

ХОХЛОВА Майя Геннадьевна

**ОНТОГЕНЕЗ, СТРУКТУРА И ДИНАМИКА ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ
ЛАГОТИСА УРАЛЬСКОГО НА СЕВЕРНОМ УРАЛЕ**

03.00.05 – ботаника

АВТОРЕФЕРАТ

диссертации на соискание ученой степени

кандидата биологических наук

Екатеринбург– 2008

Работа выполнена в лаборатории фитомониторинга и охраны растительного мира
Института экологии растений и животных Уральского отделения РАН

Научный руководитель академик РАН, заслуженный деятель науки РФ,
доктор биологических наук, профессор
ГОРЧАКОВСКИЙ Павел Леонидович

Официальные оппоненты: доктор биологических наук
ПОЗОЛОТИНА Вера Николаевна,

кандидат биологических наук
ТЕТЕРЮК Людмила Владимировна

Ведущая организация Ботанический сад УрО РАН

Защита состоится «9» декабря 2008 г. в 15 часов на заседании
диссертационного совета Д 004.005.01. при Институте экологии растений и живот-
ных УрО РАН по адресу: 620144, г. Екатеринбург, ул. 8-е Марта, 202.
Факс.(343) 260-82-56. Адрес сайта института: <http://ipae.uran.ru>
E-mail: common@ipae.uran.ru

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Института экологии растений и
животных УрО РАН.

Автореферат разослан «9» ноября 2008 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета,
доктор биологических наук,
профессор

Пястолова О. А.

Актуальность темы. Из 2000 видов травянистых растений произрастающих на территории Урала лишь 120 таксонов являются эндемичными. Отличительная черта высокогорных эндемиков - узкоспециализированность, существование в виде малых изолированных популяций, приуроченных к горным хребтам и отдельным вершинам (Горчаковский, 1969; Шхагапсоев, 1996). Изолированные популяции растений в последние десятилетия активно изучаются (Илюшко, 2000; Grasser, 1986; Dolan, 1994; Linhart, Premolii, 1994). Отмечается невысокое генетическое разнообразие малых популяций (Barrett, 1996; Godt et al., 1996) и высокий уровень имбридинга, что повышает вероятность их естественного вымирания. Это усугубляется усилившимся антропогенным воздействием на горные экосистемы, приводящим к выпадению из видового состава сообществ в первую очередь эндемичных и реликтовых видов, как наиболее уязвимых элементов местной флоры (Горчаковский, 1984).

Исследования популяций растений в горных районах заслуживают особого интереса ещё и потому, что на относительно небольшой территории наблюдаются резкие отличия экологических условий, обусловленные климатом, орографией, эдафическими факторами, приводящие в действие механизмы саморегуляции популяций, не проявляющиеся в однородной среде (Климшин, 1983; Глотов, 1983).

Цель и задачи исследования. Цель работы – изучение эколого-биологических особенностей лаготиса уральского.

Для её реализации поставлены следующие **задачи**:

1. Описать онтогенез лаготиса уральского, дать морфологическую характеристику каждого возрастного состояния, уточнить принадлежность вида к определённой жизненной форме.
2. Изучить плотность, возрастную, пространственную, жизненную структуру ценопопуляций лаготиса уральского в различных местообитаниях.
3. Исследовать погодичную динамику основных ценопопуляционных параметров в контрастных местообитаниях.

Научная новизна и практическая значимость. Впервые на Северном Урале произведено комплексное эколого-биологическое изучение высокогорного эндемика лаготиса уральского. Описан онтогенез, выделены возрастные этапы и определена их длительность, уточнена жизненная форма. Получены оригинальные данные о

плотности, возрастном составе, пространственной и жизненной структуре его ценопопуляций. Впервые изучена временная динамика ценопопуляций и показан адаптивный характер внутривоупуляционных перестроек. Полученные данные могут быть использованы при организации системы мониторинга состояния популяций редких и эндемичных растений.

Основные положения выносимые на защиту

1. Развитие лаготиса уральского в горных условиях осуществляется в ходе длительного онтогенеза.
2. Ценопопуляции лаготиса уральского реагируют на эколого-ценотический стресс изменением своей структуры и плотности, что обеспечивает их устойчивость.
3. Лаготис уральский в разных местообитаниях проявляет различную эколого-ценотическую стратегию.

Апробация работы. Материалы диссертации были представлены на научных семинарах лаборатории фитомониторинга и охраны растительного мира ИЭРиЖ УрО РАН (1998 – 2000 гг., 2007г.), на заседании Екатеринбургского отделения РБО (2000 г.), на конференциях молодых учёных-экологов Уральского региона (Екатеринбург, 1999, 2000 гг.), на III, V, VI Всесоюзных популяционных семинарах (Йошкар-Ола, 2000 г.; Казань, 2001 г.; Нижний Тагил, 2002 г.).

Публикации. По материалам диссертации опубликовано 10 работ.

Структура и объём диссертации. Диссертация состоит из введения, 6-ти глав, выводов и списка цитированной литературы (200 источников, в том числе 62 на иностранных языках). Работа изложена на 132 страницах машинописного текста, содержит 10 таблиц и 31 рисунок.

ГЛАВА 1. РАЙОН, ОБЪЕКТ И МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЙ

В основу работы легли материалы экспедиционных исследований, проведённых на отрогах горного массива Денежкин Камень (1994, 1998–2000, 2007 гг.) и Главном Уральском Хребте (1995г).

1.1. Район исследований. На основании литературных источников приводится физико-географическая характеристика района исследований: геоморфологии и

рельефа (Серов, 1994), климата (Горчаковский, 1950; Кувшинова, 1968), почвенного покрова (Фирсова, Дедков, 1983) и растительности (Горчаковский, 1975).

1.2. Характеристика *Lagotis uralensis* Schischk. Объект исследования – высокогорный эндемик Урала *Lagotis uralensis* Schischk. Приведены данные о его таксономическом положении (Шишкин, 1955), анатомо-морфологических особенностях (Флора СССР, 1955), происхождении, экологии и распространении (Горчаковский, 1969; Масагутова, 1976; Баранчиков, 1980; Минеева, 1986; Куликов, 2003; Kamphy, 1995).

1.3. Характеристика изученных ценопопуляций. Приведены геоботанические описания сообществ, к которым приурочены исследуемые ценопопуляции. Изучено 7 ценопопуляций (далее цп) лаготиса уральского, из них исследование годичной динамики структуры и межпопуляционной изменчивости проводилось в 4 цп, расположенных на г. Денежкин Камень в градиенте высотной поясности в сообществах с разной степенью проективного покрытия (пп): 1) Кулаковский 1 (К1) – приручьевая разнотравная лужайка в берёзовом криволесье, 850 м. над ур. моря, пп=90%; 2) Кулаковский 2 (К2) – дриадово-ракомитриевая пятнистая горная тундра, 900 м над ур. моря, пп=50%; 3) Шарп – травяно-моховая горная тундра, 1160 м над ур. моря, пп=90%; 4) Рубель – осоково-моховая горная тундра, 1320 м над ур. моря, пп=85%. Все местообитания имели угол наклона поверхности от 2 до 7°, западную либо юго-западную экспозицию склонов, отличались сходством подстилающих горных пород.

1.4. Методика исследований. Пользовались схемой периодизации онтогенеза многолетников (Работнов, 1950; Уранов, 1975). Изучение плотности, возрастной структуры и динамики возрастной структуры цп проводили на постоянных учётных площадках. Использовались демографические показатели: индекс возрастности (Уранов, 1975), индексы интенсивности пополнения и интенсивности онтогенетического развития (Заугольнова, 1985). Пространственная структура цп изучалась методом картирования особей на трансектах шириной 0,25; 0,5; 1 м. Вычислялись: коэффициент дисперсии (Грейг-Смит, 1967), плотность, протяжённость скоплений (Григорьева и др., 1977). Изучение жизненной структуры цп и морфологической изменчивости производилось на 15-20 модельных средневозрастных цветущих особях

из каждой цп. Общая выборка растений составила 275 экземпляров. Оценивали 15 признаков вегетативной и генеративной сферы. Для статистического анализа морфологических признаков использовали среднее арифметическое и его ошибку, *t*-критерий, методы дисперсионного и факторного анализа. Анализ жизненной структуры ценопопуляции производился по методике Ю.А. Злобина (Злобин, 1981, 1989).

ГЛАВА 2. ОНТОГЕНЕЗ *Lagotis uralensis* Schischk.

2.1. Характеристика возрастных состояний лаготиса уральского. В онтогенезе лаготиса уральского выделено 4 периода и 10 возрастных состояний (рис. 1) (Горчаковский, Хохлова, 2001; Хохлова, 2002):

1) Латентный период (семена) – семенам свойственен глубокий органический покой, для снятия которого необходима стратификация низкой температурой.



Рис. 1. Возрастные состояния лаготиса уральского

2) Прегенеративный период (проростки p_1 , ювенильные j , имматурные im , виргинильные v) – главная ось представлена вегетативным укороченным побегом, нарастание моноподиальное. Рано отмирает главный корень, формируется эпигеогенное корневище с системой придаточных корней.

3) генеративный период (молодые g_1 , средневозрастные g_2 , старые g_3) – главная ось вегетативная, цветоносные побеги - боковые, развиваются в пазухах листьев главной оси из почек возобновления. Дополнительные цветоносные побеги развиваются из спящих почек как верхушечные, редко – пазушные. Развитие монокарпических побегов происходит по моноциклическому, реже по полициклическому типу.

4) постгенеративный период (субсенильные ss , сенильные s) – моноподиальное нарастание сменяется симподиальным. Старческая неспециализированная партикуляция сенильных особей: партикулы отделяются после полной фрагментации корневища. Обладая низким жизненным потенциалом, они вскоре отмирают. Сенильное клонирование является предсмертным распадом особи, для сохранения вида в сообществе значения не имеет. Полный онтогенез лаготиса уральского протекает преимущественно в одном поколении, достигая 70 лет в высокогорных цп.

2.2. Комплекс адаптаций лаготиса уральского к горным условиям.. Наиболее ярко это проявляется в жизненной форме: лаготис уральский является короткокорневищным полурозеточным моноподиально возобновляющимся травянистым поликарпиком, что подтверждает справедливость ранней характеристики вида, данной О.Н. Минеевой (1986 а). Помимо этого лаготису уральскому свойственны: 1) геофитизация 2) миниатюризация в высотном градиенте 3) раннее заложение побегов в почках возобновления, 4) подснежное развитие, 5) вторичный покой 5) длительный онтогенез 6) периодическое цветение растений и др. В разделе рассмотрена литература, посвящённая анализу основных адаптаций растений к высокогорным условиям (Работнов, 1950; Серебряков, 1961; Тихомиров, 1963; Восканян, 1966; Горчаковский, 1975; Горышина, 1979; Тыртиков, 1980; Лархер, 1981, Нахуцришвили, 1981; Куваев, 1985; Онипченко, Комаров, 1997; Кондрачук, 1999; Полтораков, 2001; Мирославов, 1994; Волков, 2002; Jolls, 1982)

ГЛАВА 3. ВОЗРАСТНАЯ СТРУКТУРА ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ

3.1. Возрастные спектры ценопопуляций лаготиса уральского. Возрастные спектры цп двухвершинные. Абсолютный максимум приходится на возрастные группы прегенеративного периода: j , im , v . Относительный максимум во всех цп – на $g2$ группе. Основные межпопуляционные различия затрагивают левую часть спектров при относительном сходстве правой. Это связано с различной рождаемостью, выживаемостью и интенсивностью развития молодых растений в эколого-ценотическом градиенте. Низкая доля j растений отмечена в цп Рубель, Шарп, К1, существующих в сомкнутых сообществах: семена и проростки не выдерживают конкуренции со стороны мхов, дерновинных злаков и осок, препятствующих их прорастанию и выживанию (Кириков, Ипатова, 1997; Maflack, 1987; Tsujino Yasuko et al., 1991). Высота над уровнем моря влияет на рождаемость и развитие растений на ранних стадиях онтогенеза (Cawker, 1980; Smith, 1980). Высокая представленность в спектрах im и v растений обусловлена снижением интенсивности онтогенетического развития молодых групп в эколого-ценотическом градиенте. Стабильность правой половины спектров объяснима большей автономностью этого этапа онтогенеза и его независимостью от воздействия экзогенных факторов. Развитие растений замедляется в генеративный период, что оправдано: от доли участия генеративных особей в возрастном составе зависит успешность существования цп. Низкая представленность растений постгенеративного периода связана с их низкой жизнеспособностью и быстрым отмиранием.

3.2. Динамика возрастной структуры ценопопуляций. Изучалась с 1994 по 2007гг. Ценопопуляции охарактеризованы как нормальные полночленные, молодые или зрелые. Индекс возрастности практически не менялся. В 2000 г. во всех цп выросла доля ювенильной группы в результате новой волны семенного возобновления. В остальном возрастная структура оставалась консервативной, а погодичные различия спектров были незначительны.

ГЛАВА 4. ПЛОТНОСТЬ ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ

4.1. Плотность ценопопуляций и её погодичная динамика. В цп в 1994 и 2000 гг. наблюдались «пики», а в 1998 и 2007 гг. «спады» плотности и численности

особей. Более резкие колебания плотности наблюдаются в цп Шарп и Рубель, испытывающих сильный эколого–ценотический стресс. Баланс числа особей, включающий общее число ежегодно появившихся и убывших растений (рис. 2) показал, что в 3-х цп в течение 2-х лет доля появившихся растений превышала долю убывших. И только в цп Рубель в 1999г доля появившихся растений не отличалась от доли убывших. В основе изменения плотности особей в цп лежат рождаемость, элиминация и состояние вторичного покоя. Изменение плотности цп К2, расположенной у нижней границы высотного распространения вида в сообществе с

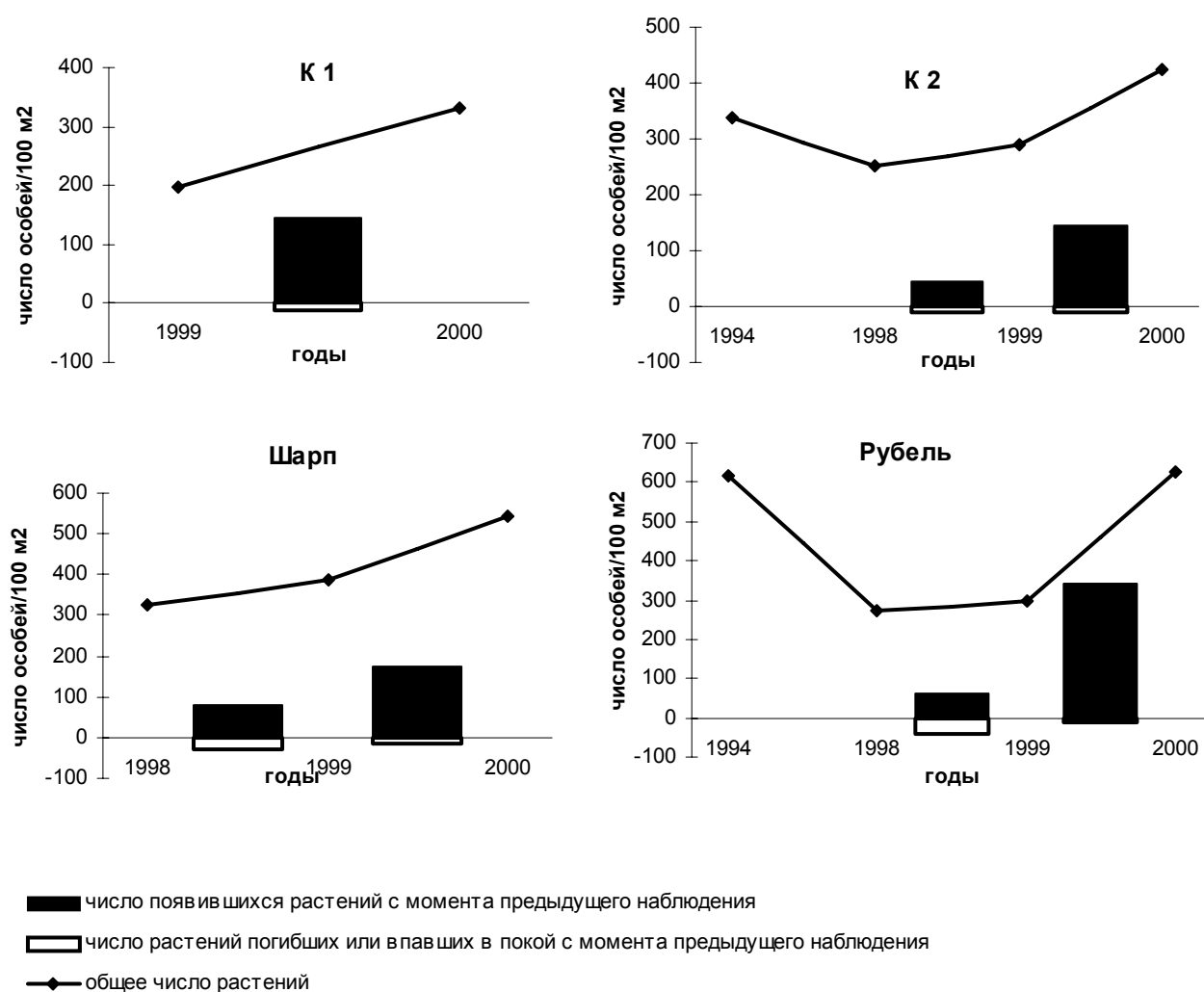


Рис. 2. Баланс численности особей в ценопопуляциях.

невысоким пп, осуществляется за счет рождаемости (84% всего прироста численности в 1999 г и 69% - в 2000). В остальных цп, обитающих на верхнем пределе высотного распространения вида или в сообществах с высоким пп, значительная доля растений, вышедших из состояния временного покоя, определяет возрастание плот-

ности (К1: 62% относительного прироста численности; Рубель: 95% в 1999г.; 79% в 2000г.; Шарп: 92% в 1999г.; 63% в 2000 г). В отдельные благоприятные для семенного воспроизводства годы доля особей, возникших семенным путём, возрастает во всех цп, благодаря чему и поддерживается естественное воспроизводство ценопопуляций, испытывающих значительный эколого-ценотический стресс.

4.2. Динамика численности возрастных групп. Увеличение плотности цп в 1999 и 2000 гг. обеспечено возрастанием численности всего 3-х возрастных групп: ювенильных, имматурных и виргинильных, в совокупности обеспечивших от 71 до 92 % общего прироста плотности. Составляющими динамики численности возрастной группы является элиминация, вторичный покой и онтогенетическое развитие. Изменение численности всех возрастных групп в изученных ценопопуляциях было связано, главным образом, с пребыванием растений в состоянии вторичного покоя, за исключением особо благоприятных для семенного возобновления лет, когда численность ювенильных особей увеличивалась в основном благодаря высокой рождаемости во всех ценопопуляциях. Онтогенетический фактор более значим в балансе ювенильной и имматурной группы в цп Кулаковский 2 во все годы наблюдения.

ГЛАВА 5. ПРОСТРАНСТВЕННАЯ СТРУКТУРА ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ

5.1. Особенности пространственной структуры. Агрегированный характер распределения растений *L. uralensis* на трансектах всех размеров подтверждён коэффициентом дисперсии (2,7–19). Выделялись скопления 3-х уровней. Наиболее плотные во всех цп скопления I уровня (от 40 до 80 экз/м²), выделяемые на трансекте шириной 0,25 м. Эти скопления состоят из одновозрастных особей прегенеративного периода, что говорит о подобии семенного возобновления в цп: семенные диспоры распространяются и прорастают группами. Скопления II и III уровня менее плотны (16-63 экз/м² и 9-40 экз/м²), более протяжённые. Протяженность скоплений I и II уровней не отличается во всех цп (0,29-0,40 и 0,78-0,84 м). Скопления III уровня в цп К1, Шарп и Рубель полицентрические (коэффициент плотности центра = 2; 1,7 ; 2,4), достигают 2,5 – 4 м. Такой тип скоплений формируется в результате слияния нескольких скоплений низшего размера. Скопления III уровня в цп К2 преимущест-

венно моноцентрические, с более плотным центром (коэффициент плотности = 4), достигают 1,5 м. Межпопуляционные различия скоплений обусловлены напряженностью фитоценологических отношений: цп К2 функционирует в разреженном сообществе с проективным покрытием 50–55 %, существование незанятых микроместообитаний позволяет диаспорам постепенно распространяться по площади сообщества, формируя новые, менее плотные скопления. Остальные цп существуют в сомкнутых сообществах (пп=90-95%), где локализуются преимущественно на глинистых пятнах мерзлотного происхождения (цп Шарп и Рубель) и приручьевых обнажениях субстрата (цп К1), размер которых соответствует протяженности скоплений III уровня. Растения этих цп лишены возможности расселяться по всему сообществу, вынуждены плотно заселять уже освоенные микроместообитания. Такая стенопотность вида определяется чертами гигрофитной организации, позволяющими виду существовать в переувлажненных местообитаниях, и низкой конкурентоспособностью.

5.2. Возрастные спектры скоплений. По типу возрастного спектра выделено 4 варианта скоплений (молодые, зрелые, стареющие, омоложенные), отражающие последовательные этапы развития ценопопуляционного локуса в результате семенной инвазии. Проанализировано соотношение разных вариантов скоплений двух уровней агрегированности в цп. Отмечено снижение доли молодых и возрастание доли зрелых и старых скоплений в ряду цп К2 – Шарп – К1 – Рубель, что связано с вероятным вегетативным размножением особей и избирательным выживанием проростков в сильно задернованных сообществах.

ГЛАВА 6. ИЗМЕНЧИВОСТЬ И ЖИЗНЕННАЯ СТРУКТУРА ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ

6.1. Анализ морфометрических признаков. Количество признаков, по которым отмечены основные межпопуляционные различия, менялось от года к году. Наиболее часто различия между ценопопуляциям проявлялись по метрическим (высота цветоноса, размеры прикорневых листьев, длина соцветия), признакам массы (фитомасса особи и соцветия) и некоторым счетным признакам (количество прикорневых листьев, число цветков в соцветии). За всё время исследований наибольшие средние значения большинства вышеназванных признаков отмечены для цено-

популяций, расположенных на нижнем пределе высотного распространения вида (850–900 м. над ур. моря). В градиенте высотной поясности средние значения большинства признаков снижаются, достигая своих минимальных значений в высокогорных ценопопуляциях Шарп и Рубель (1160–1320 м. над ур. моря). Количественные признаки – число цветоносов и розеток листьев в разных местообитаниях менее изменчивы, что свидетельствует о более жёсткой детерминации этих признаков внутренними факторами развития. Наблюдаемая погодичная изменчивость высоты генеративного побега и ширины листовой пластинки, реже длины листовой пластинки связана с неоднородностью гидротермических условий разных лет вегетации. Для оценки степени влияния местообитания и года исследования применили 2-х факторный дисперсионный анализ. Большая доля межгрупповой изменчивости числа прикорневых листьев, розеток листьев, стеблевых листьев, числа цветков в соцветии и надземной фитомассы особи связана с условиями местообитания ценопопуляции. Варьирование высоты цветоноса, ширины листовой пластинки прикорневого листа, длины и фитомассы соцветия определяется как местообитанием ценопопуляции, так и условиями разных лет вегетирования. Признаки число прикорневых листьев, длина пластинки прикорневого листа, число цветов в соцветии можно считать дифференцирующими для ценопопуляций лаготиса уральского: по этим признакам из года в год наблюдаются устойчивые межпопуляционные различия.

6.2. Многомерный анализ морфологической изменчивости. Для всех выборок *L. uralensis* проведён факторный анализ для выявления структуры изменчивости признаков: 62,8 % общей изменчивости можно описать, используя 2 первых главных фактора. Используя третий фактор можно объяснить 72,6% общей изменчивости. Большой вклад в формирование первого фактора вносят признаки: высота генеративного побега ($r=0,920$), длина листа ($r=0,855$), длина соцветия ($r=0,767$), длина черешка листа ($r=0,795$). Этот фактор интерпретируется как ростовое усилие. Второй фактор в большей степени коррелирует с генеративными признаками: числом цветоносов ($r=0,710$), количеством цветков в соцветии ($r=0,822$). Этот фактор интерпретируется как репродуктивное усилие. Наибольший вклад в формирование третьего фактора вносят признаки: число розеток листьев ($r=0,918$), общее число ли-

стве ($r=0,821$). Распределение особей в пространстве, задаваемом двумя первыми главными факторами, показано на рис.3. Наблюдается поляризация особей: с одной стороны в области положительных значений первого фактора сконцентрированы высокие растения с одним цветоносом, крупными листовыми пластинками и высокими значениями фитомассы. Такие растения в большинстве были характерны для выборок 2000 и 2007 гг. из цп К1 и К2. В области отрицательных значений первого фактора обособились слабо облиственные низкорослые растения с низкими значениями фитомассы из высокогорных ценопопуляций Шарп и Рубель. Судя по положению центроидов выборок, наблюдается расхождение выборок по оси первого фактора, характеризующего интенсивность ростовых процессов, без полного обособления чаще в соответствии с их местообитанием, реже – годом исследования.

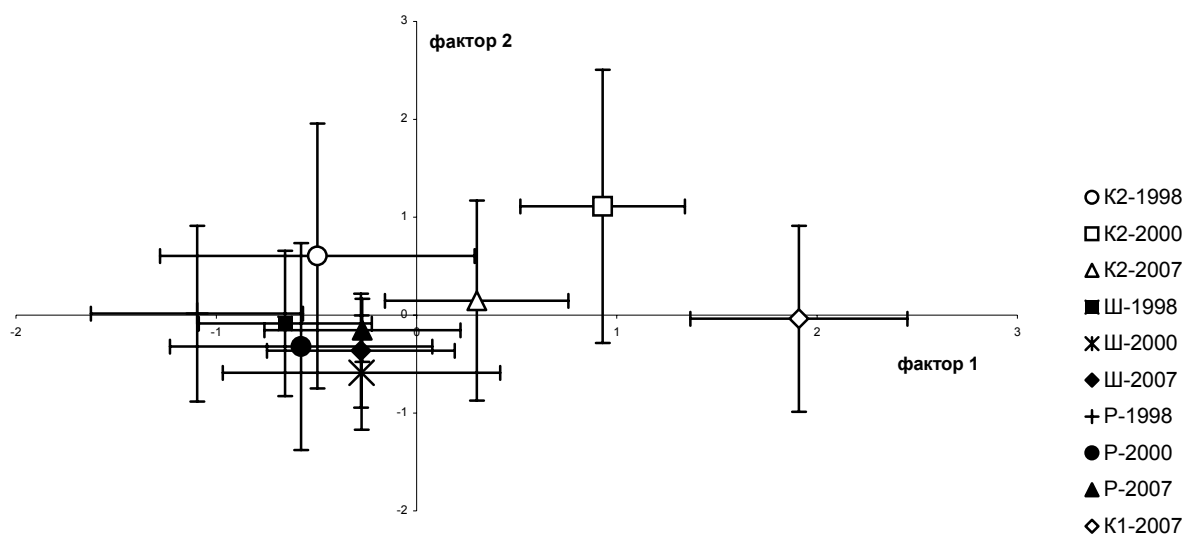


Рис. 3. Положение центроидов выборок особей лаготиса уральского в пространстве двух главных факторов. Линии – стандартное отклонение

6.3. Жизненная структура ценопопуляций. В основу оценки жизненного состояния легла размерная иерархия особей в популяции. В качестве детерминирующих признаков выбраны наиболее информативные, в полной мере характеризующие общий габитус особи, несущие большие факторные нагрузки: высота генеративного (h_{cv}), длина листа (lL), количество генеративных побегов (ncv). Все

растения были распределены по 3 размерным классам: высшему (а), среднему (b), низшему (с). В ряду ценопопуляций, который соответствует высотному градиенту 850-900-1160-1320 м. над ур. моря, снижается относительная численность особей среднего и высшего классов и повышается доля растений низшего класса жизненности (рис. 4). Такое соотношение размерных групп воспроизводится в течение ряда лет, что демонстрирует различные ценопопуляционные стратегии. В низкогорных цп (К1, К2), где большинству растений присущи черты виолентности: крупные размеры, быстрый рост, успешное вызревание семян, реализуется стратегия захвата и удержания территории в результате активного размножения и интенсивного роста и вегетации. В высокогорных ценопопуляциях Шарп и Рубель у большинства особей выражены черты патиентности: небольшие размеры, замедленный рост, длительный онтогенез, невысокая семенная продуктивность – в большей степени реализуется стратегия сохранения и поддержания жизнедеятельности.

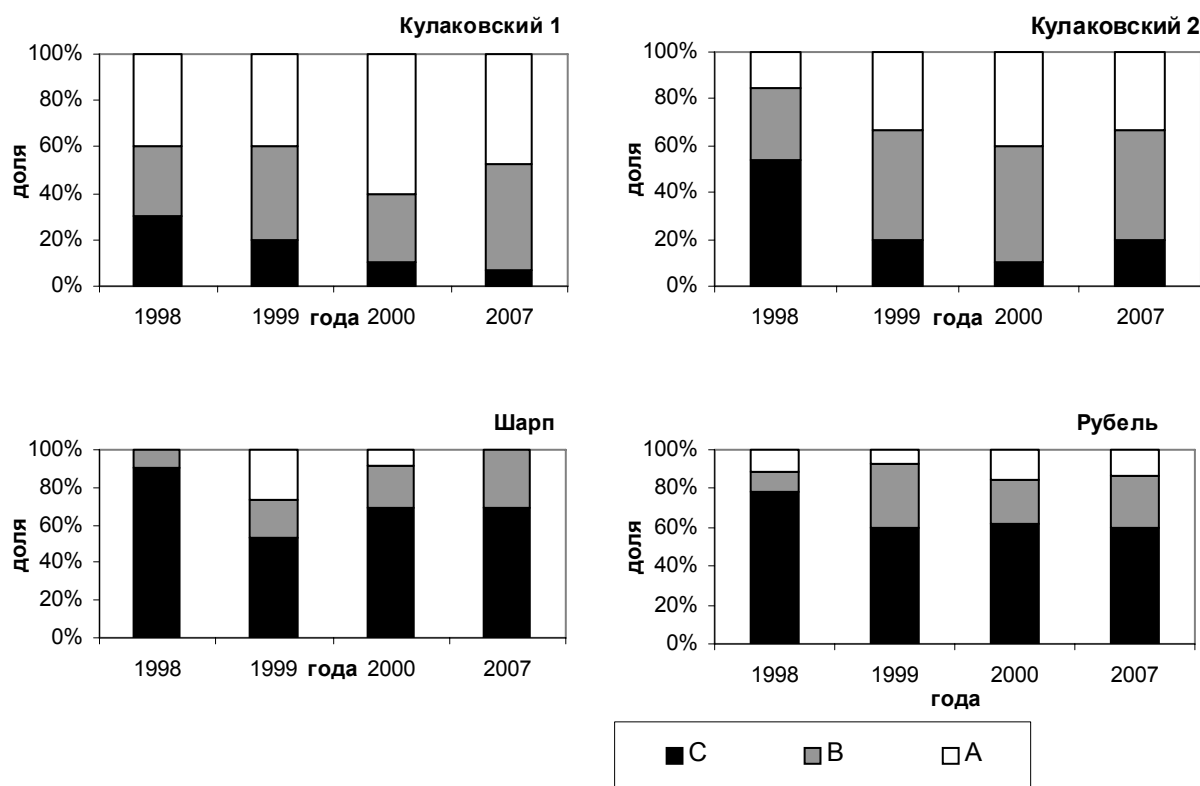


Рис. 4. Соотношение (%) классов жизненности в ценопопуляциях:
 А – высший класс, В – средний класс, С – низший класс.

ВЫВОДЫ

1. Полный онтогенез лаготиса уральского на Северном Урале протекает в одном поколении, особи последовательно проходят через 10 возрастных состояний: семена, проростки, ювенильные, имматурные, виргинильные, молодые генеративные, средневозрастные генеративные, старые генеративные, субсенильные, сенильные. Сенильная партикуляция у лаготиса является предсмертным распадом особи. Средняя продолжительность онтогенеза возрастает в высотном градиенте, достигая максимальных значений (70 лет) в высокогорных ценопопуляциях.

2. Возрастная структура ценопопуляций лаготиса уральского не меняется на протяжении многих лет. В возрастных спектрах присутствует два устойчивых максимума: абсолютный приходится на молодые группы (ювенильные, имматурные либо виргинильные), относительный – на средневозрастную генеративную группу. Основные межпопуляционные различия затрагивают левые половины спектров, что связано с различной интенсивностью пополнения и скоростью развития молодых растений в эколого-ценотическом градиенте.

3. Плотность ценопопуляций, расположенных в сообществах с низким проективным покрытием, поддерживается ежегодным семенным возобновлением (до 85% прироста численности). В сообществах с высоким проективным покрытием, плотность зависит от количества молодых растений, вышедших или ушедших в состояние временного покоя (от 62% до 95% изменения численности). Семенное возобновление таких ценопопуляций осуществляется не ежегодно и зависит от гидротермических условий вегетационного периода.

4. Возрастание доли покоящихся особей в высотном градиенте, плотносомкнутых сообществах и в неблагоприятные для вегетации периоды свидетельствует о высокой адаптивной значимости вторичного покоя для лаготиса уральского в условиях высокогорий.

5. Пространственная структура ценопопуляций характеризуется контагиозным распределением особей. Выделено 3 уровня скоплений: мелкие (I уровень), средние (II уровень), крупные (III уровень). Скопления I и II уровня сходны по плотности, протяженности и дискретности во всех ценопопуляциях. Межпопуляционные различия скоплений III уровня обусловлены напряженностью фитоценотиче-

ских отношений в сообществах. В сомкнутых сообществах размер свободных микроместообитаний ограничивает протяжённость скоплений III уровня, что определяет их высокую плотность, полицентричность и дискретность. В разреженных сообществах семенные диаспоры распространяются свободно, основывая моноцентрические скопления меньшей плотности.

6. Отмечено снижение средних значений размерных признаков и признаков массы растений в высотном градиенте. Такие признаки, как число прикорневых листьев, длина прикорневого листа, длина черешка, количество цветов в соцветии можно считать дифференцирующими для ценопопуляций лаготиса уральского: по ним наблюдаются устойчивые межпопуляционные различия.

7. В высотном градиенте снижается доля крупно- и среднеразмерных растений и возрастает доля мелких особей. Такое соотношение размерных групп растений, устойчиво воспроизводимое в течение ряда лет, демонстрирует различные ценопопуляционные стратегии. В низкогорных ценопопуляциях большинству растений присущи черты виолентности: крупные размеры, быстрый рост, успешное вызревание семян. В высокогорных ценопопуляциях у большинства особей выражены черты патиентности: небольшие размеры, замедленный рост, длительный онтогенез. Экологический оптимум лаготиса уральского находится в подгольцовом поясе и полигональных тундрах (800 – 900 м. над ур. моря), и это соответствует нижней границе его вертикального распространения.

Список публикаций по теме диссертации.

1. **Хохлова М.Г.** Структура популяций *Lagotis uralensis Schischk.* на Северном Урале / М.Г. Хохлова // Развитие идей академика С.С. Шварца в современной экологии: сб. трудов конф. молодых ученых-экологов Урал. региона.– Екатеринбург, 1999.– С. 208-209.
2. **Хохлова М.Г.** О фитоценоотическом оптимуме высокогорного эндемика Урала лаготиса уральского / М.Г. Хохлова // Экология и рациональное природопользование на рубеже веков. Итоги и перспективы.– Томск, 2000.– Т.3. – С. 112-113.
3. **Хохлова М.Г.** Структура и динамика популяций высокогорного эндемика лаготиса уральского (*Lagotis uralensis Schischk*) на Северном Урале / М.Г. Хохлова // Биосфера и человечество: сб. материалов конф. молодых ученых памяти Н.В. Тимофеева-Ресовского. – Екатеринбург, 2000. – С. 308-316.

4. **Хохлова М.Г.** О состоянии природных популяций высокогорного эндемика лаготиса уральского в заповеднике «Денежкин Камень» / М.Г. Хохлова // Тезисы докладов научно-практической конференции, посвящённой 70-летию Печоро-Илычского заповедника. – Сыктывкар, 2000. – С. 198-199.
5. **Хохлова М.Г.** Онтогенез и возрастная структура ценопопуляций *Lagotis uralensis* Schischk. на Северном Урале / М.Г. Хохлова // Онтогенез и популяция: сб. материалов III Всероссийского популяционного семинара. – Йошкар-Ола, 2001. – С. 181-183.
6. Горчаковский П.Л. Сравнительная оценка состояния популяций уральского эндемика *Lagotis uralensis* Schischk. в градиенте высотной поясности / П.Л. Горчаковский, **М.Г. Хохлова** // Экология. – 2001. – № 5. – С. 323-330.
7. **Хохлова М.Г.** Динамика численности особей в ценопопуляциях лаготиса уральского (*Lagotis uralensis* Schischk.) / М.Г. Хохлова // V Всероссийский популяционный семинар. Популяция, сообщество, эволюция: тез. докл. – Казань, 2001. – С. 103-104.
8. **Хохлова М.Г.** Адаптация модельного вида к высокогорным условиям / М.Г. Хохлова // VI Всероссийский популяционный семинар. Фундаментальные и прикладные проблемы популяционной биологии: тез. докл. – Нижний Тагил, 2002. – С. 196-197.
9. **Хохлова М.Г.** Онтогенез лаготиса уральского (*Lagotis uralensis* Schischk.) / М.Г. Хохлова // Онтогенетический атлас лекарственных растений. – Йошкар-Ола, 2002. – Т. 3. – С. 144-149.
10. **Хохлова М.Г.** Адаптации модельного вида к высокогорным условиям / М.Г. Хохлова // Фундаментальные и прикладные проблемы популяционной биологии. Материалы VI Всероссийского популяционного семинара. Ученые записки НТГСПА. – Нижний Тагил, 2004. – С. 190-194.