

ISSN 0367-0597

Номер 5

Сентябрь - Октябрь 2001



# ЭКОЛОГИЯ

Главный редактор  
В.Н. Большаков

<http://www.maik.ru>



“НАУКА”

МАИК “НАУКА/ИНТЕРПЕРИОДИКА”

## СРАВНИТЕЛЬНАЯ ОЦЕНКА СОСТОЯНИЯ ПОПУЛЯЦИЙ УРАЛЬСКОГО ЭНДЕМИКА *LAGOTIS URALENSIS* SCHISCHK. В ГРАДИЕНТЕ ВЫСОТНОЙ ПОЯСНОСТИ

© 2001 г. П. Л. Горчаковский, М. Г. Хохлова

Институт экологии растений и животных УрО РАН  
620144 Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202

Поступила в редакцию 23.04.2001 г.

Охарактеризованы этапы онтогенеза, структура и динамика популяций эндемичного растения лаготиса уральского, пути адаптации этого вида к произрастанию в форме малых изолированных популяций в высокогорьях.

**Ключевые слова:** растения высокогорий, Урал, эндемики, малые популяции.

Усиливающееся воздействие человека на растительный покров нередко вызывает сокращение и раздробление ареалов ранее более или менее широко распространенных видов растений (Горчаковский, 1979). Поэтому выявление закономерностей существования видов растений в форме малых изолированных популяций привлекает внимание фитоэкологов (Dolan, 1994; Linhart, Premolli, 1994; Ouborg, van Treuren, 1994; Raijman et al., 1994). Исследования в таком направлении проводились, в частности, на примере некоторых эндемичных растений уральской флоры, распространенных прерывисто и представленных лишь немногими малочисленными популяциями (Горчаковский, 1997; Горчаковский, Зуева, 1984, 1993; Горчаковский, Степанова, 1994а, б). Однако с этой точки зрения особый интерес представляют растения, произрастающие в высокогорьях, где изоляция популяций проявляется особенно ярко, так как межпопуляционный обмен генами сильно ограничен факторами, контролирующими процессы опыления, развития семян и их распространения (Grasser, 1986). Это и определило выбор объекта данной работы.

### ОБЪЕКТ, РАЙОН И МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЙ

В качестве объекта исследований<sup>1</sup> был выбран лаготис уральский *Lagotis uralensis* Schischk., относящийся к семейству Scrophulariaceae. Это уральский высокогорный эндемик, редкий вид, встречающийся прерывисто в немногих местонахождениях на некоторых горных вершинах Северного и Южного Урала (Горчаковский, 1969).

Как и другие уральские эндемики, он относится к числу наиболее уязвимых видов местной флоры, внесен в “Красную книгу Среднего Урала” (1996). Опыляется с помощью насекомых. Микотрофен, с везикулярно-арбускулярной эндомикоризой (Селиванов, Шавкунова, 1973).

Исследования проводились с 1994 по 2000 г. на Северном Урале, на горном массиве “Денежкин Камень” (1492 м над ур. м.). Здесь хорошо выражена высотная поясность растительного покрова со сменяющимися при подъеме в горы поясами: горнолесным, подгольцовым, горнотундровым и поясом холодных гольцовых пустынь (Горчаковский, 1975; Gorchakovskiy, 1989). Верхняя граница леса в разных частях массива проходит на высоте 800–880 м над ур. м.

Для изучения выбраны четыре локальные популяции лаготиса уральского, находящиеся на разных высотных уровнях, в составе разных растительных сообществ (рис. 1): одна из них – в подгольцовом поясе, три остальные – в горнотундровом. Популяциям были даны условные названия по месту их нахождения:

1. Популяция “Кулаковский-1”. Западный склон Кулаковского увала, 850 м над ур. м. Расположена среди лиственнично-извилистоберезового редкостойного подгольцового мелколесья (доминанты *Larix sibirica*, *Betula tortuosa*) на приручьевой разнотравной лужайке. Травостой с проективным покрытием 80%; в его составе: сор.<sub>2</sub> – *Lagotis uralensis*, *Anemone biarmiensis*, сор.<sub>1</sub> – *Polygonum bistorta*, sp.–сор.<sub>1</sub> – *Allium schoenoprasum*, *Pachypleurum alpinum*, *Geranium albiflorum*, *Valeriana capitata* и др.

2. Популяция “Кулаковский-2”. Вершина Кулаковского увала, 900 м над ур. м. Дриадово-ракомитриевая пятнистая горная тундра. Поверхность почвы с оголенными пятнами. Проективное по-

<sup>1</sup> Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проекты № 99-04-49025 и 00-15-97901).

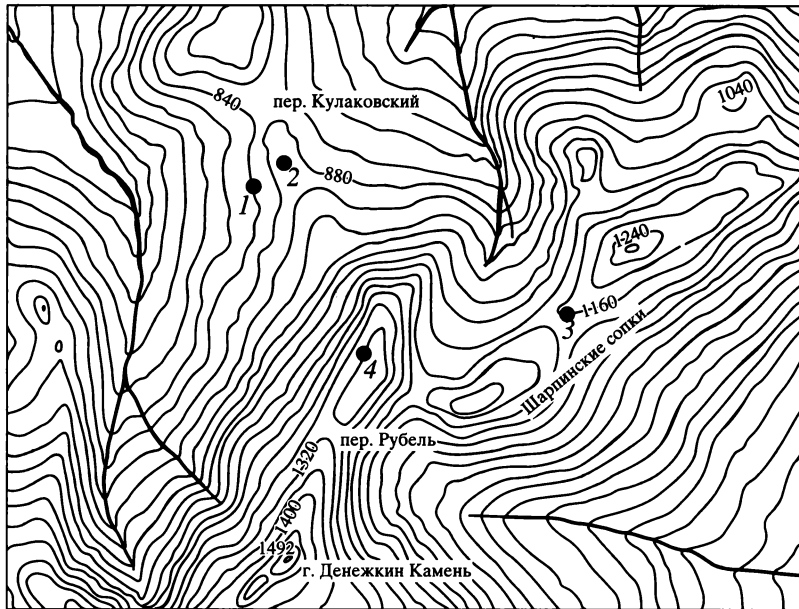


Рис. 1. Местонахождение локальных популяций лаготиса уральского: 1 – “Кулаковский-1”, 2 – “Кулаковский-2”, 3 – “Шарп”, 4 – “Рубель”.

крытие травяно-кустарничкового яруса 50%; в нем преобладают сор.<sub>1</sub>–сор.<sub>2</sub> – *Dryas octopetala*, сор.<sub>1</sub> – *Lagotis uralensis*, *Vaccinium uliginosum*, *Arctous alpina*, sp. – *Anemone biarmiensis*, *Gypsophila uralensis*, *Pachypleurum alpinum*. В моховом покрове сор.<sub>1</sub>–сор.<sub>2</sub> – *Racomitrium lanuginosum*.

3. Популяция “Шарп”. Седловина между Шарпинскими сопками, 1160 м над ур. м. Травяно-моховая горная тундра. В составе травяно-кустарничкового яруса (проективное покрытие 40–50%) сор.<sub>1</sub>–сор.<sub>2</sub> – *Festuca ovina* ssp. *ruprechtii*, *Carex bigelowii* ssp. *arctisibirica*, сор.<sub>1</sub> – *Lagotis uralensis*, sp. – *Pachypleurum alpinum*, *Cerastium krylovii*, *Polygonum bistorta*, *Empetrum hermaphroditum*, *Thalictrum alpinum*, *Hieracium alpinum* и др. Моховой покров (проективное покрытие 60%) с преобладанием сор.<sub>2</sub> – *Aulacomnium turgidum*.

4. Популяция “Рубель”. Перевал Рубель, 1320 м над ур. м. Осоково-аулакомниевая горная тундра. В кустарничковом ярусе сор.<sub>1</sub> – *Salix reticulata*. Травяно-кустарничковый ярус (проективное покрытие 60%) с преобладанием сор.<sub>2</sub>–сор.<sub>3</sub> – *Carex bigelowii* ssp. *ruprechtii*; в нем также присутствуют сор.<sub>1</sub> – *Lagotis uralensis*, sp. – *Pachypleurum alpinum*, *Anemone biarmiensis*, *Luzula frigida* и др. В мохово-лишайниковом ярусе (покрытие 50%) преобладает сор.<sub>2</sub> – *Aulacomnium turgidum*.

#### НЕКОТОРЫЕ АНАТОМО-МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ И ЭТАПЫ ОНТОГЕНЕЗА

Почки возобновления лаготиса уральского, согласно О.Н. Минеевой (1986), открытые. Они под-

разделяются на две категории: вегетативные, содержащие лишь зачатки стебля и листьев, и почки смешанного типа, содержащие зачатки как вегетативных, так и генеративных органов. В почке смешанного типа ясно различимы зачатки междоузлий, листьев, соцветия и цветков.

В прегенеративный период онтогенеза появляются только вегетативные почки, а в генеративный – как вегетативные, так и смешанного типа. Из вегетативной почки образуется укороченный побег, несущий один или несколько относительно крупных листьев.

У растений, находящихся в генеративном периоде онтогенеза, во второй половине лета в апикальной части формируется верхушечная вегетативная почка; кроме нее, закладываются одна или несколько боковых почек – как вегетативных, так и смешанного типа. Из верхушечной почки на следующий год вырастает укороченный моноподиальный побег, несущий несколько (до четырех) более или менее крупных листьев, а из боковой почки смешанного типа – удлиненный цветоносный побег с несколькими мелкими сидячими листочками и соцветием. Боковые вегетативные почки обычно остаются спящими, но иногда из них образуется укороченный вегетативный побег второго порядка.

Удлиненные генеративные побеги однолетние, они функционируют лишь в течение одного вегетационного периода, отмирая после плодоношения. Стебель укороченного вегетативного побега остается жизнеспособным, перезимовывая под прикрытием черешков отмерших листьев,



**Рис. 2.** Возрастные состояния лаготиса уральского: *pl* – проросток, *j* – ювенильное, *im* – имматурное, *v* – виргинильное, *g<sub>1</sub>* – молодое генеративное, *g<sub>2</sub>* – средневозрастное генеративное, *g<sub>3</sub>* – старое генеративное, *ss* – субсенильное, *s* – сенильное; *гк* – главный корень, *бк* – боковой корень, *пк* – придаточный корень, *к* – корневище.

мохового покрова и иногда верхнего слоя почвы. В зоне ежегодного прироста моноподиального побега в пазухах листьев появляются почки возобновления, а в нижней, многолетней части – придаточные корни. В результате втягивания придаточными корнями многолетня, ежегодно нарастающая часть стебля постепенно погружается в почву, превращаясь в эпигеогенное корневище. Втягивающее действие придаточных корней для других видов растений отмечалось и ранее (Серебряков, Серебрякова, 1965; Хохряков, 1976; Михайловская, 1981).

В онтогенезе лаготиса уральского можно выделить следующие возрастные состояния: проростки, ювенильные растения, имматурные, виргинильные, молодые генеративные, средневозрастные генеративные, старые генеративные, субсенильные и сенильные (рис. 2).

**Проростки** (*pl*) – небольшие растения высотой 1.5–2 см; имеют гипокотиль, две узколанцетные семядоли, стержневой главный корень, уходящий вглубь до 3.5–4 см, с 1–2 боковыми корешками. Иногда главный корень спирально закручивается, что, возможно, способствует втягиванию растения в почву (Игнатьева, 1967). Семядоли функциони-

руют в течение одного вегетационного периода; к концу его закладывается верхушечная почка.

**Ювенильные** (*j*) особи. В начале второго вегетационного периода из верхушечной почки формируется укороченный вегетативный побег, несущий один лист, состоящий из цельнокрайней ланцетовидной, неопушенной листовой пластинки и довольно длинного черешка. В этом возрастном состоянии растения находятся 3–5 лет; высота их от 3 до 8 см. Главный корень постепенно отмирает, и начинает формироваться корневище. Хорошо сформировавшиеся ювенильные особи имеют короткое (0.5 см) корневище диаметром 0.1–0.2 см, с несколькими (до 5–6) придаточными корнями.

**Имматурные** (*im*) особи – высотой 6–12 см, с одним листом. Пластинка листа овальной или продолговато-яйцевидной формы, по краю слегка городчатая, черешок длинный, при основании с довольно широким влагалищем. К концу каждого вегетационного периода закладывается верхушечная вегетативная почка с 3–4 листовыми зачатками, но реализуется только один лист. Корневище тонкое, короткое (от 0.5 до 2 см), диаметром 0.4–0.5 см, с 8–10 придаточными корнями.

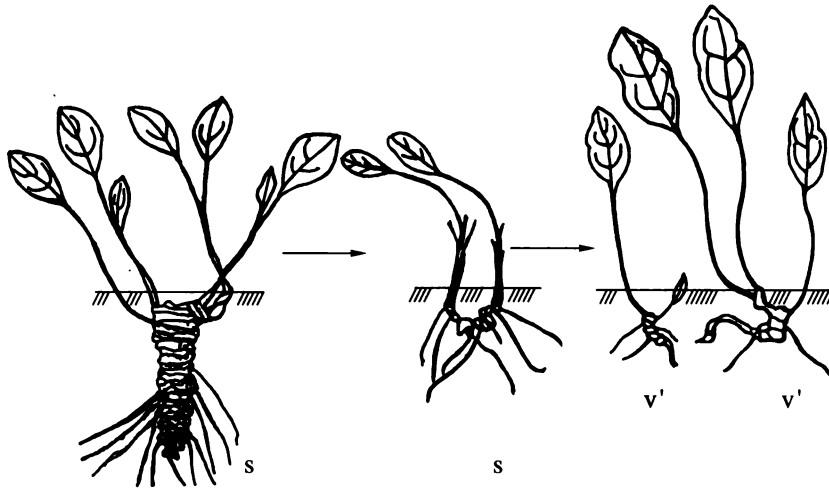


Рис. 3. Вегетативное размножение лаготиса уральского в результате партикуляции сенильных (s) особей; v' – отделившиеся партикулы (особи вегетативного происхождения).

**Виргинильные** (v) особи – более крупные растения (высотой от 7 до 17 см), обычно с двумя листьями. Листовая пластинка ланцетовидная или продолговато-яйцевидная, по краю слабогородчатая. Корневище длиной 1.5–4 см, диаметром 0.5–0.8 см, с 12–16 придаточными корнями. Вокруг конуса нарастания начинает формироваться обкладка из влагалищ отмерших листьев.

**Молодые генеративные** (g<sub>1</sub>) особи имеют укороченный вегетативный моноподиальный побег, несущий обычно два базальных листа продолговато-овальной формы, по краю неясно городчатых, образующих слабо выраженную розетку. Генеративный побег один (длина 14–22 см), стеблевая его часть с несколькими сидячими листочками и терминальным колосовидным соцветием длиной 3–5 см. В соцветии содержится от 10 до 30 цветков. Корневище вертикальное, до 3 см длиной, диаметром 0.7 см.

Для **средневозрастных генеративных** (g<sub>2</sub>) особей характерна более или менее выраженная розетка из 3–4 листьев яйцевидной формы, лишенных опушения, слабогородчатых или цельнокрайних. Черешки листьев у основания с широкими объемлющими влагалищами. Цветоносных побегов 1–2 (3), длина их от 19 до 40 см. На цветоносном побеге листья сидячие, мелкие, листорасположение очередное, а выше по стеблю супротивное. Соцветие колосовидное, 6–12 см длиной, число цветков от 70 до 200. В этом возрастном состоянии углубление корневища достигает своего максимума, конус нарастания с почками возобновления погружен в почву на глубину 3–10 см. Корневище вертикальное или слегка горизонтально изогнутое, длиной до 7 см, диаметром 1 см, с мощной системой (от 30 до 60) шнуровидных ветвящихся

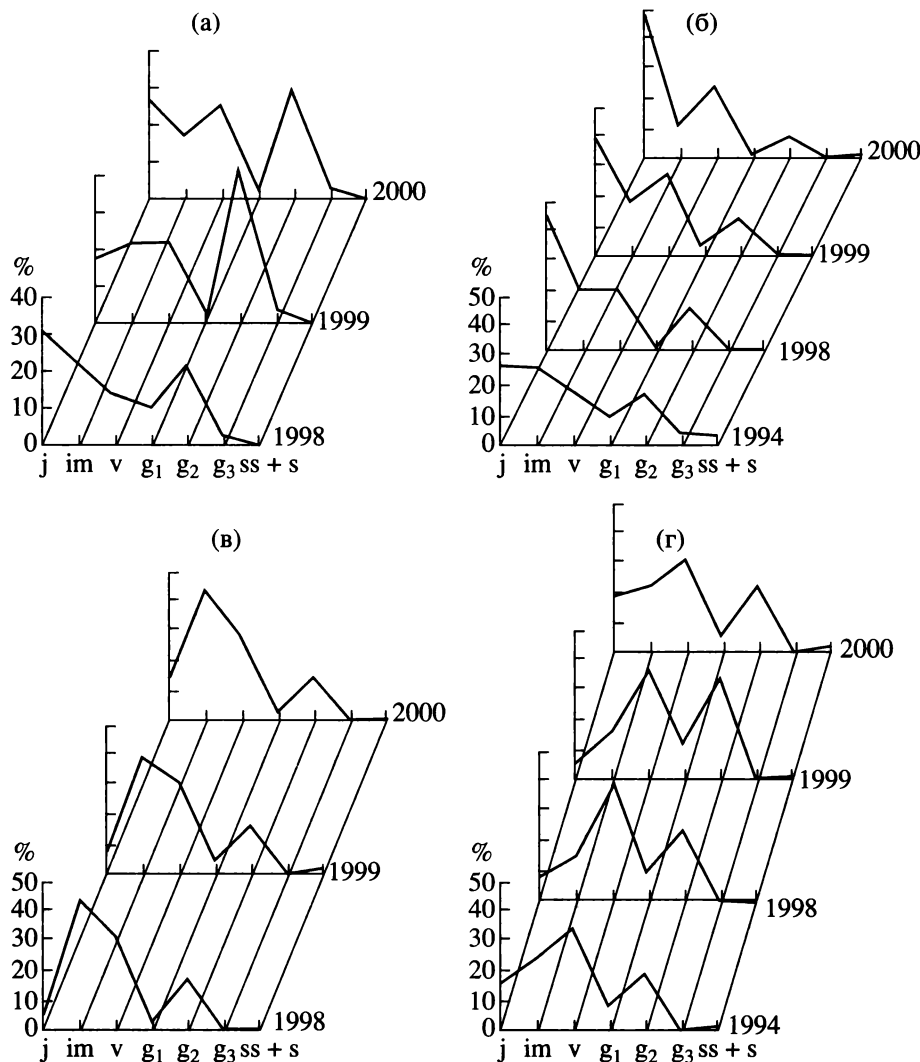
придаточных корней. Ясно выражена обкладка из влагалищ и черешков отмерших листьев.

У **старых генеративных** (g<sub>3</sub>) особей укороченный вегетативный побег несет 1–2 листа овальной формы, по краю городчатых. Генеративный побег один, длиной 16–29 см, соцветие в виде короткого колоса (длина 3–5 см); число цветков от 50 до 70, часть цветков недоразвита. Корневище мощное, в нижней части отмирающее. Число придаточных корней уменьшается до 10–26.

**Субсенильные** особи (ss) – с укороченным вегетативным побегом, листья в числе 2 (3), пластинка их овальная или яйцевидная, окруженные войлоковидной обкладкой из черешков отмерших листьев. Цветоносных побегов не образуется. Корневище в нижней части отмершее, разрушенное; придаточные корни сосредоточены в верхней части корневища.

**Сенильные** особи (s) имеют лишь один лист, пластинка его овальной формы, значительно меньших размеров, чем у субсенильных растений. Большая часть корневища сгнила; сохранилась только его верхняя часть, придаточных корней немного (5–7).

В редких случаях наблюдается вегетативное размножение путем партикуляции субсенильных и сенильных особей (рис. 3). При этом корневище распадается на части; на отделившихся частях из боковых почек формируются вегетативные побеги. Особи, возникающие в результате вегетативного размножения, живут в течение нескольких лет, достигая состояния, близкого к виргинильному. В жизни популяции они выполняют вспомогательную роль, обеспечивая удержание жизненного пространства, защиту его от инвазии конкурирующих видов растений, вплоть до времени



**Рис. 4.** Возрастная структура локальных популяций лаготиса уральского и ее погодичная динамика: Популяции: а – “Кулаковский-1”, б – “Кулаковский-2”, в – “Шарп”, г – “Рубель”.

появления новых особей семенного происхождения, вступающих в генеративное состояние.

### СТРУКТУРА И ДИНАМИКА ПОПУЛЯЦИЙ

Общая продолжительность большого жизненного цикла лаготиса уральского, судя по сохранившимся следам междоузлий на корневищах, – от 35 до 73 лет. Значения максимальной продолжительности жизни отдельных особей в популяциях увеличиваются по мере подъема в горы: в популяции “Кулаковский-1” они соответствуют 49 годам, а в популяции “Рубель” – 73.

На рис. 4 представлена возрастная структура и динамика четырех популяций лаготиса уральского за период наблюдений. Как видно, популяция “Кулаковский-1” – средневозрастная, с некоторыми чертами омоложения. В ее возрастном спектре ясно выражен пик, приходящийся на средневозра-

стные генеративные особи, но в отдельные годы довольно велика доля ювенильных, иматурных и виргинильных.

Популяция “Кулаковский-2” – молодая, с тремя пиками, два из них приходится на ювенильные и виргинильные особи, а иногда на ювенильные и иматурные, а третий, меньший, – на средневозрастные генеративные. Погодичные изменения коснулись главным образом молодой фракции популяций.

Популяция “Шарп” – молодая, возрастной спектр с одним пиком, приходящимся на иматурные особи, и другим, менее выраженным, – на средневозрастные генеративные. За период наблюдений в возрастной структуре существенных изменений не произошло.

Популяция “Рубель” – скорее средневозрастная, в ее возрастном спектре один пик приходится

## Некоторые параметры изученных популяций

Популяция	Средняя фитомасса особи		Плотность популяции		Доля цветущих растений		Доля молодых растений (pl, j, im)		Сумма баллов
	г	баллы	ос./м <sup>2</sup>	баллы	%	баллы	%	баллы	
“Кулаковский-1”	2.1	3	39.9	3	17.8	3	37.6	2	11
“Кулаковский-2”	1.55	2	5.1	1	5.9	2	59	3	8
“Шарп”	1	1	18.8	2	6.6	2	46.5	3	8
“Рубель”	0.98	1	14.8	2	17.6	3	18.6	1	7

на виргинильные особи, другой – на средневозрастные. Погодичные изменения в ней затронули преимущественно долю ювенильных особей.

Все изученные популяции, следуя Т.А. Работнову (1950), можно охарактеризовать как нормальные, т.е. не зависящие от притоков зачатков извне. Это свидетельствует о том, что процессы появления молодых особей, их созревания, старения и отмирания происходят довольно спокойно, без резких перепадов и нарушений. Во многом это зависит от большой продолжительности онтогенеза особей. В большинстве случаев возрастные спектры с двумя пиками (бимодальные – по терминологии Л.Б. Заугольной, 1976). Правая их часть, приходящаяся на генеративный период, остается в период наблюдений относительно стабильной. Напротив, левая часть, характеризующая динамику молодой фракции популяций, подвержена существенным погодичным изменениям. Ярко выраженная динамичность левой части возрастных спектров – следствие большей зависимости молодых растений от метеорологических условий отдельных лет, а также более быстрого прохождения ими ранних этапов онтогенеза. Весьма существенно, что во всех популяциях имеется достаточное количество виргинильных особей, обеспечивающих непрерывное пополнение генеративной фракции популяций.

Погодичная динамика в генеративной части возрастного спектра обусловлена не только переходом особей из одного возрастного состояния в другое, но также и тем, что генеративные особи нередко цветут и плодоносят не ежегодно, а с интервалом в 1–2 года, иногда и 3–4, образуя в годы, когда плодоношение отсутствует, лишь вегетативные побеги. Перерывы в цветении могут быть вызваны как неблагоприятными метеорологическими условиями отдельных лет, так и недостатком пластических веществ, необходимых для формирования генеративных органов. В градиенте нарастающей высоты над уровнем моря частота и длительность перерывов в цветении возрастают. Поскольку генеративный этап в жизни лаготиса уральского растянут на несколько десятилетий, паузы в цветении у некоторых особей не наруша-

ют в целом непрерывного для популяции процесса плодоношения и семенного возобновления.

## ЭКОЛОГИЧЕСКИЙ ОПТИМУМ ВИДА

Экологический оптимум лаготиса уральского можно определить по комплексу признаков: средняя фитомасса особей, плотность популяции, доля цветущих растений, доля молодой фракции. Оценка каждого из этих параметров производится по трехбалльной шкале. Интегральным показателем экологического оптимума служит сумма полученных баллов. Результаты такой оценки по данным исследований 1999 г. в четырех популяциях приведены в таблице. Как видно, значения суммы баллов наиболее высоки в подгольцовом поясе и закономерно снижаются при подъеме в горы. На этом основании можно прийти к заключению, что экологический оптимум лаготиса уральского находится именно в подгольцовом поясе. Здесь, особенно возле ручейков, где почва обильно увлажнена за счет притока воды из более высокой части горного массива, а перепады температур воздуха не столь резки, условия произрастания для этого вида наиболее благоприятны.

## ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Лаготис уральский – моноподиально нарастающий, короткочерневищный, полурозеточный травянистый поликарпик; гемикриптофит, мезофит с некоторыми чертами гигроморфизма.

Как и у ряда других высокогорных и арктических растений, почки у лаготиса уральского открытого типа; в ходе эволюции произошла реметоморфизация почечных чешуй в зачаточные зеленые листья, которые распускаются сразу же при наступлении положительных температур воздуха. Это дает возможность растениям удлинить период фотосинтетической активности. Почки возобновления лаготиса уральского защищены от низких температур не специализированными почечными чешуями, а остатками отмерших листьев, мхами, а нередко и верхним слоем почвы. Исследования И.Г. Серебрякова (1961, 1962, 1964) показали, что при переходе от пояса

таежных лесов к поясу горных тундр доля видов цветковых растений с открытыми почками увеличивается.

Предварительная закладка в почках возобновления лаготиса уральского зачатков соцветий и цветков выработалась в результате приспособления этого вида к произрастанию в высокогорьях и обеспечивает ускоренное прохождение фазы цветения и плодоношения в условиях резко сокращенного вегетационного периода. Эта черта характерна и для многих других растений горных и арктических тундр. Так, по данным И.Г. Серебрякова (1952), в лесном и горнотундровом поясах Хибинских гор на Кольском полуострове 80–90% цветковых растений, а в арктических тундрах Таймырского полуострова все цветковые имеют предварительно заложенные в почках возобновления соцветия и цветки.

Цветение генеративных особей лаготиса уральского не всегда ежегодное; бывают случаи, когда в течение одного года или нескольких лет нарастает только вегетативная часть побега, и лишь затем наступают цветение и плодоношение. Перерывы в цветении связаны с неблагоприятными метеорологическими условиями тех вегетационных периодов, когда происходит закладка почек возобновления.

Лаготис уральский принадлежит к числу видов растений, существующих в форме малых изолированных популяций. Изоляция его локальных популяций обусловлена рядом факторов, ограничивающих межпопуляционный обмен генами. Это прежде всего прерывистый характер распространения данного вида. Он встречается на отдельных, нередко очень удаленных друг от друга, более высоких горных массивах с безлесными вершинами и выраженными подгольцовым и горнотундровым поясами. Так, например, южно-уральская группа популяций отделена от ближайших местонахождений на Северном Урале расстоянием порядка 550 км. На Северном Урале, где сосредоточена основная часть ареала лаготиса уральского, отдельные местонахождения связаны с крупными горными массивами (Конжаковский Камень, Денежкин Камень, Ялпинг-Ньер, Ойка-Чахль, Чистоп и др.). Межгорные понижения покрыты лесами, представляющими непреодолимую преграду для распространения этого вида. Однако и в пределах крупных горных массивов имеется обычно несколько локальных популяций лаготиса уральского. Они разобщены не только физическими барьерами (горные вершины, увалы, долины), но и фитоценоотическими (густосомкнутые темнохвойные леса, в которых этот вид произрастать не может), а также фенологическими (различия в сроках цветения и плодоношения, обусловленные положением локальных популяций в разных высотных поясах). Кро-

ме того, изоляция популяций может зависеть и от характера распространения и малочисленности насекомых-опылителей.

В ходе эволюции у лаготиса уральского выработался ряд приспособлений к существованию в форме малых изолированных популяций в высокогорьях с их суровыми неустойчивыми метеорологическими условиями в течение короткого вегетационного периода. К числу неблагоприятных факторов здесь относятся резкие похолодания, иногда сопровождающиеся снегопадом, что вызывает повреждение цветков; раннее наступление заморозков в конце лета, в результате чего семена не успевают дозреть; длительно морозящие дожди и сильные ветры, ограничивающие возможность опыления цветков с помощью насекомых. Эволюция этого вида пошла по линии увеличения числа цветков в соцветии (до 200) и продолжительности большого жизненного цикла до 70 лет с длительным (до 20–30 лет) пребыванием особей в ходе онтогенеза в генеративном состоянии. Это повышает вероятность успешного семенного возобновления, если не ежегодно, то в некоторые более благоприятные годы из ряда чередующихся лет.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В плейстоцене ареал лаготиса уральского был, несомненно, значительно шире, чем в настоящее время; тогда верхняя граница располагалась ниже ее современного уровня, и создались благоприятные условия для расселения этого вида по многим горным вершинам Северного Урала и проникновения его на Южный Урал. Последовавшие затем в голоцене изменения климата и растительного покрова привели к раздроблению ареала. В результате фрагментации ранее обширного ареала сформировалась серия малых изолированных популяций в разных горных массивах, а в пределах одного массива – в разных биотопах и в разных высотных поясах, где популяции оказались отделенными друг от друга различными барьерами (физическими, фитоценоотическими, фенологическими).

Хотя экологический оптимум лаготиса уральского находится в подгольцовом поясе, этот вид достаточно жизнеспособен и в лежащем выше горнотундровом поясе, где успешно возобновляется и входит в состав различных растительных сообществ.

Наблюдения, проведенные в типичных местобитаниях, расположенных в пределах подгольцового и горнотундровых поясов, свидетельствуют о волнообразном характере динамики возрастной структуры популяций лаготиса уральского. Возрастные спектры популяций большей частью бимодальные, с пиками, приходящимися на молодую и средневозрастную фракции. Однако весьма



характерно, что во всех популяциях генеративная часть спектра в течение всего периода наблюдений остается относительно стабильной. В определенной мере такая закономерность связана с длительным пребыванием особей в генеративном состоянии, хотя иногда и с перерывами цветения и плодоношения у некоторых из них. Это обеспечивает непрерывность семенного возобновления, пополнения популяций молодыми особями. Следовательно, популяции лаготиса уральского, несмотря на их малочисленность, занимают достаточно устойчивую позицию в составе естественного, ненарушенного растительного покрова уральских высокогорий.

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Горчаковский П.Л. Тенденции антропогенных изменений растительного покрова Земли // Бот. журн. 1979. Т. 64. № 12. С. 1697–1713.
- Горчаковский П.Л. Основные проблемы исторической фитогеографии Урала. Свердловск: Урал. фил. АН СССР, 1969. 286 с.
- Горчаковский П.Л. Растительный мир высокогорного Урала. М.: Наука, 1975. 283 с.
- Горчаковский П.Л. Мониторинг малых изолированных популяций эндемичных растений Урала // Мониторинг биоразнообразия. М., 1997. С. 126–132.
- Горчаковский П.Л., Зуева В.Н. Возрастная структура и динамика малых изолированных популяций уральских эндемичных астрагалов // Экология. 1984. № 3. С. 3–11.
- Горчаковский П.Л., Зуева В.Н. Онтогенез, структура и динамика популяций южноуральского эндемика *Onosma guberlinensis* Dobrocz. et V. Vinogr // Экология. 1993. № 6. С. 24–29.
- Горчаковский П.Л., Степанова А.В. Уральские эндемичные виды рода *Minuartia* L.: онтогенез, структура, динамика популяций // Экология. 1994 а. № 3. С. 22–30.
- Горчаковский П.Л., Степанова А.В. Уральский скально-горно-степной субэндемик *Dianthus acicularis* Fisch. ex Ledeb.: онтогенез и динамика популяций // Экология. 1994б. № 6. С. 3–11.
- Заугольнова Л.Б. Типы возрастных спектров нормальных ценопопуляций растений // Ценопопуляции растений. М.: Наука, 1976. С. 81–91.
- Красная книга Среднего Урала. Екатеринбург: Изд-во Уральского университета, 1996. 278 с.
- Игнатьева И.П. О геофилии у стержнекорневых и кистекокорневых травянистых поликарпиков // Бот. журн. 1967. Т. 52. № 7. С. 944–952.
- Минеева О.Н. Анатомо-морфологические особенности лаготиса уральского на Северном Урале // Флора и растительность эталонных и охраняемых территорий. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1986. С. 95–102.
- Михайловская И.С. Анатомические особенности корневищ некоторых многолетних трав // Жизненные формы: структура, спектры, эволюция. М.: Наука, 1981. С. 141–161.
- Работнов Т.А. Вопросы изучения состава популяций для целей фитоценологии // Проблемы ботаники. 1950. Вып. 1. С. 465–483.
- Селиванов И.А., Шавкунова В.Ф. Микотрофность растений во флоре и растительном покрове горы Ирмель // Микориза растений. Пермь, 1973. С. 72–93.
- Серебряков И.Г. Морфология вегетативных органов высших растений. М.: Сов. наука, 1952. 392 с.
- Серебряков И.Г. Ритм сезонного развития растений Хибинских тундр // Бюл. МОИП. 1961. Т. 66. Вып. 5. С. 78–97.
- Серебряков И.Г. Ритм сезонного развития растений Приполярного Урала // Бюл. МОИП. 1962. Т. 67. Вып. 3. С. 65–81.
- Серебряков И.Г. Сравнительный анализ некоторых признаков ритма сезонного развития растений различных ботанико-географических зон СССР. // Бюл. МОИП. 1964. Т. 69. Вып. 5. С. 62–75.
- Серебряков И.Г., Серебрякова Т. И. О двух типах формирования корневищ у травянистых многолетников // Бюл. МОИП. 1965. Т. 70. Вып.2. С. 67–81.
- Хохряков А.П. Циклы развития побегов в связи с проблемой травянистости // Проблемы экологической морфологии растений. М.: Наука, 1976. Т. 42. С. 141–155.
- Dolan R. Patterns of isozyme variation in relation to population size, isolation, and phytogeographic history in royal catchfly (*Silene regia*; Caryophyllaceae) // Amer. J. Bot. 1994. V. 81. P. 965–972.
- Gorchakovsky P.L. Horizontal and altitudinal differentiation of the vegetational cover of the Ural mountains // Pirineos. 1989. № 133. P. 33–54.
- Grasser M. Genetic-ecological investigations in *Biscutella laevigata* // Veroff. Geobot. Inst. ETN. Stiftung Rübel. Zürich. 1986. № 86. 86 p.
- Linhart Y., Premolli A. Genetic variation in central and disjunct populations of *Lilium parryi* // Can. J. Bot. 1994. V. 72. № 1. P. 79–85.
- Ouborg N., van Treuren R. The significance of genetic erosion in the process of extinction. IV. Inbreeding load and heterosis in relation to population size in the mint *Salvia pratensis* // Evolution. 1994. V. 48. № 4. P. 996–1008.
- Raijman L., Leeuwen N., Kersten R., Ostermeier J., Nijls H., Menken Steph. Genetic variation and outcrossing rate in relation to population size in *Gentiana pneumonanthe* L. // Conserv. Biol. 1994. V. 8. № 4. P. 1014–1026.