

А. Л. МАРТЫНОВА¹, Л. М. АБРАМОВА²РОЛЬ *ZYGOPHYLLUM PINNATUM* В РАСТИТЕЛЬНОМ СООБЩЕСТВЕ

¹МБОУ «Гимназия № 1 им. Н. Т. Антошкина»,
г. Кумертау, Российская Федерация,
anle.martynova@gmail.com

²Южно-Уральский ботанический сад-институт УФИЦ РАН,
г. Уфа, Российская Федерация,
abramova_lm@mail.ru

Методами пространственной статистики была изучена роль *Zygochloa pinnatum* в растительном сообществе. Доказана низкая конкурентная способность этого вида.

Ключевые слова: *Zygochloa pinnatum*, растительное сообщество, локальная плотность, степень доминирования, кросс-функция Рипли.

Zygochloa pinnatum Cham. (Zygochloaceae) – это многолетнее растение с мощным многоглавым деревенеющим каудексом. Цветет в мае-июне, плодоносит в июле-августе. Размножается семенами. Ксерофит, гипсофил, петрофит. Вид слабо изучен, занесен в Красные книги 5 регионов РФ [7], в том числе в Красную книгу Республики Башкортостан [3].

Результаты изучения онтогенетической структуры ценопопуляций *Z. pinnatum* в двух регионах Российской Федерации (Республика Башкортостан и Оренбургская область) и северо-западном Казахстане (Актюбинская область) представлены в [2, 5]. Особенности пространственно-онтогенетической структуры популяций изучались в [4]. В указанных работах высказывались предположения о низкой конкурентной способности вида и о предпочтении сообществ с разреженной растительностью. В настоящей работе предполагается проверить это утверждение математическими методами пространственной статистики. Итак, цель работы – изучить роль *Z. pinnatum* в растительном сообществе и характер взаимодействия с растениями других видов.

Материалы и методы. Исследование проводили в июне-июле 2021 года, в Кююргазинском р-не Респ. Башкортостан на холмах по правому берегу р. Тугустемир, напротив д. Разномойка. Согласно схеме геоботанического районирования, местность относится к Кумертауско-Исянгуловскому степному району Общего Сырта. Растительное сообщество, включающее *Z. pinnatum*, приурочено к местам выхода гипсовых пород, основной грунт – элювий гипса, в граничной зоне содержит примеси красной глины.

Для исследования была заложена площадка размером 8×13 м, на которой проведено картирование растительного сообщества – для каждого растения определены координаты и видовая принадлежность. На учетной площадке, общепринятыми методами, определены следующие характеристики растительного сообщества: видовой состав, количество особей N , средняя плотность Λ . Для популяций каждого вида зафиксированы: количество особей N_i , средняя плотность популяции $\Lambda_i = N_i/S$, доля вида в растительном сообществе $P_i = N_i/N$ (здесь и далее $i = 1, \dots, m$, где m – количество видов в сообществе).

Локальные значения плотности растительного сообщества λ и каждой популяции λ_i вычисляли в центре каждого квадрата размером 5×5 см (далее – элементарные квадраты) методом сглаженной аппроксимации [9] на основе ядерной функции [15, 14]. Границы популяции определены путем сравнения локальных значений плотности в каждом элементарном квадрате с установленным нами пороговым значением 0,01 ос. /м² – если значение плотности меньше порогового, то данный квадрат лежит за границей популяции. Площадь популяции S_i определена как сумма площадей элементарных квадратов (0,0025 м²) лежащих в пределах ее границы. Экологическая плотность популяции $\hat{\Lambda}_i$ определена как отношение количества особей данного вида к площади популяции, т. е. $\hat{\Lambda}_i = N_i/S_i$.

На основе локальных значений плотности были рассчитаны локальные значения доли вида в сообществе $p_i = \lambda_i/\lambda$. Доминирующий вид определяли как вид доля P_i которого максимальна на учетной площадке. Локальное доминирование определяли аналогично, но используя значения p_i для каждого элементарного квадрата. Для локально доминирующих видов подсчитана площадь доминирования \tilde{S}_i – сумма площадей элементарных квадратов на которых этот вид является доминирующим. Степень доминирования определяли по шкале Любарского: 0-4% – малозначимый вид ("М"), 4-16% – второстепенный ("В"), 16-36% – субдоминирующий ("С"), 36-64% – доминирующий ("Д"), 64-100% – абсолютно доминирующий ("А") [1].

Для определения характера размещения особей ("agg" – агрегированный, "reg" – регулярный, "CSR" – случайный) были рассчитаны и проанализированы функции Рипли [12, 13], которые представляли в линеаризованном виде [10]. Значимость отклонений построенной кросс-функции от таковой для однородного пуассоновского процесса (CSR) оценена методом симуляций Монте-Карло [11] на основе 299 симуляций CSR.

Характер взаимодействия особей *Z. pinnatum* с особями других видов в сообществе оценивали на основе коэффициента корреляции Пирсона между значениями локальных плотностей в соответствующих элементарных квадратах [8]. Если коэффициент корреляции по абсолютной величине превосходил 0,5, то дополнительно рассчитывали кросс-функцию Рипли.

Все расчеты и построение изображений проводили в статистическое среде R с использованием функций пакета spatstat [8]. Подробное описание выполненных расчетов и тексты кодов R представлены в форме дополнительных материалов и доступны на <https://stok1946.blogspot.com/2022/04/blog-post.html>.

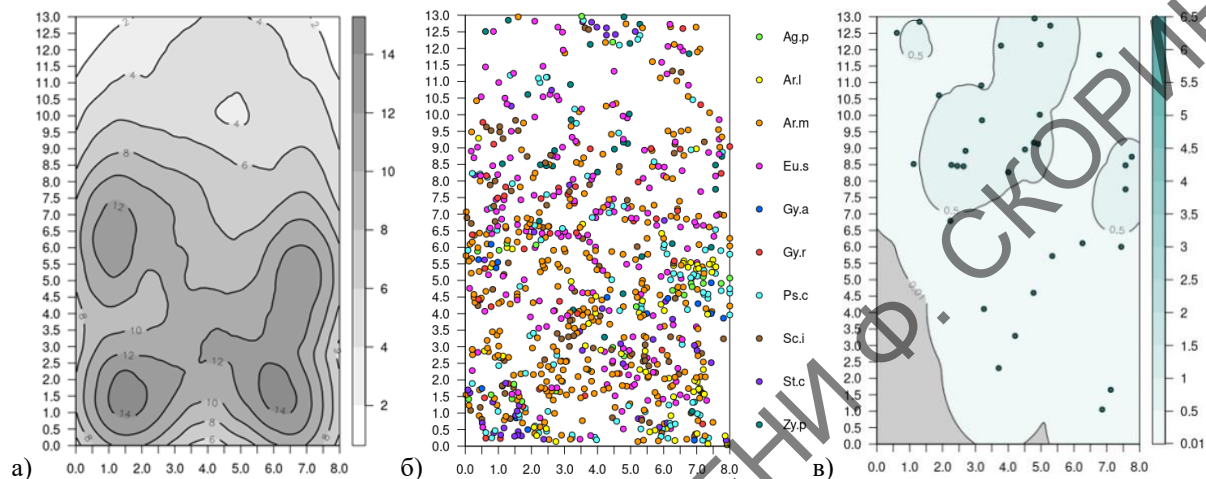
Результаты и обсуждение. На учетной площадке зарегистрированы растения 10 видов, принадлежащие к 6 семействам. Ниже приведен список видов, в скобках указано сокращение, которое далее будет использоваться для обозначения вида в таблицах и рисунках: сем. POACEAE – (Ag. p) *Agropyron pectinatum* (M. Bieb.) P. Beauv., (St. c) *Stipa capillata* L.; сем. ASTERACEAE – (Ar. l) *Artemisia lercheana* Weber ex Stechm., (Ar. m) *A. marschalliana* Spreng, (Ps. c) *Psephellus carbonatus* (Klokov) Greuter.; сем. EUPHORBIACEAE – (Eu.s) *Euphorbia seguieriana* Neck.; сем. DIPSACACEAE – (Sc. i) *Scabiosa isetensis* L.; сем. CARYOPHYLLACEAE – (Gy. a) *Gypsophila altissima* L., (Gy. r) *G. rupestris* A. Kuprian.; сем. ZYGOPHYLLACEAE – (Zy. p) *Zygophyllum pinnatum* Cham.

Таблица 1 – Характеристики популяций

Вид	N_i , ос.	A_i , ос./м ²	λ_i , ос./м ²			Разме-ще- ние	S_i		$\hat{\Lambda}_i$ ос./м ²
			min	max	Mean		м ²	%	
Ag. p	23	0,22	0,00	1,20	0,22	agg	69,1	66,4	0,33
Ar. l	60	0,58	0,00	3,20	0,58	agg	83,0	79,8	0,72
Ar. m	289	2,78	0,07	6,43	2,78	agg	104	100	2,78
Eu. s	179	1,72	0,08	3,18	1,72	agg	104	100	1,72
Gy. a	15	0,14	0,00	0,78	0,14	agg	55,2	53,1	0,27
Gy. r	46	0,44	0,00	1,19	0,44	CSR	97,0	93,3	0,47
Ps. c	103	0,99	0,00	3,42	0,99	agg	103,8	99,8	0,99
Sc. i	79	0,76	0,00	1,89	0,76	agg	103,1	99,1	0,77
St. c	44	0,42	0,00	2,83	0,42	agg	94,6	91,0	0,46
Zy. p	33	0,32	0,00	0,88	0,32	CSR	93,5	89,9	0,35
Всего	871	8,38	0,63	15,28	8,37	agg			

Как сообщество в целом, так и представленные в нем популяции характеризуются низкой плотностью, для большинства видов средняя плотность не превышает 1 ос./м², кроме того, многие виды местами выпадают из растительного сообщества (таблица 1, рисунок 1, а-б).

Экологическая плотность популяции также низкая для всех видов. Характер размещения особей в большинстве популяций агрегированный, исключения составляют популяции *G. rupestris* и *Z. pinnatum* особи которых размещены случайным образом. Такой характер размещения характерен для растений моноцентрической биоморфы при оптимальных экологических условиях [6]. Популяция *Z. pinnatum* занимает 89,9% площади, средняя плотность составляет 0,32 ос. /м², в местах скоплений повышается до 0,88 ос. /м² (рисунок 1, в). Сравнение карт плотности растительного сообщества и популяции *Z. pinnatum* показывает, что количество особей *Z. pinnatum* возрастает в верхней части площадки, где общая плотность растительного сообщества падает. Ниже это будет обосновано математически.



а) плотность растительного сообщества; б) размещение особей в сообществе;
в) плотность и размещение особей *Z. pinnatum*

Рисунок 1 – Карты учетной площадки

Таблица 2 – Доли видов и локальное доминирование

Вид	N_i , ос.	P_i , %	p_i , %			\tilde{S}_i		степень доминирования				
			min	max	mean	м ²	%	М	В	С	Д	А
Ag. p	23	2,6	0,0	11,1	2,3	–	–	●	•			
Ar. l	60	6,9	0,0	39,0	5,5	2,10	2,01	•	●	•	•	
Ar. m	289	33,2	9,1	64,2	31,5	71,11	68,37		•	●	•	•
Eu. s	179	20,6	2,9	51,5	23,3	25,38	24,4	•	•	●	•	
Gy. a	15	1,7	0,0	8,7	1,3	–	–	●	•			
Gy. r	46	5,3	0,0	15,3	5,4	–	–	•	●			
Ps. c	103	11,8	0,0	31,9	11,3	2,99	2,87	•	●	•		
Sc. i	79	9,1	0,0	23,0	9,0	–	–	•	●	•		
St. c	44	5,1	0,0	27,6	4,9	2,41	2,31	•	●	•		
Zy. p	33	3,8	0,0	47,2	5,6	0,03	0,03	●	•	•	•	
Всего	871	100										

Примечание: • – локально, в некоторой части площадки, ● – в целом по сообществу.

Основным доминирующим видом является *A. marschalliana* (33,2%), однако по степени доминирования – это вид-субдоминант, который делит эту позицию с *E. seguieriana* (20,6%). Кроме того, на отдельных участках доминируют *P. carbonatus*, *A. lercheana*, *S. capillata* и *Z. pinnatum* (таблица 2). В целом по сообществу *Z. pinnatum* представляется малозначимым

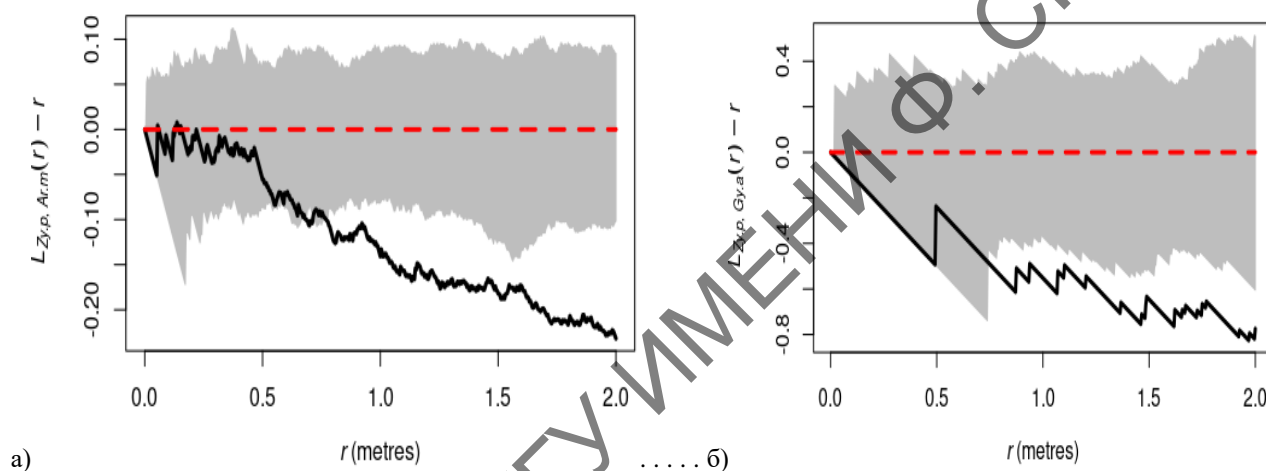
видом, однако на отдельных участках его доля возрастает до 47,2% и вид занимает доминирующее положение. По нашим наблюдениям, это происходит в местах выхода твердого гипса, где численность растений других видов значительно снижается. Кроме того, как отмечалось ранее [4], в таких местах увеличиваются размеры генеративных особей.

Коэффициент корреляции плотностей *Z. pinnatum* с другими видами хотя и не высокий, но почти всегда отрицателен (таблица 3), т. е. плотность вида падает в тех местах, где плотности других видов растут. Дополнительный анализ кросс-функций Рипли показал, что особи *Z. pinnatum* статистически значимо отталкиваются (отклонение функции вниз за серую зону) от особей *A. marschalliana* и *G. altissima* на расстояниях свыше 0,7 м (рисунок 2).

Таблица 3 – Корреляция плотностей *Z. pinnatum* и других видов

	Ag. p	Ar. l	Ar. m	Eu. s	Gy. a	Gy. r	Ps. c	Sc. i	St. c
Zy. p	-0.39	-0.29	-0.55	0.10	-0.53	-0.25	-0.36	-0.33	-0.34

Примечание: для все коэффициентов. $p \ll 0,01$



а) *Z. pinnatum* и *A. marschalliana*; б) *Z. pinnatum* и *G. altissima*

Рисунок 2 – Кросс-функции Рипли

Выводы. Одним из основных естественных экологических факторов, влияющих на формирование и структуру популяции *Z. pinnatum*, является конкурентное воздействие растений других видов. При этом, развиваясь на обнажениях гипсовых пород, особи вида способны осваивать самые неблагоприятные участки.

Список литературы

1 Баканов, А. И. Количественная оценка доминирования в экологических сообществах / А. И. Баканов // Количественные методы экологии и гидробиологии (сборник научных трудов, посвященный памяти А. И. Баканова) / отв. ред. чл. -корр. РАН Г. С. Розенберг. – Тольятти : СамНЦ РАН, 2005. – С. 37–67.

2 Каримова, О. А. Анализ современного состояния популяций редких видов растений памятника природы Троицкие меловые горы (Оренбургская обл.) / О. А. Каримова, Л. М. Абрамова, Я. М. Голованов // Аридные экосистемы. – 2017. – Т. 23. – №. 1 (70). – С. 51–59.

3 Красная книга Республики Башкортостан : в 2 т. Т. 1: Растения и грибы / под ред. д-ра биол. наук В. Б. Мартыненко. – 3-е изд., доп. и переработ. – Москва : Студия онлайн, 2021. – 392 с.

4 Мартынова, А. Л. Особенности пространственно-онтогенетической структуры популяций парнолистника перистого (*Zygophyllaceae*) / А. Л. Мартынова // Экология: факты, гипотезы, модели. Материалы конф. молодых ученых, 12–15 апреля 2021 г. / ИЭРиЖ УрО РАН – Екатеринбург : ООО Универсальная Типография «Альфа Принт», 2021. – С. 107–111.

5 Экология и структура ценопопуляций *Zygophyllum pinnatum* Cham. (ZYGOPHYLLACEAE) в Предуралье и Западном Казахстане / А. Н. Мустафина [и др.] // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический. – 2021. – Т. 126, № 4. – С. 22–36.

6 Фардеева, М. Б. Экологические и биоморфологические закономерности пространственно-онтогенетической структуры популяций растений, динамика и мониторинг: дис. док. биол. наук: 03. 02. 01, 03. 02. 08 / М. Б. Фардеева; Казанский (Приволжский) фед. ун-т. – Казань, 2014. – 352 с.

7 *Zygophyllum pinnatum* Cham. [Электронный ресурс] // Плантариум. Растения и лишайники России и сопредельных стран: открытый онлайн атлас и определитель растений. – Режим доступа: <https://www.plantarium.ru/page/view/item/41265.html> – Дата доступа: 08. 03. 2022.

8 Baddeley, A. Spatial Point Patterns. Methodology and Applications with R. / A/ Baddeley, E. Rubak, R. Turner. – Boca Raton-London-New York: Chapman and Hall/CRC, 2015. – 828 p.

9 Bailey, T. C. Interactive spatial data analysis / T. C. Bailey, A. Gatrell. – Harlow, England: Longman Scientific & Technical, 1995. – 413 p.

10 Besag, J. E. Comments on Ripley's paper / J. E. Besag // Journal of the Royal Statistical Society, Series B. – 1977. – V. 39. – P. 193–195.

11 Besag, J. E. Simple Monte Carlo tests for spatial pattern / J. E. Besag, P. J. Diggle // Applied Statistics – 1977. – V. 26. – P. 327–333.

12 Ripley, B. D. The second-order analysis of stationary point processes / B. D. Ripley // Journal of Applied Probability. – 1976. – № 13. – P. 255–266.

13 Ripley, B. D. Modelling spatial patterns / B. D. Ripley // Journal of the Royal Statistical Society. Series B. – 1977. – V. 39. – P. 172–212.

14 Scott, D. W. Multivariate density estimation. Theory, Practice and Visualization / D. W. Scott. – New York: John Wiley & Sons Ltd, 1992. – 384 p.

15 Silverman, B. W. Density estimation for statistics and data analysis / B. W. Silverman. – London: Chapman and Hall, 1986. – 175 p.

A. L. Martynova¹, L. M. Abramova²

THE ROLE OF *ZYGOPHYLLUM PINNATUM* IN PLANT COMMUNITY

¹MBEI N. T. Antoshkin Gymnasium № 1

Kumertau, Russia,

anle.martynova@gmail.com

²South Ural Botanical Garden-Institute of the UFRC of RAS

Ufa, Russia,

abramova.lm@mail.ru

Using the methods of spatial statistic, the role of Z. pinnatum in plant community is studied. Low competitiveness of this species is proved.

Keywords: Zygophyllum pinnatum, plant community, local density, degree of dominance, Ripley's crossfunction.