

Муниципальное бюджетное общеобразовательное учреждение  
Гимназия №1 имени Героя Советского Союза Н.Т. Антошкина  
городского округа город Кумертау Республики Башкортостан

**Особенности пространственно-онтогенетической  
структуры популяций парнолистника перистого  
*Zygophyllum pinnatum* Cham. (Zygophyllaceae).**

Выполнила:  
учащаяся 9В класса  
**Мартынова Анна Леонидовна**

Научный руководитель:  
д. б. н., г. н. с. лаборатории дикорасту-  
щей флоры и интродукции травянистых  
растений Южно-Уральского ботаниче-  
ского сада-института УФИЦ РАН  
**Абрамова Лариса Михайловна**

г. Кумертау, 2021

## Оглавление

	стр.
Введение	2
Материалы и методы	4
Результаты и обсуждение	8
Выводы	14
Заключение	14
Список литературы	15
Приложение А. Первичные данные картирования.	19

### Введение

Парнолистник перистый *Zygophyllum pinnatum* Cham. относится к семейству парнолистниковые *Zygophyllaceae*. Редкое растение Предуралья, малоизученный вид (Кучеров и др., 1987.). Восточноевропейско-передне-среднеазиатский горно-степной вид, распространенный в Восточной Европе (Заволжье), Средней Азии, Иране (северо-восточная часть). Охраняется на территории Республики Башкортостан (Красная книга..., 2011), Оренбургской (Красная книга..., 2019) и Челябинской (Красная книга..., 2017b) областей, Республики Алтай (Красная книга..., 2017a), Алтайского края (Красная книга..., 2016). Категория 2 - вид, сокращающийся в численности. В Башкортостане вид находится на северной границе своего основного ареала. Встречается только в Башкирском Предуралье, известен в 4 пунктах: окр. с. Исмагилово, Аургазинский р-н; окр. д. Юлдыбаево, Зианчуринский р-н; окр. с. Ст. Карламан, Кармаскалинский р-н; в Куюргазинском р-не, в окр. д. Разномойка (Тюльганский р-н, Оренбургская обл.) (UFA, 2020).

Для ведения Красных книг, определения категории редкости, оптимальных мер по охране растений редких видов и поддержания в благополучном состоянии сообществ, в которых они произрастают необходимы многолетние исследования ценопопуляций. При этом наиболее существенными характеристиками популяций можно считать онтогенетическую структуру, численность и жизненность особей (Злобин и др., 2013).

В работе О.А. Каримовой, Л.М. Абрамовой и Я.М. Голованова (2017) впервые изучены структура и состояние популяции *Z. pinnatum*, определены демографические показатели и распределение по типам онтогенетических спектров, а также изучены морфометрические параметры растений. Исследование проводилось на территории Троицких меловых гор (Соль-Илецкий р-он, Оренбургской обл.).

В настоящее время, А.Н. Мустафина, О.А. Каримова, Я.М. Голованов и Л.М. Абрамова (Южно-Уральский ботанический сад-институт УФИЦ РАН) готовят к публикации результаты исследований 16 ценопопуляций *Z. pinnatum* в двух регионах Российской Федерации (Республика Башкортостан и Оренбургская область) и северо-западного Казахстана (Актюбинская область), проведенные в 2015-2019 годах. Ими получены данные о распределении ценопопуляций по типам онтогенетических спектров, основные демографические показатели,

плотность популяций и оценка эффективности мер по их охране. Мы рассматриваем нашу работу как дополнение к вышеуказанному исследованию, т.к., с одной стороны, нами изучается одна из 16 ценопопуляций (№3, Разномойка), а с другой стороны, пространственная структура ценопопуляций осталась не изученной. С разрешения авторов приводим некоторые данные по изучаемой популяции (таб. 1)

**Таблица 1.**

**Распределение особей по онтогенетическим состояниям и демографические показатели ЦП *Z. pinnatum* в окр. д. Разномойка.**

Плотность, экз./ м <sup>2</sup>	Онтогенетическое состояние, %									Демографические показатели				
	p	j	im	v	g <sub>1</sub>	g <sub>2</sub>	g <sub>3</sub>	ss	s	Δ	ω	Тип ЦП	I <sub>B</sub>	I <sub>CT</sub>
2,9	0,0	2,8	2,8	18,1	9,7	38,9	12,5	15,3	0,0	0,47	0,71	зрелая	0,39	0,28

В большинстве статей подобной тематики изучение характера размещения особей сводится к расчетам индекса Одума  $I_{Od} = \sigma^2 / \bar{X}$ , где  $\sigma^2$  - дисперсия,  $\bar{X}$  - среднее количество растений в учетной единице площади (как правило - квадрат размером 1×1 м). Он основан на свойствах распределения Пуассона, в котором среднее арифметическое равно дисперсии. При  $I_{Od} < 1$  особи распределены в популяции равномерно (регулярно); при  $I_{Od} > 1$  – агрегировано (группировано, контагиозно), при  $I_{Od} = 1$  особи распределены случайным образом (Василевич 1969; Злобин и др., 2013). Такой подход, во-первых, приводит к потере информации, т.к. в анализе не учитывается пространственный аспект данных, а, во-вторых, зависит от размера квадрата, изменив который можно получить совсем другой результат (Теория..., 2014). В данной работе для оценки размещения *Z. pinnatum* в пределах его ценопопуляции использовались современные методы пространственной статистики (Illian et al, 2008; Фардеева и др., 2009; Gelfand et al, 2010; Фардеева, Рогова, 2012; Теория ..., 2014; Wiegand, Moloney, 2014; Baddeley et al, 2015). В последнее десятилетие исследования популяционной структуры редких видов растений указанными методами стали появляться в отечественной геоботанике и становятся все более востребованными (Фардеева и др., 2010а, 2010б, 2014; Фардеева, 2013, 2015, 2016, 2018; Зенкина, Ильина, 2016, 2019а, 2019б; Зенкина и др., 2017; Сагалаев, Зенкина, 2017; Сагалаев и др., 2017; Зенкина, Бушуева, 2020). Под пространственно-онтогенетической структурой популяции понимается иерархическая система пространств распределения разных онтогенетических групп, специфика которых задается генеративными особями, достигшими реализации морфогенеза жизненной формы, а окончательно определяется внутривидовыми и межвидовыми отношениями растений и абиотическими факторами среды (Фардеева и др., 2010а, 2010б, 2014; Фардеева, 2016, 2018).

Современные методы пространственной статистики также позволяют детально описать основные характеристики ценопопуляции, учитывая не только средние значения, но и пространственные тренды в изменении их локальных значений. Основным инструментом здесь выступают карты распределения величин. Например, карты распределения плотности позволяют наблюдать изме-

нение плотности растений на территории площадки, визуально выделить участки с большим и меньшим количеством растений. На картах распределения возрастных состояний выделяются участки с преобладанием растений различных возрастных групп. Они позволяют спрогнозировать дальнейшее распространение особей изучаемого вида разных возрастов в границах исследуемой территории (Gelfand et al, 2010; Шитиков, Розенберг, 2014; Wiegand, Moloney, 2014; Baddeley et al, 2015). В настоящей работе кроме указанных выше карт были составлены карты распределения фитогенных полей растений. Подобная карта составлялась Т.Е. Зенкиной и В.Н. Ильиной (2017) при изучении популяции полыни солянковидной *Artemisia solsoloides*, но в отличие от указанной работы кроме размеров фитогенных полей особей на карте показано изменение (локальных) значений коэффициента напряженности фитогенного поля  $k_{\text{НФП}}$  (Акшенцев, 2006; Жукова и др., 2006; Жукова, 2012).

Цель исследования – используя методы пространственной статистики выявить особенности пространственно-онтогенетической структуры популяций парнолистника перистого *Z. pinnatum*.

Для достижения этой цели поставлены следующие задачи:

1. Изучить распределение плотности и характер взаимного размещения особей *Z. pinnatum* (пространственная структура).
2. Изучить пространственное распределение фитогенных полей особей *Z. pinnatum* и пространственное изменение коэффициента напряженности фитогенного поля  $k_{\text{НФП}}$ .
3. Изучить характер взаимного размещения особей различных онтогенетических групп (пространственно-онтогенетическая структура).
4. Сравнить означенные выше характеристики популяции на площадках с различными экологическими условиями.
5. Оценить состояние популяции исходя из данных пространственно-онтогенетической структуры.

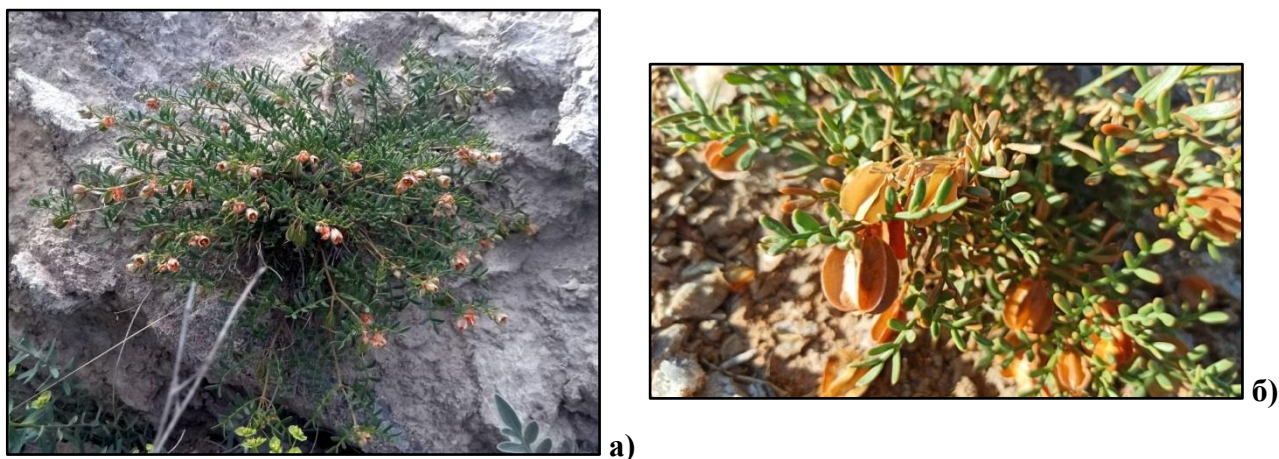
Необходимо отметить, что настоящая работа выполнена как часть более широкого исследования по изучению современного состояния популяций редких видов растений в Куюргазинском районе Республики Башкортостан, которое проводится начиная с лета 2018 года.

## Материалы и методы

Парнолистник перистый *Zygophyllum pinnatum* Cham. (рис. 1) – корнеотпрысковое растение с мощным многоглавым деревенеющим каудексом. Стебли обычно по нескольку, раскинутые или прямостоячие, 5-20 см высотой, также как черешки листьев и цветоножки шероховатые от очень коротких туповатых шипиков. Листья на черешках 1-2 см длиной, при основании с мелкими, беловато-пленчатыми, яйцевидными, заостренными, по краям бахромчатыми прилистниками, парноперистые. Листочки в числе 3-4 пар, эллиптические или обратнояйцевидные, 5-12 мм длиной, 3-6 мм шириной, толстоватые, голые с обеих сторон, при основании неравнобокие, по краям иногда шероховатые. Цветки в пазухах листьев, по 2-3 на цветоножках до 7 мм длиной, при цветении прямых, при плодах поникающих. Чашелистики до 6 мм длиной, 3-5 мм шириной,

узкоэллиптические, на верхушке тупые. Лепестки в 1,5 раза длиннее чашечки, обратнойцевидные, в нижней части оранжевые, на верхушке белые. Плод – крупная коробочка, округло-овальная, повислая, с широкими, до 12 мм шириной, перепончатыми крыльями. Цветет в мае-июне. Плодоносит в июле-августе. Размножается семенами. Ксерофит, гипсофил, петрофит. В Башкортостане встречается в разреженных петрофитно-степных сообществах на гипсовых осыпях, органогенно-щебнистых почвах, на солонцеватых глинистых склонах и на солончаках. (Красная книга ..., 2011; Плантариум ..., 2020)

Исследование проводилось в июне-июле 2020 года. Изученная ценопопуляция *Zygophyllum pinnatum* расположена в Куюргазинском р-не Респ. Башкортостан на холмах, на правом берегу р. Тугустемир, напротив д. Разномойка (Тюльганский р-н, Оренбургская обл). Координаты – 52,48725 в.д., 55,85400 с.ш. Согласно схеме геоботанического районирования местность относится к Кумертауско-Исянгуловскому степному району Общего Сырта.



**Рис. 1. Парнолистник перистый *Zygophyllum pinnatum*:**  
а) цветущее, б) плодоносящее растение

Ценопопуляция приурочена к средней части крутых склонов южной и юго-западной экспозиции с уклоном 40°. В структуре растительного покрова (рис. 2) можно выделить участки петрофитной степи (ОПП - 80%, высота травостоя 50 см) с высокой долей дерновинных злаков и участки гипсовых обнажений (ОПП - 25-30%, высота травостоя 35 см), граница между которыми размыта. Исследуемый вид произрастает на обнажениях гипса и в пограничной области, а на степных участках выпадает из растительных сообществ. Наряду с парнолистником перистым, в сообществах присутствуют: молочай Сегье *Euphorbia seguieriana* Neck., житняк гребневидный *Agropyron pectinatum* (M. Bieb.) P. Beauv., скабиоза исетская *Scabiosa isetensis* L., полынь Маршалла *Artemisia marschalliana* Spreng., полынь Лерхе *A. lercheana* Weber ex Stechm., полынь солянковидная *A. salsoloides* Willd., василек карбонатный *Psephellus carbonatus* (Клоков) Greuter, качим высочайший *Gypsophila altissima* L., качим скальный *G. rupestris* A.Курgian., хвойник двухколосковый *Ephedra distachya* L.

Для исследования, в пределах ценопопуляции были заложены три площадки с различными экологическими условиями (рис 2.):

площадка 1 находится в средней части гипсового обнажения, на юго-западном склоне, грунт – элювий гипса, ОПП 30%;

площадка 2 также находится на гипсовом обнажении, но в местах выхода твердого гипса, расположена на южном склоне и характеризуется повышенным градиентом высоты, ОПП 15%;

площадка 3 – на юго-западном склоне, на границе с полынно-злаковой степью, грунт – смесь элювия гипса и красной глины, ОПП 50%, местами встречается задернение злаками.



**Рис. 2. Структура растительного покрова:**

- 1) участок гипсового обнажения, 2) места выхода твердых гипсовых пород,
  - 3) граничный участок 4) петрофитная степь (особи *Z. pinnatum* не встречаются);
- красным цветом выделены площадки на которых проводилось картирование.

Размер площадок подбирался так, чтобы, с одной стороны, на них были однородные экологические условия, а с другой стороны, количество растений было бы достаточным для статистического анализа. Этим критериям в большей степени удовлетворяли площадки размером 5×5 м.

При картировании использовалась бицентрическая система координат, с последующим пересчетом в прямоугольно-декартову. Границы площадок и ориентация (декартовой) системы координат выбирались с учетом уклона местности так, чтобы ось абсцисс располагалась по линии уровня высоты, а ось ординат вдоль градиента высоты. При картировании учитывалось деление растений на возрастные группы – прегенеративную (pre), генеративную (gene) и постгенеративную (post). Также для каждого растения фиксировался диаметр, в

тех случаях, когда диаметр однозначно определить затруднительно, вычислялось среднее арифметическое от разнонаправленных диаметров.

Для анализа пространственно-онтогенетической структуры популяции *Zygophyllum pinnatum* использовались методы анализа точечных образов (*spatial point patterns*), реализованные в пакете spatstat ver. 1.64-1 от 12.05.2020 (Baddeley et al, 2015) статистической среды R (R Core Team, 2020). Построение карт плотности (*density*) выполнялось с помощью метода бегущего окна (*moving window*) (Bailey, Gatrell, 1995) на основе ядерной функции (*kernel function*) (Silverman, 1986; Scott, 1992). Построение карт распределения возрастных состояний выполнялось путем расчета доли объектов фиксированного типа в общем количестве объектов (Illian et al, 2008; Wiegand, Moloney, 2014; Baddeley et al, 2015), т.е. доля особей прегенеративной группы вычисляется по формуле  $p_{pre} = \lambda_{pre} / \lambda_{\bullet}$ , где  $\lambda_{pre}$  – локальная плотность особей прегенеративной группы,  $\lambda_{\bullet}$  – локальная плотность всех особей, без учета онтогенетического состояния.

Метод бегущего окна позволяет строить карты распределения других характеристик путем придания каждому точечному объекту некоторого "веса" и расчета взвешенной плотности (*weighted density*) (Baddeley et al, 2015), т.е. вместо количества объектов подсчитывается сумма их весов. Если в качестве веса использовать площадь фитогенного поля (ФП) особи, то в результате вычисления взвешенной плотности мы получим локализованное значение коэффициента напряженности фитогенного поля. Вопросы о влиянии парнолистника перистого на окружающую среду, его аллелопатическом воздействии до сих пор остаются открытыми, поэтому размеры ФП определялись в некоторой степени условно – независимо от онтогенетического состояния, в качестве ФП рассматривалась первая зона, ограниченная очертаниями растения, проекцией его надземной части (Уранов, 1965). Парнолистник перистый – растение моноцентрической биоморфы (отсутствует вегетативное размножение, партикуляция), поэтому площадь ФП особи рассчитывалась как площадь круга  $S = \frac{\pi d^2}{4}$ , где  $d$  – диаметр растения. Коэффициент напряженности фитогенного поля рассчитывался по следующей формуле  $k_{\text{НПФ}} = \frac{\sum S_i}{S}$ , где  $S_i$  – площадь ФП  $i$ -той особи, а  $S$  – площадь участка на котором рассчитывается  $k_{\text{НПФ}}$ , что несколько отличается от классического (Акшенцев, 2006; Жукова и др., 2006; Жукова, 2012). Учитывая условность размеров фитогенных полей особей, мы рассматриваем  $k_{\text{НПФ}}$  исключительно как пространственную характеристику популяции локальное изменение которой отражает одновременное изменение размеров растений и их количества.

Анализ взаимного расположения особей осуществлялся путем расчета функции Рипли  $K(r)$  (Ripley, 1976, 1977). Для удобства результаты расчетов представлялись в виде функции  $L(r)-r$ , где  $L(r) = \sqrt{K(r)/\pi}$  (Besag, 1977). Характер взаимного расположения определялся по отклонению  $L(r)$  от  $L_{\text{CSR}}(r)$ , где  $L_{\text{CSR}}(r)$  – функция для однородного пуассоновского процесса (*complete spatial randomness, CSR*). Оценка значимости отклонений  $L(r)$  от  $L_{\text{CSR}}(r)$  проводилась методом симуляций Монте-Карло (Besag, 1977) на основе 299 симуляций CSR.

(Если использовать 199 симуляций, то при фиксированном  $r$  уровень значимости  $p\text{-value} = 2/(199+1) = 0.01$ . Для того, чтобы уменьшить вероятность совокупной ошибки первого рода рекомендуется увеличить число симуляций (Теория..., 2014)).

Для анализа пространственных закономерностей в расположении особей различных онтогенетических групп использовались кросс-функции Рипли. При этом мы учитывали только две возрастные группы – прегенеративную и взрослую, совокупность генеративных и постгенеративных особей, обозначенную нами как *adult* (т.е. *adult=gene+post*). Это мотивировано тем, что невозможно корректно рассчитать кросс-функции Рипли рассматривая постгенеративные растения как отдельную группу из-за их низкого количества на площадках, в то же время неправильно было бы не учитывать их совсем. Для площадки 2 эта часть исследования не проводилась, т.к. на ней недостаточно и прегенеративных растений.

## Результаты и обсуждение

В табл. 2 для каждой площадки приведены данные о численности особей, их распределении по возрастным группам, средняя плотность без учета возрастных состояний и по каждой из возрастных групп. Количество растений генеративной группы на всех площадках примерно одинаково, 5-6 особей, тогда как количество растений прегенеративной группы существенно варьирует – 10, 3, 25 особей на площадках 1,2,3 соответственно. Количество постгенеративных растений на всех площадках незначительно, по сравнению с количеством растений других групп, а на площадке 2 постгенеративные растения отсутствуют. В целом популяция характеризуется низкой плотностью. Средняя плотность на площадке 2 составляет 0,36 экз./м<sup>2</sup>, что почти в 2 раза ниже, чем на площадке 1, где она равна 0,64 экз./м<sup>2</sup>. На площадке 3, напротив, средняя плотность более чем в 2 раза выше, по сравнению с площадкой 1, и составляет 1,36 экз./м<sup>2</sup>. Изменение плотности происходит главным образом за счет изменения количества прегенеративных растений.

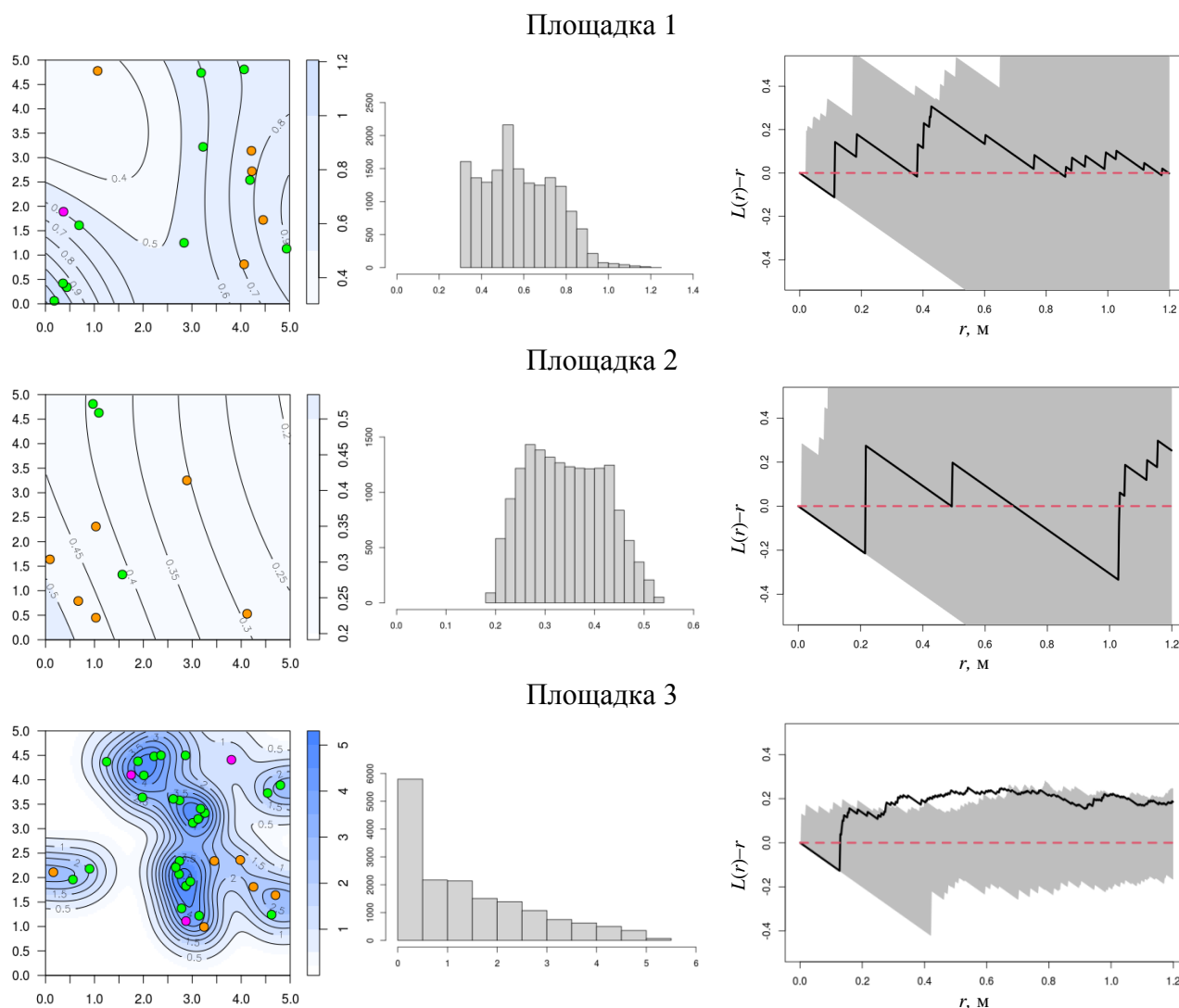
**Таблица 2.**

**Количество растений (экз.), плотность и ее распределение на площадках (экз./м<sup>2</sup>).**

№	S, м <sup>2</sup>	количество особей				средняя плотность				локальная плотность		
		общее	pre	gene	post	общая	pre	gene	post	min	max	mean
1	25,0	16	10	5	1	0,64	0,40	0,20	0,04	0,30	1,20	0,58
2		9	3	6	0	0,36	0,12	0,24	0,00	0,19	0,53	0,34
3		34	25	6	3	1,36	1,00	0,24	0,12	0,00	5,30	1,39

При расчете локальных плотностей методом бегущего окна каждая площадка представлена в виде массива 128×128 "точек" (*pixel*), размер которых 0,039×0,039 м (общее количество 16384 точек на площадке). В таб. 2 приведены ранговые (*min*, *max*) и среднее (*mean*) значения локальной плотности для каждой площадки. (Замечание: Среднее значение локальной плотности определяется как среднее арифметическое локальных плотностей в различных точках, то-

гда как средняя плотность – отношение количества растений к площади на которой проводился учет. Эти величины могут отличаться друг от друга.) Карты плотности с указанием положения особей, и гистограммы распределения значений локальных плотностей представлены на рис. 3.



**Рис. 3. Характер размещения растений. Для каждой площадки:**

*слева* – карта плотности с указанием положения особей (градациями цвета показаны изменения локальной плотности, особи разных онтогенетических групп выделены ми ■ pre, ■ gene, ■ post); *в центре* – гистограмма распределения локальных плотностей; *справа* – функция Рипли (функция Рипли изображена черной сплошной линией, красным пунктиром отмечена  $L_{CSR}(r)-r$ , серый участок - зона незначимых отклонений).

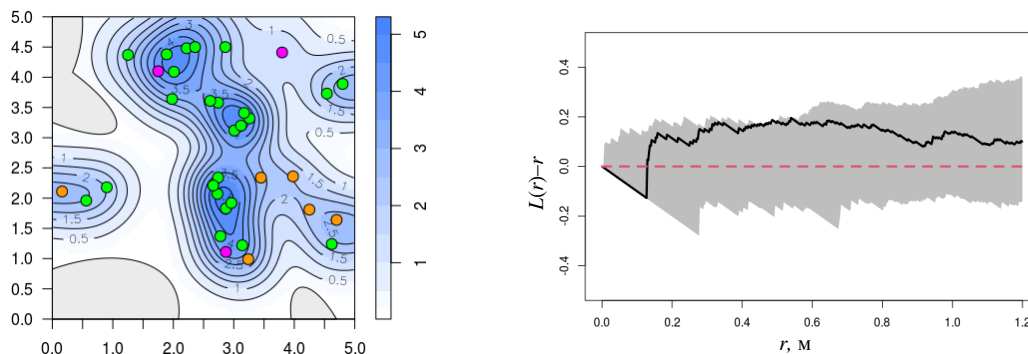
Локальная плотность на площадке 1 изменяется в пределах от 0,30 до 1,20 экз./м<sup>2</sup>, со средним значением 0,58 экз./м<sup>2</sup>. Анализ гистограммы распределения и карты показывает, что на большей части площадки диапазон изменения плотности еще уже – от 0,30 до 0,90 экз./м<sup>2</sup>, что свидетельствует о пространственной однородности размещения растений. Аналогичная ситуация на площадке 2, плотность меняется в пределах от 0,19 до 0,53 экз./м<sup>2</sup>, со средним значением 0,34 экз./м<sup>2</sup>, при этом на большей части площадки диапазоне 0,22-0,48 экз./м<sup>2</sup>. Локальная плотности на площадке 3 характеризуется большим размахом от 0,00 до 5,30 экз./м<sup>2</sup>. Анализ гистограммы распределения показывает, что при-

мерно на половине площадки локальная плотность не превосходит  $1,0 \text{ экз./м}^2$ , как следствие среднее значение смещено к минимуму и составляет  $1,39 \text{ экз./м}^2$ . На карте плотности видим, что значения выше  $4,0$  наблюдаются только в середине трех центральных скоплений. Визуальный анализ карты плотности площадки 3 говорит о пространственной неоднородности размещения растений и наличии скоплений. Однако подобная картина может получиться и при однородном пуассоновском процессе (*CSR*) как "элемент случайности" (Теория..., 2014), для получения статистически обоснованных результатов рассмотрим функции Рипли.

Согласно поведению функции Рипли (рис. 3), размещение особей *Z. pinnatum* на площадках 1-2 может считаться случайным на расстоянии не менее  $0,2 \text{ м}$ . По мнению большинства исследователей (Василевич, 1969; Любарский, 1976; Заугольнова, 1994), случайное распределение особей указывает на оптимальность экологических условий. Поведение функции Рипли для площадки 3 указывает на значимые отклонения вверх от *CSR* при радиусах  $0,3-0,7 \text{ м}$ , т.е. растения образуют скопления в указанных масштабах. Образование агрегаций может быть результатом неоднородности внешних процессов формирующих пространственную структуру популяции или объясняться контагиозностью, связанной с биолого-экологическими особенностями вида (Василевич, 1969). Отсутствие проявлений контагиозности на площадках 1-2 позволяет нам объяснить наличие агрегаций исключительно неоднородностью экологических условий.

На наш взгляд, неоднородность экологических условий обусловлена в первую очередь конкурентным давлением других видов растений на границе фитоценозов, и в особенности дерновинных злаков, тогда как абиотические условия среды в пределах площадки 3 могут считаться однородными. Для дополнительного обоснования этого утверждения мы используем следующий прием – скорректируем границу площадки 3 исключив участки плотного задернения. Таким образом мы получили площадку с неровными нижней и левой границами, а рассчитанная на ней функция Рипли отклоняется вверх от  $L_{CSR}$ , но не выходит в зону значимых отклонений (рис. 4). Таким образом, несмотря на образующиеся скопления, распределение растений на измененной площадке может считаться случайным, или, другими словами, исключив из рассмотрения участки наибольшего влияния дерновинных злаков мы получили область внутри которой внешние условия могут считаться однородными. (Замечание: Функция Рипли для площадки 3 с измененной границей практически не отличается от рассчитанной изначально, но при этом изменилась область незначимых отклонений. Это объясняется тем, что при симуляциях *CSR* особи не попадают на участки дерновины, а случайно распределяются внутри оставшейся части площадки. Как отмечалось ранее особи *Z. pinnatum* не обнаруживаются на участках дерновины, т.е. такая модель вполне соответствует процессам происходящим в природе.)

Также необходимо отметить, что на всех площадках поведение функции Рипли при  $r < 0,1-0,2 \text{ м}$  значимо отклоняется вниз, что свидетельствует о наличии регулярности в таких масштабах.

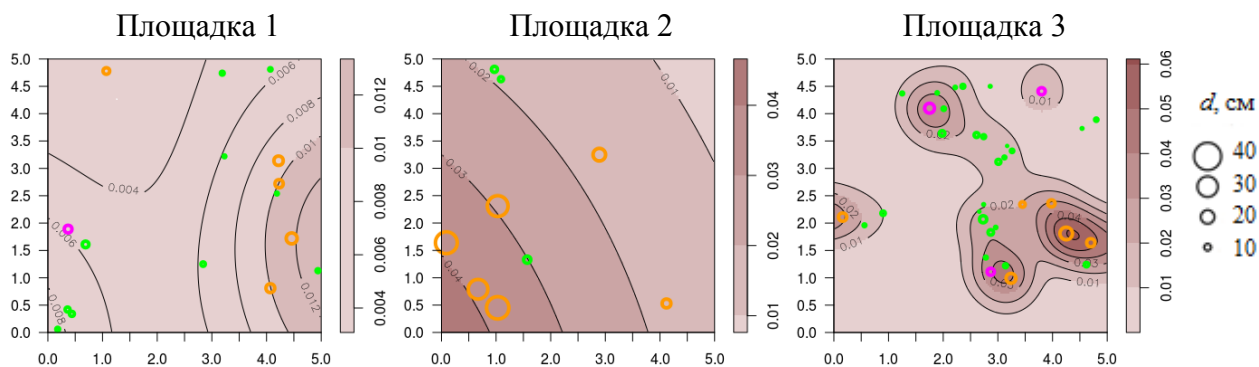


**Рис. 4. Площадка 3 с измененной границей:**  
серые области на карте – исключенные участки плотного задержания злаками.

В таб. 3, приведены данные по диаметрам растений, в каждой возрастной группе указаны ранговые (min, max) и средние (mean) значения диаметров. Также приводятся значения средней площади фитогенного поля особи ( $S_{ФП}$ ), коэффициент напряженности фитогенного поля  $k_{НФП}$ , изменения его локальных значений. Карты распределения фитогенных полей представлены на рис. 5.

**Таблица 3.**  
**Характеристики фитогенных полей.**

№	диаметры растений, см									средняя $S_{ФП}$ , м <sup>2</sup>	$k_{НФП}$	локальные значения $k_{НФП}$		
	pre			gene			post					min	max	mean
	min	max	mean	min	max	mean	min	max	mean					
1	5,0	12,0	7,5	12,0	20,0	16,0	14,0	14,0	14,0	0,010	0,007	0,003	0,013	0,006
2	9,0	13,0	11,0	16,0	41,0	32,0	—	—	—	0,063	0,023	0,008	0,047	0,021
3	1,0	13,0	6,0	10,0	23,0	15,7	13,0	18,0	14,7	0,008	0,010	0,000	0,061	0,012

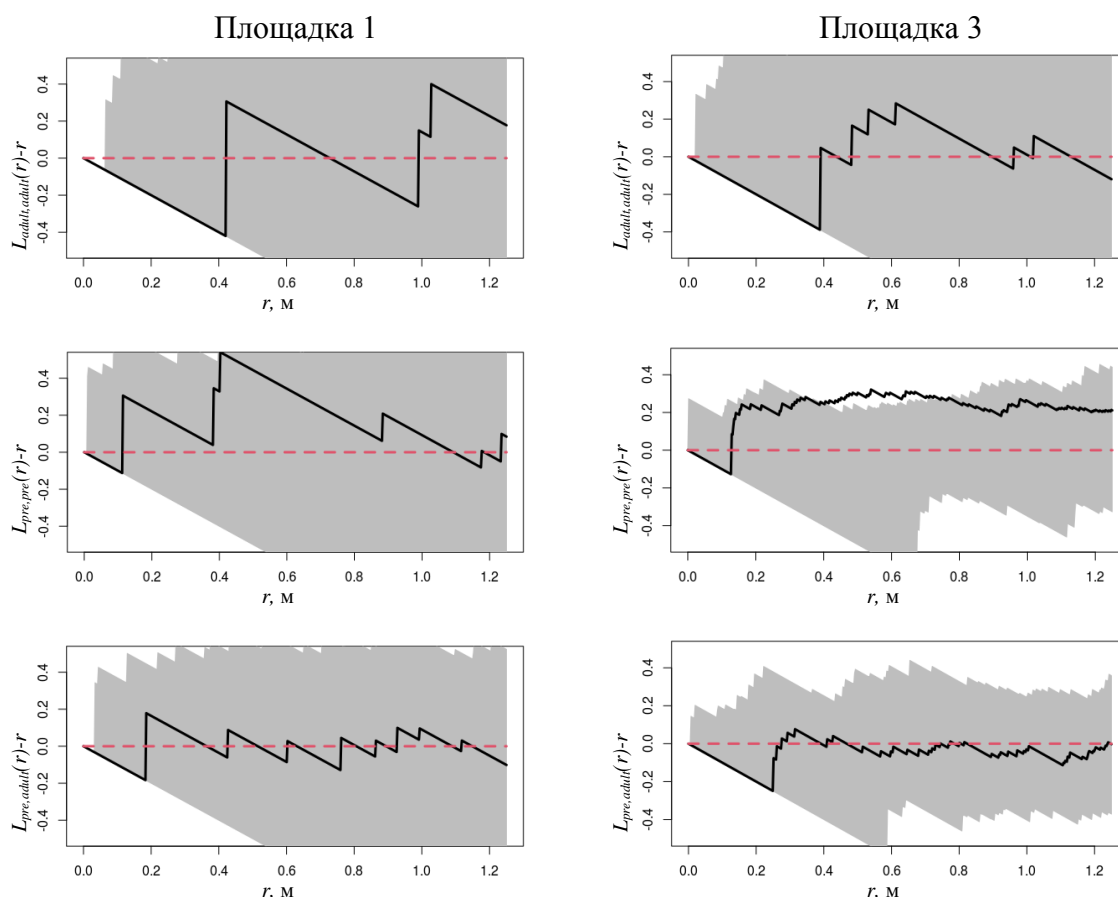


**Рис. 5. Карты распределения фитогенных полей:**  
градациями цвета показаны локальные изменения  $k_{НФП}$ , окружностями показаны ФП особей, цвет окружности соответствует онтогенетической группе (как на рис. 3).

Диаметры растений прегенеративной группы изменяются в пределах от 1,0 до 13,0 см. На площадке 2 в этой группе преобладают крупные особи, а на площадке 3 высока доля мелких прегенеративных растений. Диаметры генеративных растений изменяются от 10,0 до 41,0 см. На площадке 2 растения почти в 2 раза крупнее чем на площадках 1 и 3, и соответственно здесь больше площади ФП особей. Для всех площадок характерен низкий коэффициент напря-

женности фитогенного поля. Несмотря на низкую плотность, на площадке 2 он выше, чем на площадках 1 и 3. Что касается локальных значений  $k_{\text{НФП}}$ , то максимум наблюдается на площадке 3 в центре правого скопления образованного преимущественно генеративными особями.

Как отмечалось ранее, при анализе взаимного размещение особей различных возрастных групп мы рассматривали только две группы – прегенеративную (pre) и взрослую (adult=gene+post), и для площадки 2 эта часть исследования не проводилась. На рис. 6. приведены кросс-функции Рипли для площадок 1 и 3.

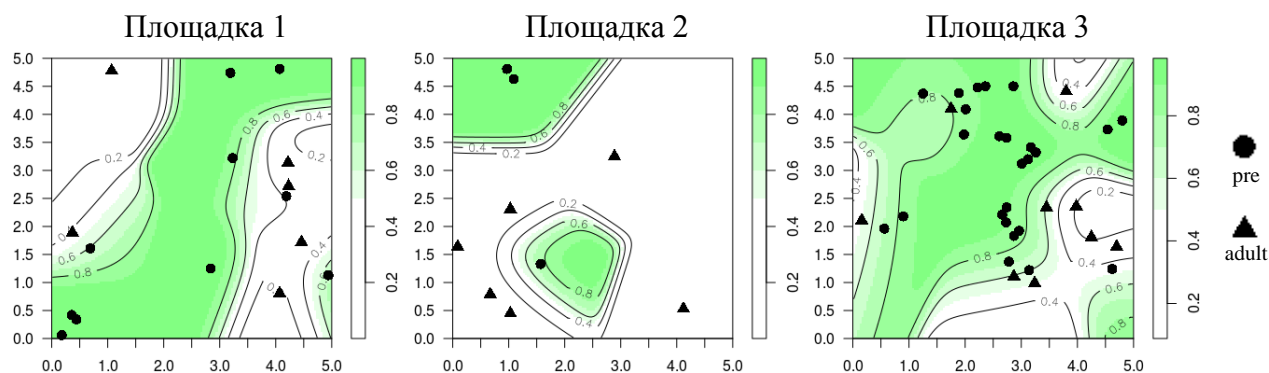


**Рис. 6. Анализ расположения особей различных возрастных групп.**

Размещение особей взрослой группы на обеих площадках носит случайный характер. Прегенеративные особи на площадке 1 также размещаются случайно, а на площадке 3 образуют скопления радиусом 0,4 - 0,7 м. Как отмечалось ранее, скопления образуются на границе фитоценозов как результат конкурентного давления растений других видов. Согласно поведению кросс-функции Рипли, взаимное размещение особей двух групп возрастных состояний происходит случайно, т.е. размещение прегенеративных особей не зависит от положения взрослых особей.

На рис. 7 приведены карты распределения возрастных состояний для каждой площадки. Прогнозируется, что дальнейшее развитие популяции будет происходить в областях с преобладанием прегенеративных особей отмеченных зеленым цветом. (Замечание: На участках очень низкой, практически равной нулю, плотности определение доли растений какого-либо состояния носит

условный характер. Например, левый верхний и левый нижний углы площадки 3 отмечены как участки с высокой долей прегенеративных растений, тогда как здесь имеется плотное задернение злаками (см. рис. 4), что делает какое бы ни было развитие популяции маловероятным.)



**Рис. 7. Карты распределения возрастных состояний:**

градациями зеленого цвета показана доля прегенеративных растений в тех областях, где они преобладают над взрослыми ( $p_{pre} > 0,5$ ), белым цветом обозначены области с преобладанием взрослых особей.

В разрезе изменения экологических условий на территории гипсового обнажения преобладают условия близкие к площадке 1, поэтому при сравнении изученных характеристик мы будем считать ее своеобразным эталоном.

На площадке 2, т.е в местах выступов твердого гипса, плотность растений ниже, в основном за счет уменьшения растений прегенеративной группы. Это объясняется тем, что здесь хуже условия для прорастания семян – твердый грунт и круче уклон местности, который способствует смыву плодов и семян водой. В тоже время, растения крупнее и выше значения  $k_{НФП}$ . Это можно объяснить снижением внутри- и межвидовой конкуренции, а также дополнительным количеством поступающего тепла и света (южный склон).

На площадке 3, на границе фитоценозов, наблюдается увеличение плотности за счет увеличения прегенеративных особей. Количество генеративных растений практически такое же как и на других площадках, а количество пост-генеративных несколько выше. Размеры ФП особей не увеличиваются, но растет их суммарное воздействие в местах скоплений, что приводит к незначительному повышению  $k_{НФП}$ . Эти явления объясняются тем, что условия для прорастания семян на границе лучше. Смесь элювия гипса и глины лучше пропитывается водой и дольше удерживает влагу чем "чистый" элювий, а более густой растительный покров препятствует смыву плодов и семян. Повышенная межвидовая конкуренция является основной причиной образования скоплений.

На большей части гипсовых обнажений расположение растений носит случайный характер, что свидетельствует об оптимальных экологических условиях. Плотность генеративных растений, которые составляют основу популяции, невысокая, но при этом постоянна. Количество прегенеративных растений указывает на проходящие процессы возобновления. В целом состояние популяции оценивается как стабильное. Популяция испытывает незначительную антропогенную нагрузку.

## Выводы

1. В пределах отдельных площадок где экологические условия более-менее однородны особи *Zygophyllum pinnatum* распределены случайным образом (CSR). На границе с петрофитной степью, вследствие конкурентного давления растений других видов, главным образом злаков, особи *Z. pinnatum* образуют скопления. В целом ценопопуляция неоднородна, в ее структуре выделяются как участки пониженной, так и участки повышенной плотности. Локальные значения плотности варьируются от 0,00 до 5,30 шт./м<sup>2</sup>, в основном за счет изменений плотности прегенеративных растений, тогда как плотность генеративных растений практически постоянна.
2. Ценопопуляция характеризуется низким уровнем коэффициента напряженности фитогенного поля  $k_{\text{НФП}}$  0,007-0,023. Рост  $k_{\text{НФП}}$  происходит главным образом за счет увеличения фитогенных полей особей, и в незначительной степени за счет увеличения плотности.
3. Взрослые растения распределены случайным образом. Растения прегенеративной группы могут образовывать скопления под влиянием межвидовой конкуренции, которая наблюдается на границе фитоценозов, на внутренних участках гипсовых обнажений скопления не образуются. Взаимное расположение растений различных возрастных групп носит случайный характер, т.е. положение прегенеративных растений не зависит от положения взрослых особей.
4. На участках с выступами твердого гипса плотность растений снижается, тогда как размеры фитогенных полей особей увеличиваются. На границе гипсового обнажения и петрофитной степи наблюдается пространственная неоднородность – плотность увеличивается за счет растений прегенеративной группы, образующих скопления.
5. Ценопопуляция находится в оптимальных условиях, состояние оценивается как стабильное.

## Заключение

Несмотря на проведенные в последние годы исследования (включая настоящую работу), парнолистник перистый *Zygophyllum pinnatum* и его популяции остаются слабоизученными. Так до сих пор не изучались: онтогенез вида, наличие квазисинильных и скрытогенеративных особей, скорость развития в различных экологических условиях; сезонная и многолетняя динамика популяций; изменение размеров фитогенного поля особей в онтогенезе, взаимное влияние особей *Z. pinnatum* и других видов в фитоценозе, их аллелопатическое воздействие; особенности аутоэкологии и семенного размножения; биохимический состав отдельных частей растения и др. Изучение некоторых из этих вопросов предполагается в ближайшей перспективе, для изучения других потребуются многолетние исследования на стационарно заложенных площадках.

Также предполагается продолжить работу по изучению состояния популяций растений редких видов в Куюргазинском районе Республики Башкортостан. В этих исследованиях особое место занимает изучение популяций и фитоценозов на гипсовых обнажениях – здесь сложились особые эдафические условия, благодаря которым наблюдается большое разнообразие растений-

кальцефилов многие из которых занесены в Красные книги. Только в описанной нами локации в окр. д. Разномойка, на гипсовых обнажениях и вокруг них, произрастают тонконог жестколистный *Koeleria sclerophylla* P. Smirn., тюльпан поникающий *Tulipa patens* Agardh ex Schult. & Schult. fil., володушка многожилковая *Vupleurum multinerve* DC., копеечник крупноцветковый *Hedysarum grandiflorum* Pall., копеечник Разумовского *Hedysarum razoumovianum* Fisch. et Helm, касатик карликовый *Iris pumila* L., полынь солянковидная *Artemisia salsoloides* Willd., качим скальный *Gypsophila rupestris* A. Kuprian., хвойник двухколосковый *Ephedra distachya* L. На основе этих исследований будут составлены рекомендации направленные на повышение эффективности природоохранных мероприятий и созданию в Куюргазинском районе ООПТ – заказников, памятников природы.

Автор выражает благодарность научному руководителю Абрамовой Ларисе Михайловне (д.б.н., г. н. с. дикорастущей флоры и интродукции травянистых растений, Южно-Уральский ботанический сад-институт УФИЦ РАН) за чуткое руководство и всестороннюю помощь, Мулдашеву Альберту Акрамовичу (к.б.н., с.н.с., зав. гербарием, Институт биологии УФИЦ РАН) за ценные советы и вдохновляющую поддержку, Фардеевой Марине Борисовне (д.б.н., проф., каф. общей экологии Казанского ФУ), Зенкиной Татьяне Евгеньевне (к.б.н., доц., каф. биологии Волгоградского ГУ), Секретенко Ольге Павловне (к.ф.-м. н., с.н.с., Институт леса им. В.Н. Сукачева СО РАН), за предоставленные материалы, помощь в освоении пространственной статистики и статистической среды R, и Мартынову Леониду Евгеньевичу за помощь в проведении полевых работ.

### Список литературы

- Акшенцев Е.В. Пространственно-временная организация ценопопуляций купальницы европейской (*Trollius europaeus* L.). Автореф. дисс. канд. биол. наук. Новосибирск, 2006. – 19 с.
- Василевич В.И. Статистические методы в геоботанике. Л.: Наука, 1969. – 273 с.
- Жукова Л.А., Акшенцев Е.В., Шивцова И.В., Головенкина И.А. Пространственная структура растений разных биоморф // Принципы и способы сохранения биоразнообразия I Сборник материалов II Всероссийской научной конференции. Йошкар-Ола: Марийский гос. ун-т, 2006. – С. 248-249.
- Жукова Л.А. Концепция фитогенных полей и современные аспекты их изучения // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. 2012. Т. 14, № 1(6) – С. 1462-1465
- Заугольнова Л.Б. Структура популяций семенных растений и проблемы их мониторинга // Науч. доклад. докт. биол. наук. Санкт-Петербург, 1994. – 90 с.
- Зенкина Т.Е., Бушуева А.Д. Особенности пространственно-онтогенетической структуры ценопопуляции сарсазана шишковатого (*Halocnemum strobilaceum* (Pall.) Vieb.) в природном парке «Эльтонский» // Труды Мордовского государственного природного заповедника имени П.Г. Смидовича. Вып. 25. 2020. – С. 321-329.

- Зенкина Т.Е., Ильина В.Н. Особенности структуры ценопопуляций полыни солянковидной (*Artemisia salsoloides* Willd., Asteraceae) в Самарской области // Самарский научный вестник, 2017. – Т. 6. № 4 (21). – С. 41-47.
- Зенкина Т.Е., Ильина В.Н. Особенности пространственно-онтогенетической структуры ценопопуляций ковыля Коржинского (*Stipa korshinskyi* Roshev., Poaceae) // Самарский научный вестник. 2019а. – Т. 8, № 1 (26) – С.26-30
- Зенкина Т.Е., Ильина В.Н. Характеристика структуры ценопопуляций копеечника крупноцветкового (*Hedysarum grandiflorum* Pall., Fabaceae) с использованием методов пространственной статистики. Самарская Лука: проблемы региональной и глобальной экологии. 2019b. – Т. 28, № 1. – С. 55-62.
- Злобин Ю.А., Складар В.Г., Клименко А.А. Популяции редких видов растений: теоретические основы и методика изучения. Сумы: Университетская книга, 2013. – 439 с.
- Каримова О.А., Абрамова Л.М., Голованов Я.М. Анализ современного состояния популяций редких видов растений памятника природы Троицкие меловые горы (Оренбургская область) // Аридные экосистемы, 2017, том 23, № 1 (70). – С. 51-59
- Красная книга Алтайского края: в 2 т. Т. 1: Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды растений и грибов / науч. ред. А.И. Шмаков, М.М. Силантьева. – Барнаул, 2016. – 292 с.
- Красная книга Оренбургской области: редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных, растений и грибов. Воронеж, 2019. - 488 с.
- Красная книга Республики Алтай: Растения / ред. А. Г. Манеев. – Горно-Алтайск, 2017а. – 267 с.
- Красная книга Республики Башкортостан : в 2 т. Т. 1 : Растения и грибы / под ред. д-ра. биол. наук, проф. Б. М. Миркина. - 2-е изд., доп. и переработ. – Уфа : МедиаПринт, 2011. – 384 с.
- Красная книга Челябинской области: Животные, растения, грибы / отв. ред. А.В. Лагунов. – М.:Реарт, 2017b. – 504 с.
- Кучеров Е.В., Мулдашев А.А., Галеева А.Х. Охрана редких видов растений на Южном Урале. – М.:Наука, 1987. – 204 с.
- Любарский Е.Л. Ценопопуляция и фитоценоз. – Казань: Изд-во КГУ, 1976. – 155с.
- Плантариум - определитель растений on-line [электронный ресурс] – Режим доступа: <http://www.plantarium.ru>, свободный. – Загл. с экрана. (30.10.2020)
- Сагалаев В.А., Зенкина Т.Е. Биоиндикационное значение пространственной структуры ценопопуляций редких видов флоры меловых обнажений Нижнего Поволжья // Экология биосистем: проблемы изучения, индикации и прогнозирования: сборник материалов III Международной научно-практической конференции, посвященной 85-летию Астраханского государственного университета. ФГБОУВО «Астраханский государственный университет», Астрахань, 21-26 августа 2017 г. - Астрахань: Издатель: Сорокин Роман Васильевич, 2017. – С. 189-192.

- Сагалаев В.А., Зенкина Т.Е., Полякова Л.В. Характеристика пространственной структуры ценопопуляции *Artemisia salsoloides* Willd. на территории природного парка «Нижнехоперский» Волгоградской области // Проблемы популяционной биологии: материалы XII Всерос. популяционного семинара памяти Николая Васильевича Глотова (1939-2016). Под ред. Воскресенской О.Л., Гелашвили Д.Б., Суетиной Ю.Г. – Йошкар-Ола: ООО ИПФ «СТРИНГ», 2017. – С. 189-192.
- Теория пространственных точечных процессов в задачах экологии и природопользования (с применением пакета R): учебное пособие / сост.: А.А. Савельев, С.С. Мухарамова, Н.А. Чижикова, А.Г. Пилюгин. – Казань: Изд-во Казан. ун-та, 2014. – 146 с.
- Уранов А.А. Фитогенное поле // Проблемы современной ботаники. 1965. Т. 1. – С. 251-254.
- Фардеева М.Б. Многолетняя динамика пространственно-временной структуры популяций *Orchis militaris* L. (Orchidaceae Juss.) // Изв. Самар. НЦ РАН. 2013. – Т. 15, № 3(1). – С. 352-357.
- Фардеева М.Б. Пространственно-временная динамика в популяциях тубероидных орхидей // Охрана и культивирование орхидей: материалы X Международной научно-практической конференции (1-5 июня 2015 г. Минск, Беларусь) / ред. колл. В.В. Титок и др. – Минск: А.Н. Вараксин, 2015. – С. 244-249
- Фардеева М.Б. Некоторые закономерности пространственно-онтогенетической структуры в популяциях клубнеобразующих орхидей // Сибирский экологический журнал, 5, 2016. – С. 761-773.
- Фардеева М.Б. Пространственная неоднородность популяций клубнеобразующих орхидей и методы ее изучения на примере *Neottianthe cucullata* (L.) Schlechter // Экосистемы, 16 (46), 2018. – С. 75-85
- Фардеева М.Б., Исламова Г.Р. К изучению пространственной структуры черники (*Vaccinium myrtillus* L.) // Окружающая среда и устойчивое развитие регионов: новые методы и технологии исследований: труды всерос. конф. с междунар. уч. Казань, 2009. – С. 307-312.
- Фардеева М.Б., Рогова Т.В. Методы изучения пространственно-возрастной структуры популяций растений // Растительные ресурсы. Т.48, вып. 4, 2012. – С. 597-613
- 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. № 4, 2009. – С. 249-257.
- Фардеева М.Б., Чижикова Н.А., Красильникова О.В. Многолетняя динамика онтогенетической и пространственной структуры ценопопуляций *Sucripedium calceolus* L. // Ученые записки Казанского гос. ун-та. Серия: Естеств. науки. 2010а. Т. 152, кн. 3. – С. 159-173.

- Фардеева М.Б., Чижикова Н.А., Красильникова О.В. Особенности пространственно-возрастной структуры корневищных орхидей в условиях антропогенного воздействия // Теоретические проблемы экологии и эволюции. Теория ареалов: виды, сообщества, экосистемы (V Любимцевские чтения) / Под ред. чл.-корр. Г.С. Розенберга и проф. С.В. Саксонова. – Тольятти: ИЭВБ РАН, 2010б. – С.195-201.
- Фардеева М.Б., Исламова Г.Р., Чижикова Н.А. Пространственно-онтогенетическая структура популяций *Vaccinium myrtillus* (Ericaceae) близь южной границы ареала (Республика Татарстан) // Растительные ресурсы. Т.50, вып. 3, 2014. – С. 376-397.
- Шитиков В.К., Розенберг Г.С. Рандомизация и бутстреп: статистический анализ данных по биологии и экологии с использованием R. – Тольятти: Касандра, 2014. – 314 с.
- UFA, Гербарий Института биологии УНЦ РАН, адрес: 454054, г. Уфа, пр. Октября, 71, Институт биологии Уфимского научного центра РАН. – по состоянию на сентябрь 2020 г.
- Baddeley A. Analysing spatial point patterns in R / CSIRO, 2010. – 232 p.
- Baddeley A., Rubak E., Turner R. 2015. Spatial Point Patterns. Methodology and Applications with R. – Boca Raton - London - New York: Chapman and Hall/CRC – 828 p.
- Bailey T.C., Gatrell A. Interactive spatial data analysis. – Harlow, England: Longman Scientific & Technical, 1995. – 413 p.
- Besag J.E. Comments on Ripley's paper // Journal of the Royal Statistical Society, Series B, 1977. – V. 39. – P. 193-195.
- Besag J.E., Diggle P.J. Simple Monte Carlo tests for spatial pattern // Applied Statistics, 1977. – V. 26. – P. 327-333.
- Gelfand, A.E., Diggle, P.J., Fuentes, M. and Guttorp, P., editors (2010) Handbook of Spatial Statistics. – CRC Press. – 619 p.
- Illian, J., Penttinen, A., Stoyan, H. and Stoyan, D. (2008) Statistical Analysis and Modelling of Spatial Point Patterns. Wiley. - 536 p.
- R Core Team. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria, 2020. URL <https://www.R-project.org/>.
- Ripley B.D. Modelling spatial patterns // Journal of the Royal Statistical Society. Series B. 1977. № 39. P. 172-212.
- Ripley B.D. The second-order analysis of stationary point processes // Journal of Applied Probability. 1976. № 13. P. 255-266.
- Scott D.W. Multivariate density estimation. Theory, Practice and Visualization. New York: John Wiley & Sons Ltd, 1992. 384 p.
- Silverman B.W. Density estimation for statistics and data analysis. London: Chapman and Hall, 1986. 175 p.
- Wiegand T, Moloney K.A. Handbook of spatial point pattern analyse in ecology. Chapman and Hall/CRC, 2014. - 538 p/

## Приложение А. Первичные данные картирования.

Площадка 1			
г <sub>1</sub> , см	г <sub>2</sub> , см	Age	d, см
507	113	pre	7
478	180	gene	20
310	250	pre	8
19	482	pre	7
56	457	pre	9
55	466	pre	9
175	460	pre	12
490	267	pre	5
503	283	gene	15
526	324	gene	17
456	367	pre	5
571	507	pre	7
490	619	gene	12
193	500	post	14
415	123	gene	16
630	490	pre	6

Площадка 2			
г <sub>1</sub> , см	г <sub>2</sub> , см	Age	d, см
164	518	gene	40
104	440	gene	36
112	400	gene	41
206	368	pre	13
253	459	gene	38
415	103	gene	16
435	387	gene	23
476	606	pre	9
491	628	pre	11

Площадка 3			
г <sub>1</sub> , см	г <sub>2</sub> , см	Age	d, см
212	528	gene	15
204	485	pre	5
236	464	pre	8
343	307	pre	13
340	281	pre	10
310	261	pre	5
337	222	pre	7
463	257	gene	13
462	196	gene	23
498	167	gene	15
478	130	pre	8
417	281	gene	10
360	325	pre	3
346	322	pre	2
353	280	pre	4
434	370	pre	9
447	371	pre	5
465	375	pre	6
466	387	pre	1
451	423	pre	7
445	433	pre	9
618	390	pre	6
588	376	pre	3
582	457	post	13
533	498	pre	3
414	473	pre	10
446	523	post	18
456	507	pre	6
477	537	pre	4
500	527	pre	4
508	522	pre	7
455	576	pre	5
308	240	post	13
339	202	gene	18

Условные обозначения: г<sub>1</sub>, г<sub>2</sub> – бицентрические координаты особей (первый центр в левом нижнем углу площадки, второй в правом нижнем, расстояние между центрами 5,0 м); Age – возрастная группа; d – диаметр.