова О.А., Матвеев Н.М Морфологическая характеристика ландыша майского в липовых дубравах Красносамарского лесничества, //Вестник Самарского муниципального университета. 1999. - С.13-18, авт. 3,5 с.

2. Карпова О.А., Матвеев Н.М. Характер антропогенного воздействия на ценопопуляции *Convallaria majalis* L. в пригородных лесах г.Самары. // Экологические проблемы Среднего Поволжья. Матер, межрегион, конф. - Ульяновск, 1999. - С. 91-92, авт. 0,5 с.
3. Карпова О.А. Особенности развития ценопопуляции ландыша майского (*Convallaria majalis* L.) в биосистемах степных лесов. // Биоразнообразии и биоресурсы Урала и сопредельных территорий: Матер, междунар. конф. -Оренбург, 2001.-С. 112-113
4. Матвеев Н.М., Карпова О.А., Левковская О.А., Кечина Н.П., Дивнова М.А, Мокшанова О.Е, Бажанова А.В., Лобанова А.В. О влиянии абиотических и биогенных факторов местообитаний на видовые ценопопуляции растений. // Популяция, сообщество, эволюция. V Всерос. популяционный семинар. 41 . -Казань, 2001. С. 67-68, авт. 0,25 с.
5. Карпова О.А, Матвеев Н.М. Зависимость возрастной структуры ценопопуляции ландыша майского от лесорастительных условий в степном Заволжье. // Биоразнообразии и биоресурсы Среднего Поволжья и сопредельных территорий: Сб. матер., посвященных 125-летию Казанского государственного педагогического университета. — Казань, 2002.-С. 51-52, авт. 0,7 с.
6. Карпова О.А К вопросу о выделении возрастных состояний сложных особей в ценопопуляциях ландыша майского. // Там же. - С. 50-51
7. Карпова О.А Морфологическая характеристика популяций ландыша майского в условиях степного Заволжья. // Там же. - С. 49-50
8. Карпова О.А. Динамика образования вегетативных и генеративных парциальных побегов в ценопопуляциях ландыша майского в условиях степного Заволжья.//Экология и жизнь: матер. VI Междунар. науч.-практ. конф. -Пенза, 2003. С. 34-35
9. Карпова О.А. О методе комплексной оценки экологических условий биотопа. //Там же. С. 36-38



**# - 2359**

РНБ Русский фонд

2004-4

27902

Подписано в печать 19.0.2004..1Формат 60x84/1 б.

Усл.печ.л. 1,0 Заказов2836Тираж 100 экз.

443100, г.Самара,ул.Самрская, 2036

ООО «Издательство «Саре-Принг»