

МИНИСТЕРСТВО ОБРАЗОВАНИЯ И НАУКИ РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ
Костромской государственный университет имени Н. А. Некрасова
Российский фонд фундаментальных исследований
Московский педагогический государственный университет
Марийский государственный университет
Государственный природный заповедник «Кологривский лес» имени М. Г. Синицына»

СОВРЕМЕННЫЕ ПРОБЛЕМЫ ПОПУЛЯЦИОННОЙ ЭКОЛОГИИ, ГЕОБОТАНИКИ, СИСТЕМАТИКИ И ФЛОРИСТИКИ

МАТЕРИАЛЫ МЕЖДУНАРОДНОЙ НАУЧНОЙ КОНФЕРЕНЦИИ,
ПОСВЯЩЕННОЙ 110-ЛЕТИЮ А. А. УРАНОВА

Кострома, 31 октября – 3 ноября 2011 г.

Том 1

Кострома
2011

УДК 58
ББК 28.58я431
С-568

Печатается по решению редакционно-издательского совета
КГУ им. Н. А. Некрасова

Ответственные редакторы:
Ю. А. Дорогова, Л. А. Жукова, И. Г. Криницын, В. П. Лебедев

Современные проблемы популяционной экологии,
С-568 геоботаники, систематики и флористики : материалы международной
научной конференции, посвященной 110-летию А. А. Уранова
(Кострома, 31 октября – 3 ноября 2011 г.) : в 2 т. Т. 1 / отв. ред. и сост.
Ю. А. Дорогова, Л. А. Жукова, И. Г. Криницын, В. П. Лебедев. –
Кострома : КГУ им. Н. А. Некрасова, 2011. – 358 с.

ISBN 978-5-7591-1243-3
ISBN 978-5-7591-1244-0 (Т. 1)

В сборнике представлены материалы международной научной конференции, посвященной 110-летию А. А. Уранова «Современные проблемы популяционной экологии, геоботаники, систематики и флористики». В публикациях отражены результаты исследований, затрагивающих значимые на современном этапе вопросы в сфере популяционной экологии, геоботаники, а также флористики и систематики растений и животных.

Адресован биологам, экологам, специалистам в области охраны природы и рационального использования природных ресурсов, педагогам, аспирантам, студентам, учителям и школьникам.

УДК 58
ББК 28.58я431

*Печатается при финансовой поддержке
Российского Фонда Фундаментальных Исследований
(грант № 11-04-06128/г)*

ISBN 978-5-7591-1243-3
ISBN 978-5-7591-1244-0 (Т. 1)

© Ю. А. Дорогова, Л. А. Жукова,
И. Г. Криницын, В. П. Лебедев,
составление, 2011
© КГУ им. Н. А. Некрасова, 2011

**АЛЕКСЕЙ АЛЕКСАНДРОВИЧ УРАНОВ –
ВЫДАЮЩИЙСЯ УЧЁНЫЙ И ПЕДАГОГ**

Жукова Л. А.

Марийский государственный университет, г. Йошкар-Ола,
pinus9@rambler.ru

25 января 2011 года исполнилось 110 лет со дня рождения А.А. Уранова – выдающегося ученого, ботаника, фитоценолога, популяционного эколога, одного из создателей приоритетного для российской науки популяционно-онтогенетического направления. До сих пор идеи А.А. Уранова плодотворно используются в работах фитоценологов, ботаников, экологов. Он один из самых цитируемых авторов. Его ученики работают в разных вузах, университетах и научных учреждениях не только России, но и за её пределами. Они помнят его. Выросли научные «внуки» и «правнуки» Алексея Александровича, и им нет числа! Невозможно представить себе историю кафедры ботаники и биолого-химического факультета МПГУ без того неоценимого вклада, который внёс А.А. Уранов как выдающийся ученый и прекрасный преподаватель.

Он родился в городе Пензе, где провел свои детские и юношеские годы. Его первым учителем ботаники был И.И. Спрыгин. Окончив Пензенскую гимназию в 1920 году, А.А. Уранов уезжает учиться в Среднеазиатский университет, в город Ташкент, где одновременно работает в Ташкентском ботаническом саду и попадает в коллектив талантливых ботаников, оказавших большое влияние на формирование его ботанических интересов. Среди них были: П.А. Баранов, А.В. Благовещенский, Е.П. Коровин, М.В. Культиасов, М.Г. Попов и другие, ставшие впоследствии крупными учеными. В 1922 году Алексей Александрович переводится в МГУ на биолого-почвенный факультет, где специализируется на кафедре геоботаники под руководством профессора В.В. Алехина, возглавлявшего Московскую школу фитоценологов. Он был одним из первых энтузиастов, разрабатывающих теоретические проблемы молодой науки – геоботаники. А.А. Уранов как научный сотрудник НИИ МГУ много ездил в экспедиции по Московской, Нижегородской, Оренбургской областям и Средне-Волжскому краю. Он принимал активное участие в обследовании территорий будущих Жигулевского и Наурзумского заповедников.

В 1928 году Алексей Александрович был приглашен на кафедру ботаники Второго Московского университета (в прошлом – Высшие Московские женские курсы), который позднее был реорганизован в МГПИ им. В.И. Ленина, а в настоящее время – это Московский педагогический госуниверситет. С тех пор до последнего дня жизни он работал в этом университете. С 1952 года А.А. Уранов стал заведующим кафедрой ботаники. Около 50 лет он читал студентам основные курсы и спецкурсы, руководил ботаническим кружком, аспирантурой и факультетом повышения квалификации при кафедре. Одновременно до 1964 года Алексей Александрович читал профилирующие курсы по фитоценологии на кафедре геоботаники МГУ, руководил там курсовыми и дипломными работами. Во время Великой Отечественной войны А.А. Уранов возглавил учебную часть МГПИ. Он не был в эвакуации, не покидал Москву во время наступления немцев осенью 1941 года, дежурил со всеми в отрядах гражданской обороны, так как из-за больного сердца его не взяли даже в ополчение. После окончания войны А.А. Уранов был председателем Ученого совета МГПИ и Ученого Совета биолого-химического факультета и биолого-почвенного факультета МГУ, членом Советов по защите диссертаций в МГПИ и в МГУ, членом Проблемного Совета БИН АН СССР. За 50 лет преподавания он подготовил многие поколения учителей, работавших в разных городах бывшего СССР. Общественная деятельность Алексея Александровича была необычайно многогранна: он был председателем Совета по биологии и возглавлял ряд научно-методических комиссий при Министерствах Просвещения СССР и РСФСР, работал членом редколлегии журнала «Биологические науки», в издательствах «Большая Советская энциклопедия» и «Просвещение». Долгое время он являлся председателем Московского отделения и вице-президентом Всесоюзного ботанического общества. За заслуги в области народного просвещения Алексей Александрович был награжден Орденом Трудового Красного Знамени.

А.А. Уранов – автор более 70 научных трудов, подготовил издания программ по ботанике и полевой практике, был соавтором одного из лучших, учебников «Ботаника» для университетов и педвузов, многократно переиздававшегося, и использующегося до сих пор, а также 2-х учебных пособий: «Наблюдения на летней полевой практике» (1964), «Методологические основы систематики растений» (1979).

К наиболее крупным теоретическим обобщениям А.А. Уранова относятся:

1. Дополнения к шкале Друде для определения обилия растений (1935);

2. Теория сопряженности ценопопуляций растений в фитоценозах и уравнения сопряженности (1935-1965);

3. Концепция «Фитогенного поля» (1960);

4. Новые методы оценки жизненного состояния особи и популяции (1965);

5. Концепция дискретного описания онтогенеза растений (1967-1975);

6. Волновая теория развития ценопопуляций (1975). Формула расчета коэффициента возрастности онтогенетических состояний.

Алексей Александрович в последней своей статье (1975) сформулировал три кардинальные задачи популяционной экологии, которые необходимо решать в ближайшем будущем:

1) «Изучение онтогенеза как элементарных волновых процессов, повторяющихся из поколения в поколение и связанных с переносом энергии»;

2) «Исследование волн онтогенеза в их взаимодействиях, столкновениях и деформациях..., что подводит нас вплотную к характеристике фитогенного поля популяций»;

3) «Расшифровка местных колебаний растений в сообществе (мик로그руппировок, ярусов, синузий) как наложений и деформаций фитоценологических волн..., что приведет к пониманию фитогенного поля фитоценозов».

Последние 10 лет жизни А.А. Уранов руководил не только кафедрой, но и ботаническим отделом Проблемной биологической лаборатории МГПИ. Он вырастил более 50 аспирантов. Сотрудники кафедры и Проблемной лаборатории, аспиранты, выпускники ФПК, бывшие студенты МГПИ и МГУ, его бывшие дипломники и курсовики, озарённые его могучим духом, создали «Урановское гнездо», Урановскую школу, живущую его идеями до сих пор.

Чем Алексей Александрович притягивал к себе людей как преподаватель и учёный?

Прежде всего, необыкновенной ясностью научного мышления! Ему была подвластна логика и систематики растений, и геоботаники, и морфологии. Широта его взглядов, умение обобщать, соединённые с почти энциклопедической эрудицией, не свойственной теперь большинству современных учёных, покоряли любую аудиторию.

Как он читал лекции! Это был высший научный артистизм. Он не уставал радоваться удивительному совершенству природы, открывая его и в строении мельчайших водорослей и в законах жизни растительного покрова. Самым важным жизненным кредо было для него – учить своих учеников. С каждым аспирантом он молодел и загорался его темой. Ему удавалось задевать какие-то струны человеческих душ, заставляя верить в себя, свои возможности, и его вера в учеников помогала всегда! Даже у своих противников он пользовался огромным уважением. Но не только его ум, широта души, логика и умение общаться с людьми поднимали его престиж, не меньше – его бескорыстие. Он раздаривал массу своих идей, редактировал статьи и диссертации... и не успевал писать собственные монографии... За полчаса до смерти он редактировал тезисы к XII Международному Ботаническому Конгрессу...

Чему учил нас Алексей Александрович?

Любить природу, изучать её многообразие. «Ничего нет прекраснее общения с природой» – говорил он, великолепно знавший флору, создавший на кафедре один из самых крупных в России гербариев...

Преданности своему делу – везде, всегда, даже в мелочах. Ничто – ни болезни, ни домашние заботы, ни любимая музыка и книги – не могли заставить Алексея Александровича бросить дело его жизни: служение науке и педагогике, служение своим ученикам!

Созиданию во всех его проявлениях: «Человек должен оставить после себя учеников, школу, развивающую новые идеи, кафедру или институт, гербарий, библиотеку, посаженные деревья, дружную семью и добрую память», – говорил он...

Почитать своих учителей! Это было для него неоспоримой истиной, он всегда находил повод вспоминать И.И. Спрыгина, В.В. Алёхина, Л.М. Кречетовича и многих других, учивших его ботаников...

Умению работать в коллективе, создавать команду, верить, что «человечество живо одною круговою порукой добра». Он умел поддерживать обстановку, когда помощь и взаимовыручка становились нормой жизни. «Современный мир – жестокий мир, и всё-таки в конкретном коллективе можно и нужно культивировать атмосферу доброжелательности, и это не будет мешать ни принципиальной критике, ни плодотворной работе!»

В одном из последних писем, обращаясь к своим ученикам, Алексей Александрович писал: «Вы все: студенты, аспиранты, преподаватели и те, кто у меня чему-то научились, мне дороги как люди, как мой труд, вернее

– результат его. Я хочу, чтобы вы хорошо росли и крепили, чтобы головы у всех хорошо работали, чтобы вы развивали наше общее дело – популяционную ботанику. В нашем популяционно-онтогенетическом направлении мы делаем первые шаги, решение дальнейших проблем я оставляю моим ученикам и ученикам моих учеников».

Более чем столетие отделят нас от дня рождения Алексея Александровича, но он живёт с нами, пока мы – его «научные дети», его «внуки» и «правнуки» - помним его заветы, развиваем его научные идеи, служим российской науке и делами помогаем сохранять природу, её великое биоразнообразие!

Современные проблемы **популяционной экологии растений.**

АЛЕКСЕЙ АЛЕКСАНДРОВИЧ УРАНОВ
И ПРЕДСТАВЛЕНИЯ О БИОЛОГИЧЕСКОМ ВРЕМЕНИ

Акшенцев Е. В., Жукова Л. А.

Марийский государственный университет, г. Йошкар-Ола,

akshentsev@mail.ru, pinus9@rambler.ru

Время, будь оно биологическим, физическим, историческим или другим, пронизывает все существование материального Мира. Развитие Мира идет путем непрекращающегося непрерывно-прерывистого движения материи. В связи с этим любой материальный объект, живой или не живой, находится в постоянном движении, в постоянно изменяющемся пространственно-временном континууме. Время пронизывает все существования материи, поскольку оно неразрывно связано с движением, а движение – это сущностная основа существования материи. В общем случае время есть количественная мера движения, характеристика продолжительности бытия данного объекта. Пространство и время являются мерой и ареной движения материи, и одновременно порождаются этим движением.

Биологическое время – это локальное время, и оно может пониматься как возраст системы. Биологический возраст имеет важное биологическое и экологическое значение, определяющее возможности функционирования систем, способность их использовать потоки энергии и вещества.

Исторически сложилось, что необходимость в знании возраста отдельных организмов – элементов популяции, возникла в рамках популяционной биологии в связи с тем, что возрастной состав – соотношение групп разновозрастных организмов – позволяет с большой адекватностью судить о функциональном состоянии популяции. В связи с этим выработалось два подхода в определении возраста элементов популяции. Первый, и более ранний, основан на использовании абсолютных оценок возраста; он преобладает в иностранной литературе. Суть подхода заключается в определении возраста особей в соответствии с

единицами абсолютного или физического времени. Данный подход методологически близок к пониманию времени в концепциях И. Ньютона и А. Эйнштейна.

В отношении отдельных организмов (рыбы, деревья) данный метод давал хорошие результаты, но к организмам, не сохраняющим признаки времени, таким как травянистые многолетние растения, он был не применим вообще. Кроме того, особи одного возраста в популяции функционально различны, что вносило в оценку состояния популяции элемент ошибки.

Другой метод подходит к определению возраста организмов с учетом их функциональных особенностей. В индивидуальном развитии организма выделяют ряд этапов или состояний, характеризующихся биохимическими, физиологическими и морфологическими особенностями. В результате исследуется биологический возраст, отраженный в признаках самой системы. Недостаток использования биологического возраста возникает из-за больших трудностей в формализации данной величины.

Заслуга в преодолении этой проблемы принадлежит А.А. Уранову. В статье, вышедшей в свет в 1975 году, «Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов», он обосновал и математически интерпретировал возраст особи (организма) и популяции, считая, что возраст системы есть ее локальное время, согласно реляционно-генетической концепции. Исследуя частные вопросы временного выражения процессов индивидуального развития данных биологических систем, А.А. Уранов вплотную подошел к обоснованию времени. В довершение всего А.А. Уранов ввел интегральный показатель популяции, являющийся не чем иным, как оператором времени, присущим системе и изменяющимся с ее развитием.

При рассмотрении возраста организмов А.А. Уранов прямо говорил о специфичности данного проявления времени и формах его измерения. Об этом свидетельствует его вывод: «...шкалу возрастных состояний можно рассматривать как особую форму учета онтогенетического времени» (Уранов, 1975, С. 17).

Определяя количественную меру онтогенетического времени, он писал: «Для определения количественной характеристики возрастности особи будем рассуждать следующим образом. Производя в течение БЖЦ некоторое количество растительной массы, растение тем самым вводит в биологический круговорот энергию. В течение всей жизни растения совершается процесс поступления и усвоения энергии,

которая, будучи получена и сохранена в теле растения, становится источником работы, производимой самой особью или ее пожизненными остатками, которые используются другими организмами. За время существования особи развиваются и исчерпываются все ее возможности; при этом растение воспринимает и перерабатывает некоторое ограниченное количество энергии. Ту внешнюю по отношению к растению энергию, которую особь воспринимает в течение всей своей активной жизни, можно считать ее жизненным потенциалом, который, по Н.П. Кренке (1940), определяет предел жизни растения... Долю этой энергии, ту часть жизненного потенциала, которая освоена особью к середине данного возрастного состояния, будем называть возрастностью особи». Введя понятие возрастности для организма, А.А. Уранов переносит его и на популяционный уровень. Основания для данной возможности он получил из тщательного анализа возрастных спектров популяций растений и их динамических изменений. В итоге получилось, что популяция также имеет возраст, отраженный в возрастности – мере воспринятой из среды энергии, а значит и мере, характеризующей роль популяции в фитоценозе и её воздействия на соседей. Возраст популяций проявляется в изменении характера возрастных спектров, определяемых наличием или преобладанием тех или иных возрастных групп. Рождение популяции происходит из зачатков, попавших в подходящее место обитания. Далее популяция растет – зачатки развиваются в молодые особи, не способные еще давать потомков (инвазионные популяции, характеризующиеся левосторонним спектром). На данном этапе популяция, как младенец, не способна поддерживать свое существование и зависит от поступления зачатков извне. С появлением генеративных растений популяция приобретает возможность поддерживать свое существование и таким образом вступает на этап зрелости. Смерть популяции наступает в момент, когда в ней остаются особи старые, не способные уже производить потомков.

Представленная картина жизни популяции во многом теоретична и характер ее проявления изменяется в зависимости от биологических свойств вида, но отражает сущность бытия системы и ее биологическое время.

Биологическое время – длениe биологических систем, включенное в длениe всего материального мира. Оно реально, как локальное время, и

обладает свойствами, для него характерными. Сущность биологического времени, по нашему мнению, проявляется в особом бытии биологических объектов, происходящем в пространстве-времени, захваченном жизнью. Представления о биологическом времени складывались и вне тесной связи с развитием понимания философской сущности времени. Независимо многие биологи при исследованиях возраста биологических систем, в большей мере организмов, не связывая с реляционно-генетической концепцией времени, интуитивно правильно пользовались понятием биологического возраста и использовали, связанные с самой системой операторы времени. Концепции возраста организмов и популяций растений, разработанные А.А. Урановым, показывают изменения во времени биологических систем данного уровня организации. Идеи А.А. Уранова – прекрасная иллюстрация определения реального биологического времени.

Литература

Кренке Н.П. Теория циклических старения и омоложения растений. – М.: Сельхозгиз, 1940. Уранов А.А. Возрастной спектр фитоценопопуляции как функция времени и энергетических волновых процессов // Биологические науки. – 1975, №2. – С. 7 – 25.

СПЕЦИФИКА НАКОПЛЕНИЯ МИНЕРАЛЬНЫХ ЭЛЕМЕНТОВ В ОНТОГЕНЕЗЕ ГИГРОФИТОВ

Алябышева Е. А., Жукова Л. А.

ФГБОУ «Марийский государственный университет»

Исследования гидро- и гигрофитов показали, что существует не только широкая межвидовая, но и внутривидовая изменчивость емкости и селективности поглощения различных элементов (Boyd, 1971; Brinson, Davis, 1976; Кокин, 1982; Лукина, Смирнова, 1988, Мережко, 1991; Эйнон, 1992; Вахмистров, Воронцов, 1994; Рудаков, 1995 и др.). Несмотря на то, что частуха подорожниковая (*Alisma plantago-aquatica* L.) и стрелолист обыкновенный (*Sagittaria sagittifolia* L.) встречаются практически во всех прибрежно-водных фитоценозах, специфика распределения минеральных элементов на разных этапах развития, в надземных и подземных органах растений, а также адаптационные возможности видов изучены не достаточно полно.

Исследования проводили в 2008-2010 гг., на территории Национального парка «Марий Чодра» (Звениговский район Республики Марий Эл). Определение онтогенетических состояний проводили на

основе морфофизиологических признаков-маркеров (Алябышева, Жукова, Воскресенская, 2000 а, б).

В совокупности процессов, обеспечивающих нормальную жизнедеятельность растительных клеток в постоянно меняющихся условиях окружающей среды, существенную роль играет транспорт ионов через плазматическую мембрану (Юрин, 1991). Укореняющиеся гигрофиты извлекают минеральные элементы не только из водной, но и эдафической среды, в связи с этим нас заинтересовали особенности скорости выхода внутриклеточных электролитов на разных этапах онтогенеза *A. plantago-aquatica* и *S. sagittifolia*. Так, ювенильные особи изучаемых видов характеризовались довольно низкой величиной проницаемости. В дальнейшем скорость выхода внутриклеточных электролитов возрастала и достигала максимальных значений у молодых генеративных особей (0,79 мС/г сырой массы у *A. plantago-aquatica* и 0,63 мС/г сырой массы у *S. sagittifolia*). С переходом растений в средневозрастное и старое генеративное состояние значения проницаемости клеточных мембран уменьшились на 14-20% как в листьях, так и корнях. По-видимому, это связано с начавшимися процессами старения растений.

Для наземных растений установлено существование положительной корреляции между содержанием калия в растительной клетке и значением проницаемости клеточных мембран (Вахмистров и др., 1994, 1997). Как показали результаты работы, по мере взросления особей обоих видов уменьшалось содержание калия в растительных тканях как листьев, так и корней. Уменьшение содержания калия в растительных тканях генеративных особей, по-видимому, связано с его вторичной миграцией в интенсивно растущие органы.

Важным показателем, отражающим метаболическую активность различных органов, является концентрация азота и азотсодержащих соединений (Головко, Добрых, 1993; Добрик, 1993). Нами отмечено, что характер изменения содержания азота в листьях в онтогенезе *A. plantago-aquatica* и *S. sagittifolia* имеет вид одновершинной кривой с максимумом в средневозрастном генеративном состоянии (39,3 мг/г у *A. plantago-aquatica* и 55,7 мг/г у *S. sagittifolia*). Переход растений в старое генеративное состояние сопровождался снижением содержания данного элемента как в листьях, так и корнях, что, по-видимому, связано с перестройкой метаболизма корней при подготовке растений к перезимовке, перераспределением азотсодержащих соединений.

Фосфор – один из важнейших биогенных элементов, необходимых для жизнедеятельности растений (Дикиева, Петрова, 1983; Драчев, 1991; Дмитриева, Эйнон, 1994). Анализ полученных нами данных показал, что максимальное количество фосфора обнаружено в листьях средневозрастных генеративных особей (6,72 мг/г) частухи подорожниковой и в листьях молодых генеративных особей (7,47 мг/г) стрелолиста обыкновенного. При переходе растений в средневозрастное (*S. sagittifolia*) и старое генеративное (*A. plantago-aquatica*) состояния содержание фосфора в надземных органах снижалось, а в корнях, наоборот, возрастала в 1,6 раза у стрелолиста обыкновенного и 2,1 раза у частухи подорожниковой.

По своей значимости для растений серу ставят в один ряд с фосфором и азотом (Шевякова, 1979). Нами обнаружено, что максимальная концентрация данного элемента была в листьях средневозрастных генеративных растений обоих видов (1,61 мг/г у *A. plantago-aquatica* и 1,10 мг/г у *S. sagittifolia*). Переход особей в старое генеративное состояние сопровождался снижением содержания серы.

Таким образом, каждый исследуемый этап онтогенеза гигрофитов соответствует определенному морфофизиологическому состоянию особей, характеризующемуся некоторым базовым уровнем морфологических, физиологических и биологических показателей. Наибольшие концентрации Р, N и S отмечено у средневозрастных генеративных растений исследуемых видов. В листьях ювенильных растений содержалось максимальное количество калия. При значительном сходстве характера накопления минеральных элементов, в вегетативных органах частухи подорожниковой накапливается в большей степени сера и фосфор, а стрелолиста обыкновенного – азот.

Литература

- Алябьева Е.А., Жукова Л.А., Воскресенская О.Л. Онтогенез стрелолиста стрелолистного (*Sagittaria sagittifolia* L.) / Онтогенетический атлас лекарственных растений. – Йошкар-Ола: МарГУ. – 2000а. – Т. 2. – С. 116-123. Алябьева Е.А., Жукова Л.А., Воскресенская О.Л. Онтогенез частухи подорожниковой (*Alisma plantago-aquatica* L.) / Онтогенетический атлас лекарственных растений. – Йошкар-Ола: МарГУ. – 2000б. – Т. 2. – С. 123-130. Вахмистров Д.Б., Воронцов В.А. Соотношение элементов минерального питания в среде и рост растений // Физиология растений. – Т. 41, № 1, 1994. – С. 56-63. Вахмистров Д.Б. Питание растений. – М.: Знание, 1997. – 64 с. Головки Т.К., Добрых Е.В. Связь дыхания содержанием азота в биомассе ратраса однолетнего // Физиология растений. – 1993. – Т. 40, № 3. – С. 412-415. Дикиева Д.Н., Петрова Н.А. Химический состав макрофитов и факторы, определяющие концентрацию минеральных веществ в высших водных растениях // Гидробиологические процессы в водоемах. – Л.: Наука, 1983. – С. 107-213. Дмитриева Н.Г., Эйнон Л.О. Формы и содержание фосфора в природной воде, и определяющие факторы его круговорота // Водные ресурсы, 1994. – № 4. – С. 110-120. Добрик Г.Е. Биологический азот. Проблемы экологии растительных организмов. – М.: Изд-во МСХА, 1993. – 272 с. Драчев В.С. Роль ионов неорганического фосфора в процессах адаптации растений // Физиология растений. – 1991. – № 9. – С. 123-127. Кокин К.А. Экология высших водных растений. – М.: МГУ, 1982. – 158 с. Лукина Л.Ф., Смирнова Н.Н. Физиология высших водных растений. – Киев: Наук. думка, 1988. – 185 с. Мережко А.И. Эколого-физиологические особенности высших водных растений и их роль в формировании качества воды // Физиология растений, 1991. – Т. 32. – № 2. – С. 282-287. Рудаков К.М. Геоботаническая индикация антропогенного загрязнения ручьев // Экология. – 1995. – № 2. – С. 99-102. Шевякова Л.И. Метаболизм серы в растениях. – М.: Наука, 1979. – 166 с. Эйнон Л.О. Макрофиты в экологии водоемов. – М., 1992. – 256 с. Юрин В.М. Регуляция ионного транспорта через мембраны растительных клеток. – Минск: Наука и техника, 1991. – 271 с. Boyd C.E. The dynamics of dry matter and chemical substances in *Juncus effusus* population // Amer. Natur., 1971. – Vol. 86. – P. 27-45. Brinson M.M., Davis G.J. Primary productivity and mineral cycling in aquatic macrophyte communities of the Chowan River, North Carolina / Water Resour. res. – North Carolina, Raleigh, 1976. – 137 p.

МОДУЛЬНАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ ДЕРНОВИННЫХ ЗЛАКОВ СТЕПЕЙ ЦЕНТРАЛЬНОЙ ЯКУТИИ

Андреева С. Н., Скобелева А. А., Гагарина Е. А., Черосов М. М., Троева Е. И.
Институт биологических проблем криолитозоны СО РАН, г. Якутск,
sandren_1601@mail.ru

В настоящее время в биоморфологии растений сложились представления о модульной организации растений (Антонова, 1999; Марфенин, 1999; Савиных, 2000; Поливариантность., 2006), основанные на представлениях об архитектурных моделях (Halle, 1970, 1978; Barthelemy, 2007), и моделях побегообразования (Серебрякова 1971, 1979, 1981; Савиных, 1998). Модульная организация подразумевает, что тело растений представляет собой систему иерархически соподчиненных структурных элементов (модулей). С позиций модульной организации изучено строение некоторых видов травянистых растений (Савиных, 2000; Бобров, 2004; Лелекова, 2006; Денисова, 2006), в т.ч. и злаков – род *Agrostis* L. (Курченко, 2010).

Нами рассмотрено строение побегов и побеговых систем, их формирование в онтогенезе до становления основной жизненной формы у дерновинных злаков (*Psathyrostachys caespitosa* (Sukaczew) Peschkova, *Festuca lenensis* Drob. и *Agropyron cristatum* (L.) Gaertn.) степей Центральной Якутии с позиций модульной организации.

По классификации жизненных форм Т.И. Серебряковой (1971), объекты исследования относятся к розеткообразующим злакам с полурозеточным генеративным побегом.

Изучение морфогенеза побегов в ходе онтогенеза проводилось с использованием общепринятых методик и подходов (Работнов, 1950; Серебряков, 1952; Уранов, 1975; Серебрякова, 1979; Ценопопуляции растений..., 1976). Модель побегообразования степных дерновинных злаков охарактеризована по Т.И. Серебряковой (1979). Строение побеговых систем рассмотрено с учетом трех категорий модулей, выделенных Н.П. Савиных (2007): элементарный, универсальный и основной.

Одним из примечательных объектов исследования являются степные сообщества Якутии. Будучи реликтами позднеплейстоценовой эпохи, сегодня они представляют собой «островки» растительности экстразонального типа, приуроченные к наиболее прогреваемым элементам рельефа – склонам долин световых экспозиций, надпойменным террасам, бортам аласных котловин – открытым

ландшафтов посреди тайги, образованных в результате криогенных процессов, и, наконец, по южным склонам горных сооружений, иногда вплоть до горно-тундрового пояса. Наиболее всего степные ландшафты представлены в бассейнах рек Яны, Индигирки, в среднем течении Лены и на аласах Лено-Амгинского водораздела.

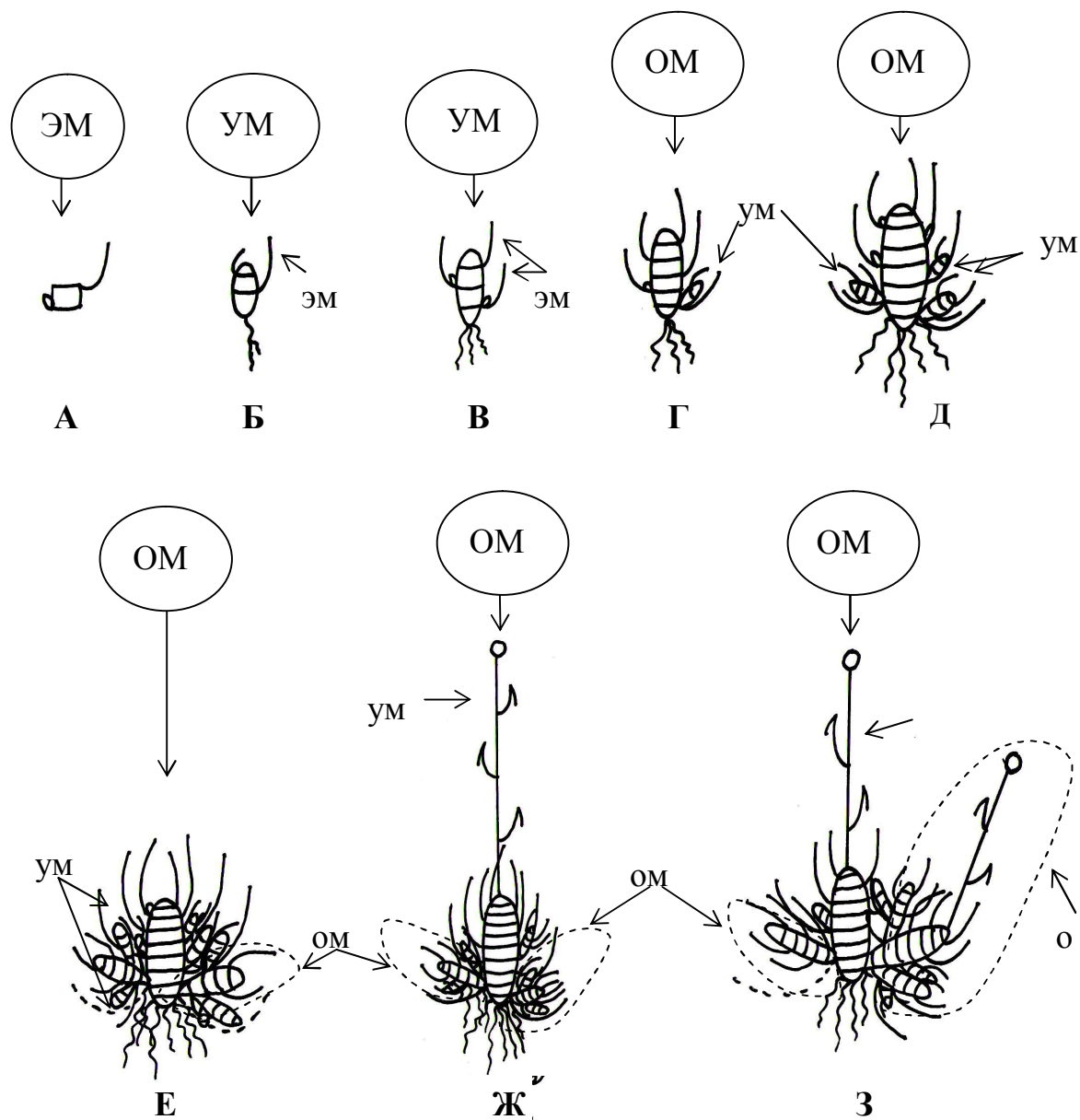
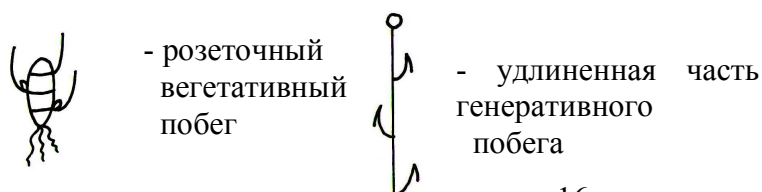


Рис.1 Модульная организация плотнодерновинных злаков

Условные обозначения: А – узел с розеточным листом и почкой; Б – проросток; В – ювенильное растение; Г – имматурное растение; Д – молодое виргинильное растение; Е – зрелое виргинильное растение; Ж – молодое генеративное растение; З – среднегенеративное растение.



Структурно-морфологический анализ побегов и побеговых систем дерновинных злаков позволяет нам выделить три категории структурно-элементарных единиц – модулей. На рисунке представлена схема онтогенеза дерновинного злака с позиций модульной организации.

Элементарный модуль (ЭМ) – элементарный метамер (фитомер) плотнодерновинного злака представлен тремя типами, выделенных в зависимости от расположения в определенной зоне генеративного побега. В зоне возобновления элементарный модуль (ЭМ I) состоит из короткого междоузлия, узла, листа и почки (Рис.). В зоне торможения – из длинного междоузлия, узла и листа срединной формации (ЭМ II). В зоне обогащения – из междоузлия, узла и простого колоса (ЭМ III).

Универсальный модуль – одноосный побег представлен двумя типами побегов: розеточным вегетативным и полурозеточным генеративным. При этом розеточный вегетативный побег (УМ I) состоит из элементарных модулей зоны возобновления и является побегом с неполным циклом, т.е. представляет этап развития полурозеточного генеративного побега (Рис.). Полурозеточные генеративные побеги (УМ II) состоят из элементарных модулей трех типов, являются монокарпическими, ди- и полициклическими.

Совокупность универсальных модулей составляет основной модуль (ОМ) – первичный куст или система побега кущения с базисимподиальным нарастанием побегов (Рис.). Растение, в целом, представляет собой совокупность основных модулей.

Таким образом, модель побегообразования дерновинных злаков представлена в виде полурозеточной базисимподиальной системы побега кущения.

Морфогенез побега дерновинного злака изучен на примере *Psathyrostachys caespitosa*.

Проростки *Psathyrostachys caespitosa* обычно появляются через 10-12 дней после посева. Проросток состоит из coleoptиле и главного побега с 1-3 мелкими узкими листьями, т.е. представляет собой УМ I, состоящий из 1-3 ЭМ I. Ювенильные растения также являются УМ I, число ЭМ I которого увеличивается до 4-5.

Кущение – появление первого побега второго порядка II¹ из влагалища 1-го листа главного побега, начинается во время завершения разворачивания 4-го и появления 5-го листа (т.е. в период 4-5-го филлохронов) главного побега. В течение фазы 5-го листа трогаются в

рост почка Π^2 . Число придаточных корней увеличивается до 3-5. Таким образом, в имматурном состоянии формируется первичный куст – ОМ.

При разворачивании 6-го листа главного побега особь имеет 3-4 побега (в том числе 2-3 побега Π порядка). На побеге второго порядка Π^1 образуется 3 листа, на побеге Π^2 – 1-2 листа.

Начало виргинильного состояния приходится во время длительного роста 7-го листа (7-го филлохрона) главного побега, когда побег Π^1 разворачивает 4 листа, формирует собственные корни и приступает к кущению. Первый побег Π порядка Π^{1-1} , принадлежащей 1-му фитомеру материнского побега, Π^1 появляется из влагалища его 1-го листа. В течение 7-го филлохрона достигают фазы 4-го листа, окореняются и кустятся другие побеги Π порядка (Π^2 , Π^3 и т.д.). К концу этого филлохрона побеги Π порядка имеют по 2-4 придаточных корня, а побеги Π порядка – редко по 1 корню. На побегах Π порядка (Π^{1-1} и Π^{1-2}) образуется 1-2 листа. Таким образом, в фазе 7-го листа на главном побеге растение состоит из 3-х побегов Π порядка, 1-2 побегов Π порядка, 3-11 пазушных почек, т.е. формируется сложный куст, состоящий из системы ОМ. Все боковые побеги, как правило, появляются при росте 4-5-го листа материнского побега.

Во время разворачивания 9-го листа главного побега число побегов Π порядка равно 7-8, Π порядка – 5. Почki побегов Π порядка трогаются в рост и при разворачивании на этих побегах 3-4 листьев дают начало побегам Π порядка. В фазе 12-го листа на главном побеге формируется соцветие.

Побегообразование других видов исследованных дерновинных злаков происходит по данной схеме, различаясь только в количественном соотношении фитомеров. Количество модулей у особей в прегенеративный период у изученных видов дерновинных злаков представлено в Таблице 1.

У дерновинных злаков (*Psathyrostachys caespitosa* (Sukaczew) Peschkova, *Festuca lenensis* Drob. и *Agropyron cristatum* (L.) Gaertn.) степей Центральной Якутии побег как универсальный модуль представлен двумя типами: розеточным вегетативным и полурозеточным монокарпическим, ди-, полициклическим генеративным. Особи состоят из совокупности систем побега кущения с базисимподиальным нарастанием побегов. В различных возрастных состояниях для каждого вида характерно определенное число накопленных модулей различных категорий.

Таблица 1

Количество модулей в прегенеративный период у видов дерновинных злаков

Вид	Категория модули	Порядок побега	Онтогенетические состояния					
			проростки	Ювенильные	имматурные		Виргинильные	
					начало периода	конец периода	начало периода	конец периода
<i>Psathyrostachys caespitosa</i>	ОМ		-	-	1	1	2	8
	УМ I	I	1	1	1	1	1	1
		II	-	-	1	4	4	8
		III	-	-	-	-	1	12
		IV	-	-	-	-	-	4
	ЭМ I	I	1-2	4-5	5	6	7	12
		II	-	-	1	4	5	8
		III	-	-	-	-	1	5
		IV	-	-	-	-	-	2
<i>Festuca lenensis</i>	ОМ		-	-	1	1	2	6
	УМ I	I	1	1	1	1	1	1
		II	-	-	1	4	4	6
		III	-	-	-	-	1	10
		IV	-	-	-	-	-	2
	ЭМ I	I	1	4-5	5	6	7	10
		II	-	-	1	4	5	7
		III	-	-	-	-	2	5
		IV	-	-	-	-	-	2
<i>Agropyron cristatum</i>	ОМ		-	-	1	1	2	6
	УМ I	I	1	1	1	1	1	1
		II	-	-	1	3	4	8
		III	-	-	-	1	2	5
		IV	-	-	-	-	-	2
	ЭМ I	I	1-2	4-5	5	7	8	12
		II	-	-	1	5	5	8
		III	-	-	-	1	2	5
		IV	-	-	-	-	-	1

Литература

Антонова И. С. О модульной организации некоторых групп высших растений / И. С. Антонова, Н. Г. Лагунова // Журн. общ. биол. 1999. Т. 60, № 1. С. 49 – 59. Бобров Ю. А. Биоморфология некоторых видов семейства Роголистников: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Москва, 2004. 18 с. Денисова Г. Р. Биоморфология и структура ценопопуляций некоторых сибирских видов рода *Dracopis* L.: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск, 2006. 16 с. Курченко Е. И. Род полевица (*Agrostis* L., сем. Роголистников) России и сопредельных стран. Морфология, систематика и эволюционные отношения. М.: «Прометей», 2010. 516 с.; Лелекова Е. В. Биоморфология водных и прибрежно-водных семенных растений северо-востока Европейской России: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Пермь, 2006. 19 с. Марфенин Н. Н. Концепция модульной организации в развитии / Н. Н. Марфенин // Журн. общ. биол. 1999. Т. 60, № 1. С. 6 – 17. Поливариантность развития организмов, популяций и сообществ. Йошкар-Ола, 2006. – 326 с. Работнов Т. А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах / Т. А. Работнов // Тр. БИН АН СССР. Сер. 3. Геоботаника. М.; Л.: Изд-во АН СССР. 1950. Вып. 6. С. 7 – 204. Савиных Н. П. Биоморфология вероник России и сопредельных государств: автореф. дис. ... д-ра биол. наук / Н. П. Савиных. М., 2000. 450 с. Савиных Н. П. Модульная организация растений / Н. П. Савиных // Онтогенетический атлас растений: научное издание. Йошкар-Ола: МарГУ, 2007. Т. V. С. 15 – 34. Савиных Н. П. Побегообразование, морфогенез *Veronica gentianoides* Vahl. (Scrophulariaceae) и происхождение полурозеточных трав / Н. П. Савиных // Бот. журн. 1999. Т. 84, № 6. С. 20 – 31. Серебряков И. Г. Морфология вегетативных органов высших растений. М., 1952. 390 с. Серебрякова Т. И. Жизненные формы и модели побегообразования наземно-ползучих трав / Т. И. Серебрякова // Жизненные формы: структура, спектры, эволюция. М.: Наука, 1981. С. 161 – 179. Серебрякова Т. И. Морфогенез побегов и эволюция жизненных форм злаков / Т. И.

Серебрякова. М.: Наука, 1971. 360 с. Уранов А.А. Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов // Биологические науки. 1975. №2. С. 7 – 34. Ценопопуляции растений (основные понятия и структура). М.: Наука. 1976. 217 с. Barthelemy D., Caraglio Y. Plant architecture: A dynamic, multilevel and comprehensive approach to plant form, structure and ontogeny // Ann. bot. 2007. Vol. 99. P. 375–407. Halle F. Essai sur l'architecture et la dynamique de croissance des arbres tropicaux / F. Halle, R. A. A. Oldeman. Paris: Masson, 1970. 178 p. Halle F. Tropical trees and forest: an architectural analysis / F. Halle, R. A. A. Oldeman, P. B. Tomlinson. Berlin – N.-Y.: Springer, 1978. 442 p.

ПОПУЛЯЦИОННАЯ СТРАТЕГИЯ *PANZERINA LANATA* (L.) SOJAK. В БУРЯТИИ

Асташенков А. Ю.

Центральный сибирский ботанический сад, г. Новосибирск,

astal@bk.ru

В современной популяционной биологии на основании изученных частных признаков биологии видов (особенности биоморфы и онтогенеза), структуры ценопопуляций (ЦП) и способа их самоподдержания, плотности ценопопуляции выделены типы популяционной стратегии. Типы стратегии названы по доминированию одного из интегральных свойств вида: конкурентноспособности, реактивности и толерантности (Смирнова, 1980, 1987).

P. lanata – один из трех видов рода *Panzerina*, имеющий отдаленное от остальных представителей распространение в Сибири. Вид сосредоточен в Забайкалье и в настоящее время сокращает свои популяционные позиции. В связи с этим цель работы – на основании изученных частных признаков биологии установить тип популяционной стратегии *P. lanata* в Бурятии.

Онтогенетическая структура ЦП изучалась с применением популяционно-онтогенетического подхода по общепринятым методикам (Работнов, 1950; Уранов, 1975; Ценопопуляции..., 1976, 1988; Животовский, 2001). Тип популяционной стратегии вида установлен согласно представлениям о типах поведения О.В. Смирновой (1987). Стадии дигрессии сообщества определялись согласно ступеням пастбищной дигрессии (Методические указания..., 1974).

P. lanata – относится к группе горно-степных видов и имеет центрально-азиатский тип ареала (Пешкова, 2001). Ксерофит. Произрастание вида приурочено к местообитаниям с увлажнением от сухостепного до сухолугового (ступени 37-59) (Методические указания..., 1974).

P. lanata поселяется по каменистым и щебнистым степным склонам гор, на осыпях и днищах падей, на песках в пустынях и полупустынях, на залежах (Крестовская, 1991). *P. lanata* растет в настоящих мятликовых,

ковыльных и мятликово-ковыльных, иногда солонцеватых степях (Пешкова, 2001).

P. lanata – стержнекорневое, каудексообразующее, непартикулирующее, поликарпическое травянистое растение, образующее моноцентрическую биоморфу. Взрослые особи представлены системой побегов, модель побегообразования – симподиальная полурозеточная. Размножение и самоподдержание ценопопуляции осуществляется только семенным путем. Потенциальная семенная продуктивность (ПСП) составляет 2160 ± 273 семян на особь.

Материал по описанию онтогенеза *P. lanata* был собран на территории Бурятии в различных эколого-ценотических условиях. Изучение онтогенеза показало, что онтогенез полный (р – s), простой. Особи в ювенильном и имматурном онтогенетических состояниях представлены неветвящимися моноподиально нарастающими растениями. В виргинильном состоянии происходит ветвление и формирование каудекса. Темпы развития особей в прегенеративном периоде ускоренные, особи проходят данный период за 3 – 4 года. В молодом генеративном состоянии после отмирания главного побега происходит смена нарастания. Генеративный период растянут (9 – 11 лет). Наиболее продолжительное время особи находятся в средневозрастном генеративном состоянии. В постгенеративный период особи переходят не раньше 12 – 15-летнего возраста. Постгенеративный период *P. lanata* проходит полностью. По темпам развития он самый ускоренный и не превышает 2 лет. Общая продолжительность всего онтогенеза не более 17 лет.

Ускоренные темпы развития особей в прегенеративном периоде позволяют *P. lanata* быстро захватить и освоить освободившуюся территорию, что характеризует реактивность этого вида. Характерный онтогенетический спектр *P. lanata*, исходя из биологии вида, должен быть центрированным.

Ценопопуляции *P. lanata* изучались на территории Бурятии. ЦП 1 исследована в разнотравно-полынной степи на сформированной залежи (*Artemisia scoparia* Waldst. et Kit., *Artemisia frigida* Willd., *A. vulgaris* L., *A. glauca* Pall. ex Willd., *Goniolimon speciosum* (L.) Boiss., *Dracocephalum thymiflorum* L., *Salsola collina* Pall., *Potentilla tanacetifolia* Willd. ex Schlecht.), общее проективное покрытие сообщества (ОПП) 50-55%, проективное покрытие вида (ПП) 3-5%, (окр. пос. Бараты, шлейф восточного склона хребта Малый Хамар-Дабан, Селенгинский район). ЦП 2 изучена на выбитом участке разнотравно-полынно-панцериновой каменистой степи (*Panzerina lanata*, *Artemisia frigida*, *Chenopodium album* L., *Potentilla acaulis* L.,

Dracocephalum nutans L., *Stellaria dichotoma* L.), ОПП 30 – 35%, ПП 20 % (отроги Боргойского хребта, падь Билютай, Джидинский район).

Онтогенетические спектры этих ценопопуляций двухвершинные, они не совпадают с характерным спектром. ЦП 1 – неполночленная (Табл.), с преобладанием зрелых генеративных особей (37%), второй пик в спектре приходится на ювенильные особи (16,8%). Данная ценопопуляция находится на стадии развития. Подтверждением этому служит наличие постепенного подъема кривой онтогенетического спектра от виргинильной до средневозрастной генеративной фракции, что соответствует нормальному ходу развития особей этого вида. Отсутствие в спектре старых генеративных особей и растений постгенеративного периода, вероятно, носит временный характер. В момент исследования ценопопуляции особи *P. lanata* полностью прошли все этапы своего развития. Второй пик в спектре, который приходится на фракцию ювенильных особей отражает вторую волну возобновления и может быть связан с нерегулярным семенным возобновлением.

Сходная картина наблюдается и в ЦП 2, описанной в сильно деградированном сообществе (III стадии дигрессии). ЦП 2 – полночленная (Табл.). В онтогенетическом спектре первый пик приходится на ювенильные особи (33,1%), второй пик - на особи средневозрастного генеративного состояния (24,5 %). В спектре данной ценопопуляции также отражается вторая волна возобновления, на это указывает большая доля ювенильных особей.

Плотность *P. lanata* в обеих ценопопуляциях высокая и составляет в среднем 7,7 – 10,5 ($\pm 1,65$) экземпляров на 1 м².

Таким образом, высокие значения ПСП, быстрые темпы развития в прегенеративном и продолжительном генеративном периодах, формирование двухвершинных онтогенетических спектров с преобладанием молодых и генеративных особей, а также высокая плотность особей в нарушенных сообществах дает возможность охарактеризовать *P. lanata* как вид с реактивным типом популяционной стратегии.

Таблица

Распределение особей *P. lanata* по онтогенетическим группам в изученных ценопопуляциях, %.

ЦП	j	im	V	g1	g2	g3	ss	s
1	16,8	4,3	3,2	29,0	37,0	0	0	0
2	33,1	18,4	3,3	13,8	24,5	5,2	1,4	0,3

Литература

Животовский Л.А. Онтогенетическое состояние, эффективная плотность и классификация популяций // Экология. – 2001. – № 1. – С. 3-7. Крестовская Т.В. Конспект рода *Panzeria* Moench (*Lamiaceae*) // Новости систематики высших растений. - Л.: Наука – 1991. - Т. 28. - С. 140-143. Методические указания по экологической оценке кормовых угодий лесостепной и степной зон Сибири

по растительному покрову. – М. (Всесоюз. нач.-исслед. ин-т кормов), 1974. – 246 с. *Пешикова Г.А.* Флорогенетический анализ степной флоры гор Южной Сибири. – Новосибирск: Наука, 2001. – 192 с. *Работнов Т.А.* Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Тр. БИН АН СССР. Сер. 3. Геоботаника. – М.; Л.: Изд-во Наука, 1950. – 176 с. *Смирнова О.В.* Поведение видов и функциональная организация травяного покрова широколиственных лесов европейской части СССР // Бюлл. МОИП. Отд. биол. – 1980. – Т. 85, вып. 5. – С. 53–67. *Смирнова О.В.* Структура травяного покрова широколиственных лесов. – М: Наука, 1987. – 206 с. *Уранов А.А.* Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов // Науч. докл. высш. школы. Биол. науки. – 1975.- № 2. – С. 7–34. Ценопопуляции растений: (основные понятия и структура). – М.: Наука, 1976. – 217 с. Ценопопуляции растений: (очерки популяционной биологии). – М.: Наука, 1988. – 182 с.

ОЦЕНКА УРОВНЯ ГЕНОТОКСИЧНОСТИ ПОЧВЕННЫХ ЭКСТРАКТОВ С ПРИМЕНЕНИЕМ ТРАДЕСКАНЦИИ (КЛОН 02)

Атоянц А. Л., Авалян Р. Э., Агаджанян Э. А., Варжапетян А. С.,
Арутюнян Р. М.

Ереванский государственный университет, Ереван, Армения:

a.atoyants@rambler.ru, genetik@ysu.am

Ионы тяжелых металлов (ТМ) являются важными факторами загрязнения окружающей среды и наряду с общей фитотоксичностью проявляют и генотоксическую активность. Соли этих металлов способны вызывать не только хромосомные повреждения в растительных клетках, но и также индуцировать различные повреждения ДНК (Довгалюк, 2001). Для выявления уровня генотоксичности почв в городских экосистемах, на основе изучения водных экстрактов при комплексном загрязнении их ионами ТМ, целесообразно применение чувствительных растительных тест-систем.

Целью настоящей работы явилось применение тест-системы традесканции (клон 02) для изучения мутагенной и кластогенной активности водных вытяжек (экстрактов) почвенных образцов г. Еревана. Проводилось сравнительное изучение частоты встречаемости генетических событий от концентрации ионов ТМ в экстрактах почв.

Объектом исследования служили растения традесканции клона 02. При проведении эксперимента применялись два биотеста - Трад-ВТН и Трад-МЯ. Определялись частота рецессивных мутационных событий (РМС) и генетически неопределенных бесцветных событий (БМС) в волосках тычиночных нитей традесканции (ВТН). Кроме применения генетических критериев для соматических клеток традесканции (РМС и БМС), также анализировались и некоторые морфологические изменения в тычиночных нитях – образование карликовых (невыживших) и разветвленных волосков. Также определялась частота образования микроядер (МЯ) в тетрадах микроспор, отражающая уровень нерасхождения или повреждения хромосом в процессе микроспорогенеза.

Для определения уровня загрязнения ТМ образцов почв из 11 пунктов г.Еревана были приготовлены и изучены их водные вытяжки почв по общепринятой методике. В качестве условно фонового (контрольного) был взят образец из сравнительно экологически чистого района. Определялось содержание некоторых ионов ТМ (Cu, Zn, Ni, Mo, Pb, Ag) в исследуемых водных экстрактах почв.

Проведенный анализ по данным биотеста Трад-ВТН показал, что во всех изученных пробах водных вытяжек наблюдалось достоверное повышение частоты соматических мутаций в ВТН (как РМС, так и БМС), по сравнению с фоновым показателем. Наивысший уровень частоты РМС отмечался в образце №6 и превышал контрольный почти в 2 раза. Высокая частота как РМС, так и БМС выявлена в пробах вытяжек №1, 3, 4 и 8, где их уровень выше контроля в 1,6 раза. Следует также отметить, что достаточно высокая частота БМС наблюдалась в пробе №2 и превысила уровень фона в 4 раза (Таблица). Помимо мутационных событий, в ВТН традесканции были зарегистрированы и разные типы морфологических изменений. Показано достоверное увеличение частоты встречаемости невыживших волосков в пробных вариантах №2 и 8 и разветвленных волосков в №1, 2, 3 и 4.

При выявлении кластогенного потенциала изучаемых экстрактов почвенных образцов по данным проведенного микроядерного теста было показано, что по максимальному уровню проявления обоих тест-критериев (процента тетрад с микроядрами и частоты образования микроядер в тетрадах) выделяются пробы №3, 6 и 8, где их значения превышают фоновый уровень в 3-3.5 раза (таблица).

Сравнительное изучение выхода генетических эффектов в клетках традесканции от содержания ионов ТМ в почвенных экстрактах показало, что максимальный уровень мутационных событий в соматических клетках ВТН и появления МЯ в спорогенных тканях пыльников наблюдался в пробах с повышенным содержанием ионов Cu, Zn и Mo в зависимости от почвенного образца, что в некоторой степени согласуется с ранее полученными нами данными по изучению генотоксичности соответствующих почвенных образцов (Агаджанян, 2011). Следует также отметить, что высокая частота появления БМС, а также невыживших и разветвленных волосков в опытном варианте №2 коррелирует с максимально высоким содержанием Cu и Zn в данном почвенном экстракте.

Таким образом, на основании наших исследований показана четкая достоверная зависимость частоты появления мутационных событий и морфологических изменений в ВТН, а также процента МЯ от концентрации некоторых ионов ТМ (Cu, Zn и Mo) в почвенных экстрактах в зависимости от пункта исследования. Используемые биотесты Трад-ВТН и Трад-МЯ, являющиеся интегральной характеристикой степени генотоксичности ТМ, могут применяться для биомониторинга техногенных загрязнений.

Таблица.

Индукция мутационных событий у традесканции (клон 02) ионами ТМ почвенных экстрактов

Образцы	Частота мутаций в соматических клетках, генные мутации		Частота мутаций в спорогенных клетках, образование тетрад	
	(РМС/1000)±m	(БМС/1000)±m	тетрады с МЯ, %±m	МЯ в тетрадах, %±m
1	1.95±0.32*	18.33±1.00***	5.36±0.63*	7.10±0.72**
2	1.25±0.27	24.23±1.18***	9.47±0.53***	13.00±0.61***
3	1.79±0.32	21.34±1.09***	10.97±0.57***	14.80±0.65***
4	1.80±0.32	8.00±0.69*	6.83±0.46***	9.86±0.54***
5	1.40±0.28	14.87±0.90***	6.03±0.81**	7.20±0.88**
6	2.04±0.35*	8.15±0.69*	12.26±0.59***	16.33±0.68***
7	1.62±0.30	17.85±0.99***	4.03±0.36	5.03±0.39
8	1.98±0.34	20.02±1.08***	11.07±0.57***	13.90±0.63***
9	1.43±0.29	16.57±1.00***	5.70±0.42***	6.70±0.46***
10	1.69±0.32	11.80±0.84***	6.54±0.46***	7.82±0.50***
Фон	1.14±0.26	6.02±0.60	3.66±0.34	4.63±0.38

*- p<0.05, ** - p<0.01, *** - p<0.001

ЛИТЕРАТУРА

Э.А. Агаджанян, А.Л. Атоянц, Р.Э. Авалян, А.С. Варжапетян, Л.В. Саакян, А.К. Сагателян, Р.М. Арутюнян Применение традесканции для почвенного мониторинга урбанизированных территорий //Проблемы сохранения растительного мира и генофонда Северной Азии: Материалы Всероссийской конференции / Новосибирск, – август 2011. (в печати). Довгалюк А.И., Калиняк Т.Б., Блюм Я.Б. Оценка фито- и цитотоксической активности соединений тяжелых металлов с помощью апикальной меристемы лука // Цитология и генетика. – 2001. – №1 (35). – С. 3-7.

МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ПОЛИВАРИАНТНОСТЬ СПОРОФИТОВ САЛЬВИНИИ ПЛАВАЮЩЕЙ (*SALVINIA NATANS* (L.) ALL.) В УСЛОВИЯХ МОСКОВСКОЙ ОБЛАСТИ

Барabanщикова Н. С.

Московский педагогический государственный университет, г. Москва,
baraba@list.ru

Сальвиния плавающая (*Salvinia natans* (L.) All., Salviniaceae) - однолетний водный папоротник, обычно распространенный в мелких пресных водоемах, образующий на их поверхности заросли. Растение не

имеет корней. Стебель тонкий, часто разветвленный. На побегах каждый метамер несет три мутовчато расположенных листа. Два листа плавают на поверхности воды, имеют короткие черешки и простые цельные яйцевидно-эллиптические пластинки, третий лист подводный, рассечен на многочисленные нитевидные сегменты. У основания подводных листьев находятся гроздья из нескольких шаровидных сорусов, одни из них содержат только микроспорангии, другие – только мегаспорангии.

Для изучения процессов самоподдержания и размножения сальвинии плавающей требуется всестороннее наблюдение за её природными популяциями и анализ хода онтогенеза особей. Основой устойчивого состояния популяции является гетерогенность особей, один из механизмов достижения которой - разнообразие путей онтогенеза (Воронцова, Заугольнова, 1978). Поливариантность онтогенеза выражается структурным и динамическим разнообразием на организменном и популяционном уровнях, а также на суборганизменном уровне – как поливариантность развития органов, для которых характерен частный онтогенез. В данной работе мы приводим результаты описания морфологической поливариантности особей и метамеров сальвинии плавающей при однократном наблюдении в летний период.

Исследование проводили в Серпуховском районе Московской области в июле 2011 года. В старице реки Оки были собраны 22 особи спорофитов *Salvinia natans*. Растения просматривали в лабораторных условиях под бинокулярной лупой и оценивали следующие показатели. Измеряли длину и наибольшую ширину растения, длину и ширину самого крупного надводного листа, указывали положение этого листа на оси побега, подсчитывали количество пар надводных листьев, количество сегментов у каждого подводного листа. Отмечали наличие и степень развитости боковых побегов, их положение на главном побеге, наличие, тип и количество сорусов в каждом узле побега. Для боковых побегов выделили три варианта: а) побег в зачаточной стадии в виде бугорка; б) побег имеет стеблевую часть с почкой из сложенных листьев на вершине; в) побег несет расправленные листья и хорошо виден невооруженным глазом.

Длина спорофитов почти всегда превышала ширину и составила от 2,0 до 8,5 см. Ширину растения измеряли с учетом боковых побегов, которые обычно располагались почти перпендикулярно главному побегу. Она составила 0,8-1,8 см у особей с боковыми побегами на стадии бугорков и 2,1-8,2 см у особей с более развитыми боковыми побегами. Количество метамеров в главном побеге варьировало от 5 до 16. По длине спорофита и

количеству метамеров на главном побеге все особи разделили на две группы, обозначенные нами как «молодые спороносные» (18% особей, длиной 2,0-3,2 см, с 5-6 метамерами) и «взрослые спороносные» (82% особей, длиной 5,0-8,5 см, с 8-16 метамерами). Во второй группе главный побег содержал чаще 10-12 метамеров (72% особей в группе).

Длина самого крупного надводного листа варьировала от 0,4 до 1,3 см, ширина от 0,3 до 0,7 см. В среднем его размеры составили 0,6 на 0,4 см у молодых спороносных особей и 1,0 на 0,6 см у взрослых спороносных. У спороносных особей взрослой группы наиболее крупная пара листьев располагалась на 5-9 узле от вершины побега, независимо от общего количества метамеров в побеге, в средней трети побега. Таким образом, контуры главного побега спорофита имели ромбическую форму. В группе молодых спороносных особей наиболее крупная пара листьев располагалась на 2-6 узле от вершины побега, в результате чего форма контуров главного побега представляла собой треугольник с вершиной, обращенной к основанию или к молодой части побега.

Все просмотренные особи образовали боковые побеги. Боковые побеги имели разную степень сформированности и располагались в каждом узле по одному, попеременно то с правой, то с левой стороны от оси главного побега, между одним из пары надводных листьев и подводным листом. Из 226 просмотренных метамеров на 22 особях только у 13 метамеров на 8 особях боковых побегов не найдено. Шесть таких метамеров были самыми молодыми на главном побеге, три метамера, напротив, самыми старыми. Чаще находили на одном спорофите один метамер без зачатка бокового побега, но у одной особи выявлено пять метамеров без зачатка бокового побега.

Боковые побеги в зачаточной стадии несли на главном побеге все спорофиты (152 метамера), при этом пять особей (из них три относились к молодым спороносным) имели боковые побеги только этой стадии развития. Двенадцать особей (27 метамеров) содержали боковые побеги с сформированной осью, несущей на вершине почку из сложенных листьев. Боковых побегов данной стадии развития приходилось от одного до четырех на особь, чаще 2-3. У 17 особей (34 метамера) обнаружены хорошо развитые боковые побеги с расправившимися листьями. Количество таких побегов на особь - от одного до пяти, чаще один побег (примерно 50% из особей имеющих развитые боковые побеги). Количество надводных листьев на одном боковом побеге варьировало от 1 до 12 и

чаще (у 38% особей), составляло 2 или 4 листа. Пять особей не имели хорошо развитых боковых побегов.

Боковые побеги на зачаточной стадии размещались в узлах по всей длине стебля главного побега. Более развитые боковые побеги располагались в основании главного побега, в его первой половине и, реже, в середине, формируя зоны ветвления, следовательно, имело место бази- или мезотоническое ветвление. Зон ветвления выявлено от одной (наиболее частый вариант) до четырех. Чем меньше метамеров (8-10) содержал главный побег, тем чаще зона ветвления была одна. У особей, несущих большее количество метамеров (11-13) на главном побеге, зон ветвления было чаще две. Зоны ветвления занимали на главном побеге от одного до шести метамеров, при этом внутри одной зоны боковые побеги находились на разных стадиях развития. В случае, когда зон ветвления на побеге было несколько, расстояние между ними составляло от 1 до 4 узлов.

Для особей взрослых спороносных количество сегментов подводного листа составило от 6-10 до 12-24, для особей молодой группы этот показатель от 5-9 до 11-14. У шести особей на главном побеге узел с максимальным количеством подводных сегментов совпадал с узлом, где образовался наиболее крупный боковой побег, у шести особей он являлся следующим, у двух особей располагался через один узел (в сторону вершины) от места отхождения крупного бокового побега.

Все обследованные спорофиты несли сорусы. В разных узлах на одной особи сорусы находились в разной степени зрелости. Наиболее часто встречающийся вариант – один мегасорус и один микросорус в узле. У 14 особей обнаружены также следующие дополнительные варианты: 1) отсутствие сорусов (самые нижние узлы на побеге); 2) в узле только один мегасорус или два мегасоруса (самые нижние и самые верхние узлы на побеге); 3) один мегасорус и два или три микросоруса (как в нижних и верхних, так и в средних частях побега); 4) два мегасоруса и один-два микросоруса (в средних частях побега).

Таким образом, все исследованные спорофиты сальвинии плавающей отнесены нами к генеративному (спороносному) онтогенетическому состоянию. Вместе с тем, наблюдаемые в одно и то же время в природе растения *Salvinia natans* отличались друг от друга общими размерами спорофитов, количеством метамеров в главном побеге, размерами пары самых крупных надводных листьев и её положением на стебле, и как следствие, общими контурами главного побега. По этим показателям

выделили группы молодых и взрослых особей. Также растения различались количеством сегментов подводных листьев.

Все растения несли боковые побеги. Выявлены общие закономерности размещения их на главной оси. Но особи отличались по количеству и степени развитости боковых побегов (наличие или отсутствие видимого ветвления). В группе особей, несущих боковые побеги двух стадий развития (сформированная ось с верхушечной почкой из сложенных листьев и боковой побег с расправившимися листьями), были разными количество и размер зон ветвления, а также расстояния между ними. Обнаружено, что у большинства особей на главном побеге узел с максимальным количеством сегментов подводного листа совпадал с узлом, где образовался наиболее крупный боковой побег, или следовал за ним. Растения чаще содержали по одному мегасорусу и одному микросорусу в узле, но встречено еще несколько вариантов сочетания сорусов в узлах.

Следует отметить, что размерную и морфологическую вариабельность сальвинии плавающей наблюдали не только у особей, но и у метамеров, образующих побеги одного растения (различались размеры надводных листьев; количество сегментов подводного листа; наличие, тип и количество сорусов в узле; наличие и степень развитости бокового побега).

Предполагаются дальнейшие наблюдения за строением и развитием растений сальвинии плавающей, описание её онтогенетических состояний, а также разных типов поливариантности онтогенеза.

Литература

Воронцова Л.И., Заугольнова Л.Б. Мультивариантность развития особей в течение онтогенеза и ее значение в регуляции численности и состава ценопопуляций растений // Журн. общ. биол. - 1978. - Т. 39. - №4. - С. 555-562.

ВАРИАБЕЛЬНОСТЬ КОЛИЧЕСТВЕННЫХ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ НАДЗЕМНЫХ ОРГАНОВ ГЕНЕРАТИВНЫХ РАСТЕНИЙ *VALERIANA OFFICINALIS* В ЕСТЕСТВЕННЫХ МЕСТАХ ПРОИЗРАСТАНИЯ И ПРИ ИНТРОДУКЦИИ

Барышникова Н. И.¹, Харрасова Г. В.²

¹ФГБОУВПО «Магнитогорский государственный технический университет им. Г.И. Носова», г. Магнитогорск, barunya@mail.ru

²Сибайский институт (филиал) ГОУ ВПО «Башкирский государственный университет», г. Сибай, xgulemesh@mail.ru

Территория Республики Башкортостан очень богата лекарственными растениями, среди которых широко известен и популярен такой вид, как валериана лекарственная – *Valeriana*

officinalis L. Нерациональное использование данного вида привело к тому, что он попал в разряд редких (Красная книга Башкирской АССР, 1984). Этот факт накладывает ограничения на использование *V. officinalis* в качестве ресурсного, а также служит стимулом для разработки биологических принципов и способов сохранения этого вида на уровнях in-situ и ex-situ.

В связи с этим, целью данной работы является сравнительное изучение количественных морфологических признаков надземных органов генеративных растений *V. officinalis* естественных мест обитания и при интродукции.

Результаты исследования морфологических признаков генеративных растений *V. officinalis* в природе и при интродукции представлены в Таблице 1.

В естественных местах обитания высота генеративного побега варьирует от 69 до 177 см. Число генеративных побегов на одну особь приходится 1-4 шт., вегетативных побегов – 1-2 шт.

Анализ изменчивости морфологических признаков генеративных растений *V. officinalis* в природе показал наличие средней и высокой степени изменчивости признаков с преобладанием последней.

Наибольшей изменчивостью характеризуются число генеративных побегов – 51,2 %, высота побега – 21,0 %, толщина побега – 24,7 %, длина среднего листа – 25,5 %, длина пластинки среднего листа – 27,7 %, ширина пластинки среднего листа – 28,7 %, длина доли среднего листа – 30,8 %, ширина доли среднего листа – 30,7 %, высота соцветия – 34,7 %, диаметр соцветия – 25,1 %, число боковых соцветий – 48,1 %.

Средняя степень изменчивости наблюдается у таких признаков, как число вегетативных побегов – 18,2 %, число долей листа – 13,2 %, число парциальных соцветий – 17,3 %, число метамеров – 14,9 %.

При интродукции высота репродуктивного побега от 54 до 132 см. Число генеративных побегов у одной особи насчитывается от 1 до 16 шт., вегетативных – от 1 до 5 шт.

Генеративные растения *V. officinalis* в условиях культуры характеризуются средней и высокой степенью изменчивости.

Высокой степенью изменчивости обладают такие признаки, как число вегетативных побегов – 64,3 %, число генеративных побегов – 63,4 %, толщина побега – 24,4 %, длина среднего листа – 27,4 %, длина пластинки среднего листа – 23,7 %, ширина пластинки среднего листа – 23,2 %, длина доли среднего листа – 24,0 %, ширина доли среднего листа – 55,2 %, диаметр соцветия – 25,1 %, число боковых соцветий – 48,1 %.

высота соцветия – 41,7 %, диаметр соцветия – 31,6 %, число боковых соцветий – 66 %.

Таблица 1

Морфологические признаки генеративных особей *V. officinalis* в природе и при интродукции

Морфологические признаки	Средние значения признаков, ошибки средней ($M \pm m$) / коэффициент вариации (CV, %)	
	природа	Интродукция
Число вегетативных побегов, шт.	$1,0 \pm 0,03$ 18,2	$2,8 \pm 0,6$ 64,3
Число генеративных побегов, шт.	$1,7 \pm 0,1$ 51,2	$5,4 \pm 0,6$ 63,4
Высота побега, см	$118,9 \pm 3,4$ 21,0	$91,8 \pm 2,1$ 17,9
Толщина побега, см.	$0,7 \pm 0,1$ 24,7	$0,9 \pm 0,03$ 24,4
Число долей листа, шт	$18,3 \pm 0,3$ 13,2	$18,1 \pm 0,3$ 11,0
Длина среднего листа, см	$21,5 \pm 0,7$ 25,5	$22,0 \pm 0,8$ 27,4
Длина пластинки среднего листа, см	$15,7 \pm 0,6$ 27,7	$17,3 \pm 0,5$ 23,7
Ширина пластинки среднего листа, см	$10,0 \pm 0,4$ 28,7	$10,6 \pm 0,3$ 23,2
Длина доли среднего листа, см	$5,3 \pm 0,2$ 30,8	$5,4 \pm 0,2$ 24,0
Ширина доли среднего листа, см	$1,2 \pm 0,1$ 30,7	$2,0 \pm 0,1$ 55,2
Высота соцветия, см	$17,1 \pm 0,8$ 34,7	$10,4 \pm 0,5$ 41,7
Диаметр соцветия, см	$14,5 \pm 0,5$ 25,1	$13,4 \pm 0,5$ 31,6
Число парциальных соцветий, шт	$7,9 \pm 0,2$ 17,3	$13,2 \pm 0,3$ 15,5
Число боковых соцветий, шт	$3,7 \pm 0,3$ 48,1	$2,5 \pm 0,2$ 66,0
Число метамеров, шт	$6,8 \pm 0,1$ 14,9	$7,7 \pm 0,1$ 12,8

Средняя степень изменчивости характерна для высоты побега – 17,9%, число долей листа – 11 %, числа парциальных соцветий – 15,5 %, и числа метамеров – 12,8%.

Таким образом, при интродукции, в отличие от природных ценопопуляций, характерно увеличение числа вегетативных побегов в 2,5 раза и генеративных побегов в 4 раза. Высота репродуктивного побега *V. officinalis*

в естественных местах обитания выше - $118,9 \pm 3,4$, чем в условиях культуры - $91,8 \pm 2,1$.

Так, анализ изменчивости морфологических признаков растений *V. officinalis* в природе и при интродукции показал следующее:

- большинство морфологических признаков в природе и при интродукции обладают высокой степенью изменчивости - это число вегетативно-генеративных побегов, их толщина, параметры листа, размеры соцветия;

- такие признаки, как число долей листа, число парциальных соцветий и число метамеров, имеют среднюю степень изменчивости, так как эти признаки являются таксономическими для вида.

Литература

Красная книга Башкирской АССР. Редкие растения и животные. Проблемы их охраны. Уфа: Башкирское книжное изд-во, 1984. - 200 с - 33с.

О СТРУКТУРЕ ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ *JUNIPERUS COMMUNIS* L. В НАЦИОНАЛЬНОМ ПАРКЕ "НИЖНЯЯ КАМА"

Бекмансуров М. В.

Марийский государственный университет, г.Йошкар-Ола,
ecology@marsu.ru

Можжевельник обыкновенный – чрезвычайно пластичный вид, представляющий собой яркий пример поливариантности развития особей и популяций в различных условиях обитания. В экосистемах Республики Татарстан (РТ) распространен на севере и северо-западе и постепенно редет к югу и юго-востоку. Здесь проходит граница его сплошного ареала. Вид включен в приложение к Красной книге РТ как редкое и нуждающееся в охране растение (Красная Книга..., 2006). На территории национального парка «Нижняя Кама», где проводились наши исследования, можжевельник является редким растением.

Н.В. Салаховым (2009) установлено, что в северных районах Республики Татарстан ценопопуляции (ЦП) *J.communis* полночленные, с левосторонним и центрированным типом спектра. На исследованной нами территории вблизи южной границы ареала сплошного распространения этого вида все обнаруженные ЦП неполночленные, нередко с фрагментарным спектром.

В Танаевском Лесу вблизи г.Елабуги обнаружено 2 местообитания можжевельника. В сосняке зеленомошном ЦП молодая нормальная неполночленная (Рис. А). В ЦП отмечено 16 особей, половина из них вегетативного происхождения. За счет рамет, данная ЦП характеризуется

как молодая. Онтогенетический спектр левосторонний с максимумом на группе v_2 -состояния. Многие особи характеризуются нормальным уровнем жизненности. В сосняке черничном, ЦП можжевельника стареющая. Спектр фрагментарный, здесь присутствуют всего 4 особи старовозрастного генеративного состояния, пониженной жизненности, имеющие вегетативное происхождение.

В Большом Бору, расположенном на правом берегу Нижнекамского водохранилища выше плотины ГЭС, в сосняках зеленомошных описано 3 ценопопуляции общей численностью 35 экземпляров. Все они имеют сходную структуру, и для них приводится обобщенный спектр (Рис. Б). ЦП инвазионные неполночленные. Онтогенетический спектр, фрагментарный, присутствуют особи как семенного, так и вегетативного происхождения. Здесь высока доля квазисенильных особей, представляющих собой невысокие растения, многократно перевершиненные после механических повреждений или отмирания верхушек. Спектр фрагментарный, в нем присутствуют особи имматурного, виргинильного и квазисенильного состояний. Большинство растений обладает низкой и пониженной жизненностью.

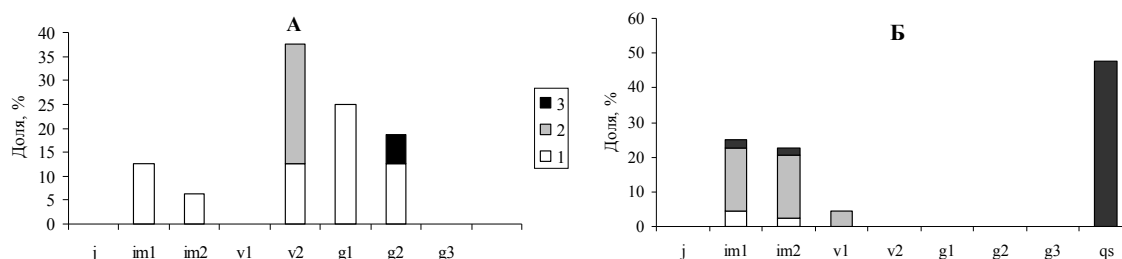


Рис. Виталитетно-онтогенетический спектр ЦП *J. communis* в Танаевском Лесу (А), и Большом Бору (Б). Жизненность: 1 – нормальная, 2 – пониженная, 3 – низкая.

Экологическое пространство исследованных местообитаний, оцененное с помощью фитоиндикационных шкал Д.Н.Цыганова (1983), не выходит за пределы экологического ареала. Все участки характеризуются сходными экологическими параметрами: почвы здесь супесчаные с промежуточным режимом трофности (от небогатых до довольно богатых), слабокислые с сухо/влажнолесолуговым увлажнением. Незначительное участие *J. communis* в исследованных сообществах, скорее всего, связано не с абиотическими условиями, а антропогенным влиянием, в особенности на территории Большого Бора. Отсутствие генеративных особей здесь связано с периодическими низовыми пожарами, возникающими по вине человека. Обгоревшие растения погибают, и возобновление осуществляется главным

образом вегетативным путем. Многие прегенеративные особи – со следами срезанных и обломанных побегов.

*Автор выражает признательность сотрудникам НП «Нижняя Кама»
Ю.А.Лукьяновой и Р.Х.Бекмансурову, а также
Н.М. Гребневой за помощь в организации исследований.*

ЛИТЕРАТУРА

Красная книга Республики Татарстан (животные, растения, грибы). – Казань: Идель-Пресс, 2006. – 832 с. *Салахов Н.В.* Эколого-фитоценоотическая приуроченность, жизненные формы и популяционная биология *Juniperus communis* L. в Республике Татарстан / Автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.16. – М., 2009. – 20 с. *Цыгано, Д.Н.* Фитоиндикация экологических режимов в подзоне хвойно - широколиственных лесов / Д.Н. Цыганов.- М.: Наука, 1983.-131с.

ПОПУЛЯЦИОННО-ДЕМОГРАФИЧЕСКИЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ ДРЕВЕСНЫХ ВИДОВ В СТАРОВОЗРАСТНЫХ ПОЙМЕННЫХ ЛЕСАХ ВОЛГО-ВЯТСКОГО РЕГИОНА (НА ПРИМЕРЕ ЗАПОВЕДНИКА «БОЛЬШАЯ КОКШАГА»)

Браславская Т. Ю.¹, Харлампиева М. В.², Скоморохова Т. В.³, Проказина Т. С.¹,
Алдохина Т. М.³, Табунщик Ю. А.²

¹ Центр по проблемам экологии и продуктивности лесов РАН,
г. Москва, t.braslavskaya@gmail.com

² ГОУ ВПО Брянский государственный университет
им. акад. И.Г. Петровского, г. Брянск, Россия

³ ФГАОУ ВПО Северный (Арктический) федеральный университет
им. М.В. Ломоносова, г. Архангельск, Россия

Одна из важных задач современной лесной экологии – изучение лесов, наименее затронутых хозяйственной деятельностью (Смирнова и др., 2010), чтобы на основе данных об их составе, структуре и динамике можно было достаточно реалистично реконструировать экосистемные свойства лесного покрова, функционирующего и самоподдерживающегося спонтанно (т.е. при отсутствии антропогенного пресса). Главная цель таких исследований – познание динамики лесного покрова, а путь к ее достижению – подробное выяснение биологических свойств видов, входящих в его состав. Среди этих свойств наиболее важны для понимания общей динамики экосистемы закономерности онтогенеза особей и структура популяций, которая складывается под влиянием различных факторов на ход онтогенеза у множества особей. В первую очередь, эти свойства необходимо изучать у видов, средопреобразующее влияние которых наиболее велико, в том числе у древесных растений. Важнейший фактор, влияющий на ход онтогенеза и динамику популяций растений, – свет, поэтому в популяционных исследованиях лесов существенное место

занимает описание ярусной структуры лесного полога на основе измерений высот и крон деревьев.

Примером объекта, представляющего интерес для таких исследований, являются темнохвойно-широколиственные пойменные леса 120-140 лет, сохранившиеся в среднем течении р. Большой Кокшаги – незарегулированного левого притока Волги. В течение XIX-XX веков и ранее рубки в этих лесах были только выборочными. Благодаря этому, в составе лесов центральной поймы сохранился широкий набор лесообразующих видов: дуб черешчатый (*Quercus robur* L.), липа мелколистная (*Tilia cordata* Mill.), вяз гладкий (*Ulmus laevis* Pall.), ель финская (*Picea x fennica* (Regel) Kom.), пихта сибирская (*Abies sibirica* Ledeb.), клен остролистный (*Acer platanoides* L.). Такие лесные сообщества расположены на верхушках и склонах пойменных грив флювиального происхождения, относятся к ассоциациям *Rhodobryo rosei-Piceetum abietis* (соответствует снытевому типу леса) и *Filipendulo ulmariae-Quercetum roboris* (крапивно-таволговый и страусниковый типы леса). По данным наблюдений, проводившихся сотрудниками заповедника «Большая Кокшага» в 2003-2010 гг. на постоянном водомерном посту, верхушки грив заливаются не более чем на 1 неделю (краткопоемный режим), склоны – на 1-4 недели (режим от кратко- до среднепоемного).

Для исследования численности и состава их популяций, а также ярусной структуры лесных сообществ были заложены 11 пробных площадей размером 0,12-1 га в 3-х ключевых участках поймы на территории государственного заповедника «Большая Кокшага» и его охранный зоны. На пробных площадях был закартирован флювиальный пойменный мезорельеф (гивы и межгивные понижения), измерены перепады высотных отметок мезорельефа, выполнены геоботанические описания, проведен сплошной пересчет древесных растений с диаметром ствола 2 см и более (на высоте 1,3 м) с указанием онтогенетических состояний, сведений о наклоне или искривлении ствола, усыхании или других повреждениях кроны

Общие принципы выделения и диагностики онтогенетических состояний у древесных растений разработаны ранее и опубликованы (Ключи и диагнозы..., 1989; Романовский, 2000), однако проведенные при этом исследования территориально охватили преимущественно зону широколиственных лесов и лесостепь. При проведении исследований в условиях зоны смешанных и южно-таежных лесов требовалось уточнение размерных и ростовых характеристик онтогенетических состояний у

исследуемых видов. Для этого на трех пробных площадях в ходе сплошного перечета измерялись диаметры стволов и радиусы крон в 4-х направлениях. При обработке данных перечета на основе измерений радиусов кроны для каждого дерева рассчитывалась площадь проекции кроны по формуле площади эллипса. Кроме этого у всех лесообразующих видов в каждой 2-сантиметровой ступени толщины (представленной в перечетах) были выбраны по 1-4 модельных дерева. У каждого модельного дерева были измерены общая высота дерева, высота расположения нижней границы живой кроны, высота верхней границы корки на стволе, определен максимальный порядок ветвления, проведена визуальная оценка количества органов плодоношения и их локализации в кроне, взят при помощи возрастного бура керн ствола у основания.

Важнейшие черты структуры лесного полога в изучаемых лесах, выявленные в результате измерений крон, можно охарактеризовать следующим образом: 1. В вертикальном профиле леса нет резко разграниченных высотных ярусов: высоты древесных растений очень плавно возрастают в диапазоне от 2-3 до 35-37 м и протяженность их крон распределена по этому диапазону очень равномерно. 2. У наиболее высоких деревьев суммарное проективное покрытие невелико в каждом отдельно взятом размерном классе (т.е. в одной ступени толщины), но суммирование площадей проекций крон по нескольким ступеням толщины показывает, что 100%-ное покрытие создается деревьями с диаметром ствола 20-70 см, у которых кроны располагаются в высотном диапазоне от 7 до 37 м. 3. Деревья с диаметром ствола менее 20 см достигают в каждой отдельно взятой ступени толщины достаточно высокого суммарного проективного покрытия (15-35% площади сообщества), тогда как в любой из последующих ступеней толщины этот показатель оказывается в несколько раз меньше. Этот резкий спад, возможно, служит свидетельством того, что уже в течение длительного времени затруднен массовый переход деревьев (по мере их роста) в ступени толщины 20-21 см и более; причиной может быть лимитирующее влияние освещенности. 4. Описанные выше характеристики структуры полога свойственны лесным сообществам и на верхушках, и на склонах пойменных грив, но на среднепоемных склонах обычно произрастает меньше крупных деревьев, поэтому в число создающих 100%-ное проективное покрытие могут входить и деревья с толщиной ствола меньше 20 см (на 2-3 ступени).

Размеры особей древесных видов в разных онтогенетических состояниях (тех, которые вошли в перечеты на пробных площадях) представлены в таблице. Демографический состав популяций

лесообразующих видов по результатам проведенных пересчетов показан на рисунке (раздельно для верхушек и склонов пойменных грив). Наиболее многочисленными и полночленными популяции в исследуемых лесах формирует липа, причем на верхушках и склонах грив ее популяционные характеристики практически не различаются. Остальные лесообразующие виды в различной степени уступают липе по численности генеративных и прегенеративных особей, а также по-разному распределяются на верхушках и склонах грив в соответствии со своей устойчивостью к заливаниям и теневыносливостью (Бяллович, 1957; Евстигнеев и др., 1993; Браславская, 2008).

Рисунок. Состав популяций лесообразующих видов в старовозрастных лесах центральной поймы р. Большой Кокшаги.
А – на верхушках грив, Б – на склонах грив.
По горизонтальной оси – онтогенетические состояния;
по вертикальной оси – средняя популяционная плотность, шт./га.

Таблица.

Морфометрические показатели онтогенетических состояний.

Вид	О/г состояние	Диаметр ствола (см)			Общая высота (м)			Высота ниж-ней границы кроны (м)			Площадь проекции кроны (м ²)		
		N	Av	σ	N	Av	σ	N	Av	σ	N	Av	σ
Вяз Гладкий	Im	6	1.5	0.4	5	3.2	0.5	5	1.0	0.3	6	3.2	1.4
	v1	61	3.8	0.8	10	4.7	1.7	10	1.8	0.6	60	5.2	2.9
	v2	44	6.4	1.4	6	7.7	1.3	6	2.8	0.6	44	10.3	5.1
	g1	32	9.8	2.0	11	11.6	1.9	11	3.4	1.5	32	17.6	8.1
	g1/g2	1	12.0	-	*	*	*	*	*	*	1	11.9	-
	g2	29	15.9	3.0	9	16.4	1.7	9	4.7	1.3	29	25.2	7.7
	g2/g3	1	25.0	-	1	16.5	-	1	6.0	-	1	25.5	-
	g3	1	41.0	-	1	19.0	-	1	6.5	-	1	70.4	-
Дуб	Im	1	3.0	-	1	4.0	-	1	0.8	-	1	1.3	-
	v1	14	4.3	1.0	4	6.1	1.3	4	1.7	0.5	14	5.0	1.8
	v2	17	9.3	1.8	9	10.7	1.7	9	3.7	1.3	17	12.4	4.5
	g1	12	20.3	4.4	7	17.0	2.0	7	4.9	1.8	12	27.0	10.0
	g2	3	48.7	5.6	2	23.0	0.5	2	10.8	2.3	3	37.3	15.0
	g2/g3	1	55.0	-	1	36.5	-	1	14.0	-	1	32.7	-
	g3	6	67.0	6.2	2	31.5	5.5	2	13.5	2.5	6	45.5	14.2
Ель	v1	23	4.0	1.0	7	2.8	0.7	7	1.3	0.5	22	3.7	1.8
	v2	48	9.8	3.9	15	10.1	2.9	15	3.6	1.2	48	8.2	4.8
	g1	34	18.8	5.5	7	18.4	2.2	7	5.7	3.2	34	12.2	8.3
	g1/g2	15	25.9	5.8	7	20.6	1.3	7	6.5	2.3	15	19.8	7.4
	g2	40	33.8	7.7	14	23.9	2.8	14	8.0	2.6	40	25.5	12.4
Клен	v1	2	4.0	1.0	2	6.4	1.7	2	2.1	0.2	2	8.4	0.8
	v2	3	8.3	0.9	3	11.4	2.0	3	5.6	0.9	3	14.3	2.2
	g1	2	15.0	1.0	2	17.0	0.5	2	4.9	1.1	2	39.0	8.1
Липа	Im	13	2.5	1.2	5	2.6	1.1	5	1.4	0.8	13	3.2	2.4
	v1	316	5.7	2.1	27	9.0	3.2	26	4.5	2.4	310	6.8	3.5
	v2	113	10.9	2.7	20	13.1	2.4	20	6.2	1.7	113	12.7	4.6
	g1	50	18.3	6.0	16	16.9	2.9	16	7.7	3.0	50	17.7	6.8
	g1/g2	15	22.2	3.7	3	20.5	1.9	3	8.3	3.1	15	20.8	8.8
	g2	28	28.6	6.2	8	20.3	2.7	8	8.8	1.8	28	25.7	10.7
	g2/g3	11	39.9	7.7	*	*	*	*	*	*	11	27.0	9.7
	g3	5	50.6	6.0	4	28.4	2.8	4	15.3	4.1	5	34.3	12.6
Пихта	Im	1	1.1	-	1	0.3	-	*	*	*	1	1.1	-
	v1	6	6.8	3.8	3	8.7	3.8	2	5.5	0.5	6	4.1	3.6
	v2	32	11.2	2.9	18	10.7	2.1	18	6.1	1.9	32	6.6	2.7
	g1	17	17.0	3.3	5	15.9	2.9	5	7.6	1.9	17	6.6	4.1
	g1/g2	2	30.5	14.5	2	19.5	2.5	2	10.0	1.0	2	14.0	8.9
	g2	12	28.7	4.4	5	22.1	1.4	5	9.1	3.2	11	9.4	3.9
	g2/g3	1	39.0	-	1	26.5	-	*	*	*	*	*	*

Примечания к таблице. N – число измерений, Av – среднее значение, σ – стандартное отклонение. «*» – не измерялось, «-» – для единственного измерения σ не вычислялось. В столбце «Онтог. состояния» через дробь обозначены случаи нечеткой диагностики.

выявленных особенностях структуры лесного полога, можно предположить, что в изученных лесных сообществах в ближайшей

перспективе неустойчивы позиции всех деревьев толщиной менее 20 см, особенно тех, толщина которых приближается к 20 см (в эту категорию попадают g1 особи липы, дуба, ели и пихты, а также g2 особи вяза). Для оценки перспективности самого мелкого подроста и наиболее крупных деревьев, слагающих основной полог лесов, требуются дальнейшие исследования жизненности и динамики роста.

Литература

Абатуров А.В., Меланхолин П.Н. Естественная динамика леса на постоянных пробных площадях в Подмоскowie. – Тула: Гриф и К., 2004. – 336с. Браславская Т.Ю. Изучение демографической и пространственной структуры популяций древесных видов в пойме реки Большая Кокшага // Науч. труды гос. заповедника «Большая Кокшага». – Йошкар-Ола: МарГТУ, 2008. – Вып. 3. – С.38-67. Бялович Ю.П. Шкала устойчивости деревьев и кустарников к затоплению // Бот. журн. – 1957. – Т.42. – № 5. – С.734-740. Евстигнеев О.И., Почтаева М.В., Желонкин С.Е. Популяционная организация и антропогенные преобразования пойменной дубравы реки Большая Кокшага // Бюлл. МОИП. Отд. биол. – 1993. – Т.98, вып.5. – С.80-87. Диагнозы и ключи возрастных состояний лесных растений. Деревья и кустарники / Моск. гос. пед. ин-т им. В.И. Ленина. – М., 1989. – 104 с. Работнов Т.А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Тр. Ботанич. ин-та АН СССР. – Сер.3. Геоботаника. – 1950. – Вып. 6. – С.7-204. Романовский А.М. Поливариантность онтогенеза *Picea abies* (Pinaceae) в Брянском полесье // Бот. журн. – 2001. – Т.86, № 8. – С. 72-85. Смирнова О.В., Возняк Р.Р., Евстигнеев О.И., Коротков В.Н. и др. Популяционная диагностика и прогнозы развития заповедных лесных массивов (на примере Каневского заповедника) // Бот. журн. – 1991. – Т.76, № 6. – С.860-871. Смирнова О.В., Торопова Н.А., Луговая Д.Л., Алейников А.А. Методология исследования популяционной организации и сукцессионной динамики лесных экосистем (биогеоценозов) // Методические подходы к экологической оценке лесного покрова в бассейне малой реки. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2010. – С. 20-40. Динамика ценопопуляций растений. – М.: Наука, 1985. – 206 с.

СРАВНИТЕЛЬНЫЙ МОРФОЛОГИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ЛИСТЬЕВ КЛЕНА ЯСЕНЕЛИСТНОГО (*ACER NEGUNDO* L.)

Бушкова А. В., Сафина И., Османова Г. О.

Марийский государственный университет, г. Йошкар-Ола,

gyosmanova@yandex.ru

Развитие промышленности и транспорта сопровождается систематическим загрязнением окружающей среды. Токсические вещества, содержащиеся в воздухе, поглощаются, в основном, листьями. Изучение закономерностей морфогенеза у растений, особенно в условиях все возрастающей антропогенной нагрузки, является одной из важных задач биологии.

Объектом исследования выбран интродуцент – клен ясенелистный (*Acer negundo* L.). Почти все виды кленов имеют важную особенность – их листья выделяют в воздух большое количество фитонцидов, убивающих болезнетворные микроорганизмы, и способствуют оздоровлению окружающей среды (Букштынов, 1982). Использование *A. negundo* в озеленении связано, в основном, с его хорошей акклиматизацией: быстрым ростом, высокой устойчивостью к разнообразным неблагоприятным условиям. *A. negundo* дымо- и газоустойчивое растение, что очень ценно в условиях городов.

Исследования проводили в апреле-мае 2011 года в г. Щербинки (Мос-

ковская области г. Йошкар-Оле (Республика Марий Эл). Для наблюдений было выбрано по 5 женских и мужских одноствольных деревьев среднего возраста генеративного состояния. Наблюдали за морфогенезом листьев. За первый день распускания листьев взяли фазу массового цветения мужских особей *A. negundo*, т.к. они совпадают по срокам. Образцы листьев брали на 5-й, 10-й и 15-й дни наблюдения по 5 с каждого дерева. Для каждого листа проанализировали 3 признака: форму листочков сложного листа, край листочков и площадь листовой пластинки. Площадь листовой пластинки определяли с помощью специальной компьютерной программы AREAS. Материал обработан статистически с помощью двухфакторного дисперсионного анализа с использованием программы «Statistika 6.0» (модель 1): 1 фактор – местонахождение, 2 фактор – день наблюдений.

Результаты проведенных наблюдений за мужскими и женскими особями *A. negundo* в разных городских посадках демонстрируют асинхронность распускания листьев в 8-9 дней (в г. Щербинки раньше по сравнению с г. Йошкар-Олой) и подтверждают наличие фенологической поливариантности у данного вида.

Поливариантность развития можно рассматривать как одно из проявлений модификационной изменчивости (Жукова, 1995). Из литературных источников (Пчелин, 2007) известно, что листья у *A. negundo* сложные, непарноперистые, супротивные с 3-7(9) листочками, по краю зубчатые, центральный из них более крупный и нередко с 1-2 короткими лопастями. Сравнительный морфологический анализ листьев *A. negundo* позволил нам выявить морфологическую поливариантность листочков сложного листа. Форма листочков сложного листа женских и мужских особей *A. negundo*, произрастающих в г. Щербинки и в г. Йошкар-Оле варьирует от ланцетовидной, эллиптической, узкояйцевидной, яйцевидной, до обратнояйцевидной (Рисунок).

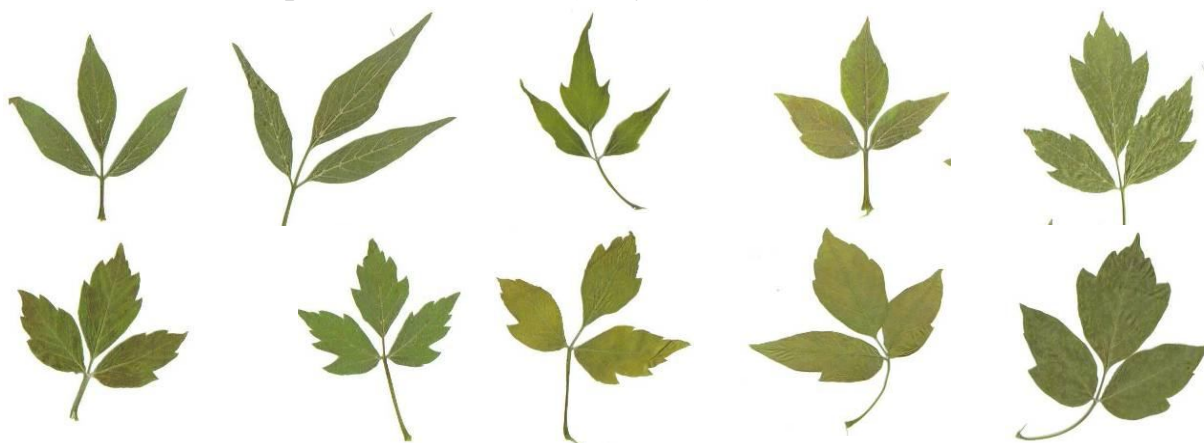


Рисунок. Морфологическая поливариантность формы и края листочков сложного листа особей *A. negundo* на 5-й день наблюдений

Результаты исследования показали, что край листочков сложного листа *A. negundo* может быть как цельнокрайним, так и зубчатым (Рисунок). Край листочков сложного листа на 5-й день наблюдений, собранных с женских и мужских деревьев *A. negundo*, произрастающих в г. Щербинки только у 4-х листьев (12 листочков) из 15 анализируемых (45 листочков) был цельнокрайним. На 10-й и 15-й дни наблюдений такая форма листочков была отмечена уже у 3-х листьев. За весь период наблюдений у 14 листьев (42 листочка) все три листочка сложного листа имеют зубчатый край. Также были отмечены случаи, когда листочки сложного листа могли иметь как зубчатый, так и цельный края. Такие варианты листьев у женских и мужских особей *A. negundo* были зарегистрированы нами в как г. Щербинки, так и у деревьев *A. negundo*, произрастающих в г. Йошкар-Оле. У 21 листа (63 листочка), собранных с женских и мужских деревьев *A. negundo*, произрастающих в г. Йошкар-Оле, на 5-й, 10-й и 15-й дни наблюдений край листочков был зубчатым и лишь у 2-х листьев – цельным. В остальных случаях край листочков сложного листа *A. negundo* мог быть как цельным, так и зубчатым.

Результаты проведенного двухфакторного дисперсионного анализа по признаку площадь листьев *A. negundo*, собранных с женских деревьев в г.Щербинки и г. Йошкар-Оле на 5-й, 10-й и 15-й дни показали, что оказывается значимым эффект фактора – день наблюдений ($P=0,00001$), но не значим эффект фактора – местонахождение ($P=0,55473$) и взаимодействие этих факторов ($P=0,96924$). Аналогичные результаты получены при анализе площади листьев *A. negundo*, собранных в эти же сроки с мужских деревьев.

Известно, что рост листа контролируется генетически. Хотя окончательная форма листа во многом определяется внутренними факторами, сильное влияние оказывают окружающие условия.

Литература

Букиштынов А.Д. Клен / А.Д. Букиштынов. – М.: Лесная промышленность, 1982. – 84 с. Жукова Л.А. Популяционная жизнь луговых растений / Л.А. Жукова. – Йошкар-Ола: РИИК «Ланар», 1995. – 224 с. Пчелин В.И. Дендрология: учебник / В.И. Пчелин. – Йошкар-Ола: МарГТУ, 2007. – С. 403-404.

ЭКОМОНИТОРИНГ ПОПУЛЯЦИЙ ОРХИДНЫХ В ЕСТЕСТВЕННЫХ И АНТРОПОГЕННО НАРУШЕННЫХ ФИТОЦЕНОЗАХ СИБИРИ

Быченко Т. М.

Усть-Илимский филиал «Сибирский Федеральный университет»,
Усть-Илимск, Россия, Tanya_ishi@rambler.ru

Представители семейства *Orchidaceae* Juss. в силу своих эколого-биологических и ценотических особенностей являются наиболее уязвимыми

растениями мировой флоры, они быстро выпадают из состава ценозов. Уже 34 вида орхидных (75,6% от общего числа) Восточной Сибири, 24 вида (55,8%) Байкальской Сибири, 16 видов (50%) Южного Прибайкалья находятся под угрозой исчезновения и включены в региональные Красные книги (2000, 2002, 2010) и 11 видов в Красную книгу Российской Федерации (2008). К настоящему времени накоплен значительный материал по онтогенезу, структуре и динамике популяций орхидных в разных частях ареала. Однако, для понимания механизма устойчивости популяций редких видов, необходимо тщательное исследование их жизни в различных типах растительных сообществ как естественных, так и антропогенно нарушенных и на разных стадиях их сукцессий.

Цель работы: выявить особенности популяционной биологии и динамики популяций некоторых видов сем. *Orchidaceae* в фитоценозах с разной степенью нарушенности.

Исследования проводили в течение полевых вегетационных сезонов 1988-2011 гг. на территории Восточной Сибири: в Ангара-Саянском (Иркутская область), Южно-Байкальском (Республика Бурятия) и Вилуйско-Верхнеленском (Республика Саха) ботанико-флористических районах Сибири (Быченко, 2009), а также на особо охраняемых природных территориях (ООПТ) Тункинского (ТНП) и Прибайкальского национальных парков (ПНП). Особенности структуры и динамики ЦП приведены для модельных некоторых редких видов орхидных: *Cypripedium guttatum* Sw., *C. calceolus* L., *C. macranthon* Sw., *C. x ventricosum* Sw., *Epipactis helleborine* (L.) Crantz., *Neottianthe cucullata* (L.) Schlechter, *Calypso bulbosa* (L.) Oakes, произрастающих в разных типах фитоценозов Прибайкалья и юго-западной Якутии. В работе использовали общепринятые популяционно-онтогенетические методы (Быченко, 2008). В каждой ценопопуляции (ЦП) на учетных площадках (20–50 м²) все особи картировали с учетом их онтогенетических состояний. В качестве счетной единицы у короткокорневищных (*C. calceolus*, *C. macranthon*, *C. x ventricosum*, *Epipactis helleborine*), длиннокорневищных (*C. guttatum*) и короткокорневищно-клубнелуковичных (*C. bulbosa*) видов на ранних этапах онтогенеза использовали особь, затем парциальный побег, у короткостолбноклубнеобразующего (*Orchis militaris* L., *Neottianthe cucullata* (L.) Schlechter) и клубнеобразующих видов (*Platanthera bifolia* (L.) Rich., *Gymnadenia conopsea* (L.) R. Br. и др.) – особь. Онтогенетические состояния особей выделяли по общепринятым методикам. По признакам-маркерам выделено 3 периода и 5 онтогенетических состояний у *N. cucullata* и *C. bulbosa*:

латентный (*sm* –семена), прегенеративный (*pl* – проростки (протокормы), *j* – ювенильные, *im* - имматурные, *v* – виргинильные, генеративный (*g* - генеративные). У видов рода *Cypripedium* и *Epipactis* выделено 6 онтогенетических состояний: *vm* – молодые вегетативные, *vv* – взрослые вегетативные (Быченко, 2003, 2007). Для описания каждого состояния исследовалось от 10-20 и более особей. Ранние этапы онтогенеза изучались на единичных экземплярах. Группа субсенильных (*ss*) и сенильных (*s*) особей не выделялась, т.к. постгенеративный период в онтогенезе орхидных отсутствует или слабо выражен. Для оценки состояния и динамики ценопопуляций рассчитывали следующие демографические показатели: численность ЦП (*N*), общая средняя (*X_{ср.}*) и максимальная (*X_{max}*) плотность на 1м², плотность прегенеративной (*X_n*) и генеративной фракции (*X_г*), индекс восстановления (*I_г*) (Жукова, 1995); коэффициент возрастности (Δ) (Уранов, 1975); индекс эффективности (ω) и тип ЦП по классификации «дельта-омега» (Животовский, 2001). Для некоторых ЦП определена скорость развития (*V Δ*) и специфическая скорость старения (*r Δ*) (Жукова, 1995). Анализ результатов экомониторинга ЦП некоторых видов орхидных в естественных и антропогенно нарушенных фитоценозах приведен в Табл.1 и 2.

Реакция орхидных на действие тех или иных антропогенных факторов не однозначна. В естественных экосистемах нами неоднократно наблюдалось совместное произрастание значительного числа видов орхидных в особенно благоприятных для них эколого-фитоценологических условиях (Табл.1): 11 видов отмечено в редкостойном злаково-разнотравном березняке в пойме р. Иркут (о-в Березовый, Иркутская обл., местообитание №1), 15 видов – в смешанном сосново-лиственнично-березово-разнотравном лесу в предгорье Тункинских гольцов (окр. пос. Хойто-Гол, Республика Бурятия, №2), 15 видов – в сосняках рододендрово-зеленомошных и сосново-лиственнично-березовых лесах в долине р. Кынгарга (окр. п. Аршан, Республика Бурятия, №3), 6 видов – в молодом разнотравно-можжевелевом сосняке на карбонатных почвах (гора Белоглинка, Ленский р-н, Республика Саха, №4) и 11 видов – на техногенно нарушенных субстратах, вблизи отстойников шлам-лигнина Байкальского целлюлозно-бумажного комбината (БЦБК) (окр. г. Байкальска, Иркутская обл., №5) (Табл.1).

В естественных местообитаниях в сосняках разнотравно-можжевелево-моховых (Ленский р-он, Якутия) в популяциях орхидных отмечается высокий процент как молодых, так и генеративных групп (у *C.*

calceolus - 10-11 % ювенильных и 11-17 % имматурных и 30-43% генеративных побегов; у *O. militaris* – 8-26% ювенильных, 11-12% имматурных и 25-36% генеративных, у *C. bulbosa* – по 12% ювенильных и имматурных, 49% генеративных побегов), значительна средняя и максимальная плотность побегов на 1 м² (у *C. calceolus* – 3,2 и 16, у *C. macranthon* – 10,2 и 36, у *C. guttatum* – 9,7 и 24, у *O. militaris* – 7,9 и 19, у *G. conopsea* - 1,2 и 13, у *C. bulbosa* – 6,4-24, а максимальная плотность в куртинах достигает 49-82 побега). Процент плодообразования высокий (у *O. militaris* – 39-46%, у *C. bulbosa* – 50,4-87,1%).

Таблица 1.

Виды орхидных, произрастающие в естественных и антропогенно нарушенных фитоценозах Восточной Сибири

Виды орхидных	Местообитания					КК ИР	КК РБ	КК РС	К К Р Ф
	1	2	3	4	5				
1. <i>Calypso bulbosa</i> (L.) Oakes			+			3	2	3	3
2. <i>Coeloglossum viride</i> (L.) C. Hart.		+	+						
3. <i>Corallorhiza trifida</i> Chatel		+	+		+				
4. <i>Cypripedium calceolus</i> L.	+	+	+	+	+	2	2	2	3
5. <i>C. guttatum</i> Sw.	+	+	+	+	+		2	2	
6. <i>C. macranthon</i> Sw.	+	+	+	+	+	2	2	2	3
7. <i>C. ventricosum</i> Sw.	+	+		+		2			3
8. <i>Dactylorhiza fuchsii</i> (Druce) Soo	+				+			3	
9. <i>Epipactis helleborine</i> (L.) Crantz			+		+	3	3	3	
10. <i>Epipogium aphyllum</i> Sw.		+	+			2	2	3	2
11. <i>Goodyera repens</i> R. Br.		+	+						
12. <i>Gymnadenia conopsea</i> (L.) R. Br.	+	+	+	+	+				
13. <i>Herminium monorchis</i> (L.) R.Br.	+	+	+					3	
14. <i>Listera ovata</i> (L.) R. Br.					+	1	3		
14. <i>Lysichiton oligantha</i> (Turcz.) Nevski		+				2		3	
15. <i>Malaxis monophyllos</i> (L.) Sw.	+	+	+		+			3	
16. <i>Neottianthe cucullata</i> (L.)		+	+			3	2		3
17. <i>Orchis militaris</i> L.	+	+	+	+	+	3	3	3	3
18. <i>Platanthera bifolia</i> (L.) Rich.	+	+	+		+	2	2		
19. <i>Tulotia fuscescens</i> (L.) Czer.	+					1			
Всего:	11/6 *	15/8	15/9	6/5	11/7				

Примечание: 1–5 – местообитания видов (даны в тексте); цифрами обозначены категории редкости в Красных книгах Иркутской области (2010) – ККИР, Республики Бурятия (2002) – ККРБ, Республики Саха (2000) – ККРС и Российской Федерации (2008) – ККРФ; * - число видов, включенных в Красные книги.

Таблица 2.

Онтогенетическая структура и динамика ценопопуляций некоторых видов орхидных в
естественных и антропогенно нарушенных фитоценозах

Год	Соотноше ние онтогенет ических групп в%	$X_{cp}/$ X_{max}	X_n	X_z	I_v	Δ	ω	$V\Delta$	$r\Delta$	Тип ЦП
:im:vm:vv:g <i>Cypripedium calceolus</i> L.(о-в Березовый, Иркутская область)										
1989-1	7:9:11:18:55	6,2/37	2,8	3,4	0,8	0,31	0,70	0,01	0,03	зреющая
2004-1	0:0:3:8:89	6,6/26	0,7	5,9	0,1	0,46	0,94			зрелая
2005-1	1:3:0:7:89	9,0/21	1,0	8,0	0,1	0,45	0,92			зрелая
2006-1	3,5:5:1,5:1,5:75	13,0/40	3,3	9,7	0,3	0,40	0,83			зрелая
2010-1	0:0:3,5:3,5:93	7,4/21	0,8	10,6	0,07	0,688	0,761			стареющ ая
2011-1	0:6:5:15:74	15,3/25	5,3	15,0	0,3	0,566	0,675			стареющ ая
2005-2	0:0:0:9:91	6,4/21	0,6	5,8	0,1	0,46	0,95			зрелая
2006-2*	0:0:0:7:93	8,8/22	0,6	8,2	0,07	0,47	0,96			зрелая
<i>Cypripedium calceolus</i> L.(Тункинский национальный парк, Хойто-Гол)										
1990-1	1:5:18:37:39	5,3/17	3,3	2,1	1,6	0,26	0,63	0,01	0,002	зреющая
2004-1**	1:7:15:28:49	11,8/26	6,0	5,8	1,0	0,30	0,69			зреющая
2005-1**	0:0:10:9:81	8,8/21	1,7	1,7	0,2	0,43	0,89			зрелая
2006-2*	0:0:0:27:73	1,9/9	0,5	1,4	0,4	0,44	0,85			зрелая
<i>Cypripedium calceolus</i> L.(Прибайкальский национальный парк, Олхинское плато)										
2005*	0:0:9:18:73	1,2/6,0	0,3	0,9	0,4	0,39	0,84	0,01	0,002	зрелая
2011*	0:3:8:12:77	7,3/12	1,7	5,7	0,3	0,411	0,861			зрелая
<i>Cypripedium calceolus</i> L.(г. Белоглинка, Ленский р-он, юго-западная Якутия)										
2010	10:17:19:24:30	3,2/16	2,2	0,9	2,4	0,210	0,517			молодая
<i>Cypripedium macranthos</i> Sw. .(о-в Березовый, Иркуткая область)										
1988-1	8:7:12:18:55	5,8	2,6	3,2	0,8	0,32	0,70	0,004	0,01	зреющая
1989-1	4:4:15:28:49	7,8	4,0	3,8	1,0	0,3	0,68			зреющая
1990-1	2:8:8:34:48	7,5	3,9	3,6	1,1	0,3	0,67			зреющая
2004-1	1:4:8:29:58	9,4	3,9	5,5	0,7	0,34	0,75			зреющая
2010-1	0:6:8:25:61	8,4/20	3,3	5,1	0,64	0,347	0,760			Зрелая
2011-1	3:5:9:17:66	6,6/25	2,2	4,3	0,5	0,365	0,782			Зрелая
2006-2	0:2:17:19:62	6,6	2,5	4,1	0,6	0,35	0,78			Зрелая
2005-3	2:6:8:16:68	9,7	3,1	6,6	0,5	0,37	0,80			Зрелая
2006-3*	0:1:4:17:78	8,8	1,9	6,9	0,3	0,42	0,87			Зрелая
2004-4	0:1:19:26:54	14,1	6,5	7,6	0,9	0,32	0,73			зреющая
2005-4	1:2:7:18:72	11,3	3,1	8,2	0,4	0,39	0,84			Зрелая
2006-4	0:0:4:3:6:13:83	15,5	2,7	12,8	0,2	0,44	0,90			Зрелая
<i>Cypripedium macranthos</i> Sw.(г. Белоглинка, Ленский р-он, юго-западная Якутия)										
2010	1:6:28:24:41	10,2/36	6,0	4,1	1,5	0,269	0,638			зреющая
<i>Cypripedium ventricosum</i> Sw. (о-в Березовый, Иркуткая область)										
1989-1	1:4:15:20:60	7,4/28	3,0	4,4	0,7	0,41	0,75	0,03	0,01	Зрелая
2004-1	4:8:13:15:60	12,6/40	4,9	7,7	0,6	0,34	0,74			зреющая
2010-1	0:0:4:13:73	6,5/15	1,75	4,75	0,3	0,559	0,663			стареющ ая

2011-1	0:0:0:3:59	12,4/25	0,6	11,8	0,05	0,701	0,768			стареющ ая
2005-2	1:8:7:11:73	16,1/33	4,3	11,9	0,4	0,39	0,82			Зрелая
2006-2*	1:1:8:14:76	9,0/34	2,2	6,8	0,3	0,41	0,85			Зрелая
2005-3	0:0:1:11:88	8,5/31	1,1	7,4	0,1	0,45	0,93			Зрелая
2006-3*	0:1:4:12:83	12,6	2,2	10,4	0,2	0,43	0,90			Зрелая
Epipactis helleborine (L.) Crantz. (Тункинский национальный парк, п. Аршан)										
2005-1	0:2:11:10:77	3,7/23	0,9	2,8	0,3	0,41	0,86			Зрелая
j:im:v:g Calypso bulbosa (L.) Oakes (Тункинский национальный парк, Аршан)										
1992	6:14:31:49	8,4/59	4,3	3,8	1,1	0,29	0,65			зреющая
Calypso bulbosa (L.) Oakes (п.Пивовариха, Иркутская область)										
1992	9:18:35:38	11,8/49	7,3	4,1	1,6	0,24	0,57	0,002	0,01	молодая
2004	3:27:32:38	4,3/14	2,6	1,6	1,6	0,24	0,57			молодая
2006***	3:12:43:42	2,1/13	1,2	0,9	1,4	0,27	0,62			зреющая
Neottianthe cucullata (L.) Schlechter (Тункинский национальный парк, п. Хойто-Гол)										
1990-1	7:10:50:33	12,7/32	8,5	4,2	2,04	0,23	0,56			молодая
2005-2	18:25:32:25	29,2/62	21,9	7,3	3,02	0,18	0,44			молодая
Neottianthe cucullata (L.) Schlechter (Тункинский национальный парк, п. Аршан)										
2004-3	14:16:33:37	5,9/21	3,8	2,1	1,8	0,23	0,54			молодая
2004-4	13:19:28:40	11,7 /39	7,0	4,7	1,5	0,25	0,56			молодая
Neottianthe cucullata (L.) Schlechter (Прибайкальский национальный парк, п. Большие Коты)										
2004-5	22:20:27:31	9,5/36	6,6	2,9	2,3	0,20	0,473			молодая
2004-6	11:7:22:60	6,3/27	2,5	3,8	0,7	0,33	0,716			зреющая
Neottianthe cucullata (L.) Schlechter (Прибайкальский национальный парк, о-в Ольхон)										
1988-7	22:24:38:16	7,4/33	6,2	1,2	5,2	0,14	0,382			молодая
Orchis militaris L. . (Ленский р-он, юго-западная Якутия)										
2010-1	8:12:44:36	7,6/19	4,8	2,75	1,8	0,240	0,575			молодая
2010-2	26:11:38:25	5,3/17	4,0	1,3	3,1	0,178	0,443			молодая

Примечание: *Хср.*, *Хп*, *Хг*, *Ив*, *Δ*, *ω*, *VA*, *rΔ* – те же, что в тексте; * – лес после пожара, ** – вырубка леса; *** – рекреация, местообитания *Cypripedium calceolus*, *C. macranthon*, *C. Ventricosum*: 1 – березняк разнотравный, где ежегодно косят; 2 – сосново-березовый разнотравный лес; 3 – опушка сосново-березового разреженного, разнотравного леса; 4 – лесная сенокосная поляна. Местообитания *Neottianthe cucullata*: ЦП-1 – смешанный лес (пос. Хойто-Гол) – нет вырубки, слабая рекреация; ЦП-2 – ельник зеленомошный (пос. Хойто-Гол) – редкий выгул диких лошадей; ЦП-3 – сосняк рододендрово-зеленомошный (Аршан, пр. бер. Кынгарги) – рекреация, бытовые отходы; ЦП-4 – сосняк рододендрово-зеленомошный паркового типа (Аршан, лев. бер. Кынгарги) – выпас скота, рекреация, бытовые отходы; ЦП-5 – сосняк грушанково-майниково-зеленомошный (Большие Коты) – рекреация; ЦП-6 – сосняк рододендрово-осоковый (Б. Коты, падь М. Сенная) – сильная степень рекреации; ЦП-7 – сосняк разнотравный (о. Ольхон) – рекреация, пожары. Местообитания *Orchis militaris*: 1- молодой редкостойно-разнотравно-можжевельниковый сосняк; 2- молодой сосняк редкостойно-можжевельново-моховой.

В нарушенных местообитаниях (на вырубках, пожарищах, в рекреационных зонах, на сенокосных полянах) эти показатели значительно снижены (Табл. 2). Например, в ЦП *C. calceolus* и *C. ventricosum*, *C. macranthon* на сенокосных полянах и лесной опушке сосново-березового леса (о-в Березовый) уменьшился индекс восстановления (*Ив*) с 0,8 до 0,07,

увеличился коэффициент возрастности (Δ) с 0,31 до 0,68 и индекс эффективности (ω) с 0,7 до 0,96. Скорость развития ЦП ($V\Delta$) и специфическая скорость ($r\Delta$) – положительные, что свидетельствует о процессах старения; уменьшилась численность и плотность прегенеративной группы (Xn) с 2,8 до 0,6, снизилось семенное возобновление. Таким образом, наблюдается старение и постепенное исчезновение ЦП как корневищных (*Cypripedium calceolus*, *C. guttatum*, *C. macranthon*, *C. ventricosum*), так и клубнеобразующих (*D. fuchsii* и *G. conopsea*) и столонообразующих (*Tulotis fuscescens*) видов орхидных с территории Березового острова. На вырубках березово-сосновых лесов в ЦП *Cypripedium calceolus* (п. Хойто-Гол, ТНП) также происходит уменьшение индекса восстановления (I_v) с 1,6 до 0,2, увеличение коэффициента возрастности (Δ) с 0,26 до 0,43 и индекса эффективности (ω) с 0,63 до 0,89. Скорость развития ЦП ($V\Delta$) и специфическая скорость ($r\Delta$) – положительные.

Рекреационная нагрузка у орхидных разных жизненных форм, как у короткорневищных видов *C. calceolus*, *C. ventricosum* (о-в Березовый, Иркутская обл.) и *E. helleborine* (курорт Аршан, ТНП), так и клубнеобразующего вида *N. cucullata* (Аршан, ТНП; п. Большие Коты, ПНП) и клубнелуковичного *C. bulbosa* (п. Аршан, ТНП; пригород г. Иркутска - п. Пивовариха) приводит к снижению общей средней плотности, плотности прегенеративных и генеративных групп, индекса восстановления, возрастанию коэффициента возрастности (Δ) и индекса эффективности (ω) по сравнению с нетронутыми лесными сообществами (п. Хойто-Гол, ТНП и о-в Ольхон, ПНП, г. Белоглинка Ленского района, Якутия). В результате действия верховых пожаров в ЦП *C. calceolus*, *C. ventricosum* (о-в Березовый, Иркутская обл.); в ЦП *C. calceolus* (Хойто-Гол, ТНП, Олхинское плато, ПНП) исчезли молодые прегенеративные группы особей, сохранились взрослые вегетативные и генеративные, уменьшился индекс восстановления, увеличился коэффициент возрастности (табл.2). Беглые низовые пожары чаще приводят к разрастанию ЦП *C. guttatum* и увеличению плотности побегов на 1 м².

В экстремальных условиях (отстойники шлам-лигнина БЦБК, №5) некоторые виды орхидных (*C. trifida*, *D. fuchsii*, *L. ovata*, *M. monophyllos*, *P. bifolia* др.) могут создавать многочисленные популяции на техногенно нарушенных субстратах, наблюдается ускоренный темп развития особей разных онтогенетических состояний, реализуется потенциальная возможность растений к вегетативному размножению: например, у *D. fuchsii* вместо обычных 2-х клубней, формируется 3-4, у *M. monophyllos* –

вместо 2-х псевдобульб отмечено 3, наблюдается высокий процент двулистности (62,5%), по сравнению с обычными условиями (13-20%). ЦП орхидных имеют высокую среднюю и максимальную плотность особей на 1 м² (у *D. fuchsii* соответственно 59,9 и 150; у *M. monophyllos* – 39,1 и 63, у *C. trifida* – 4,9 и 25, у *L. ovata* – 2,5- 8,3 и 21; у *E. helleborine* – 1,9 и 11), обильно цветут и плодоносят по сравнению с другими местообитаниями. Некоторые редкие виды (*C. bulbosa*, *E. helleborine*, *P. bifolia* и др.) наблюдались нами вблизи лесных троп и дорог, на железнодорожной насыпи (*O. militaris*), где нет крупнотравья и дерновинообразующих осок и злаков, что свидетельствует о слабой конкурентной способности представителей семейства *Orchidaceae*. Многолетние наблюдения за ЦП в разных типах фитоценозов показали, что основными лимитирующими факторами для ЦП орхидных являются увлажнение, солевой режим и плотность почвы, изменение освещенности в результате массового сведения коренных лесообразующих пород.

Таким образом, популяционно-онтогенетический подход, разработанный А.А. Урановым и его учениками, позволяет выявить структуру и динамику ЦП, прогнозировать их развитие в будущем, принимать научно обоснованные меры охраны редких видов растений.

Литература

Быченко Т.М. Онтогенетическое состояние двух редких видов *Cypripedium macranthos* и *Calypso bulbosa* (*Orchidaceae*) в Прибайкалье // Бот. журн. 2003. Т.88. № 6. С. 48-58. Быченко Т.М. Онтогенез башмачка капельного (*Cypripedium guttatum* Sw.) // Онтогенетический атлас растений. - Йошкар-Ола, 2007. Т. 5. С. 211–219. Быченко Т.М. Экологический мониторинг орхидных на техногенно нарушенных территориях Южного Прибайкалья // Вестн. Твер. гос.ун-та. 2007. Вып.3. №7. С.55-62. Быченко Т.М. Методы популяционного мониторинга редких и исчезающих видов растений Прибайкалья. - Иркутск, 2008. 168 с. Быченко Т.М. Ботанико-географический анализ орхидных (*Orchidaceae*) Байкальской Сибири // Бот. журн. 2009. Т. 94. № 4. С. 67–77. Животовский Л.А. Онтогенетическое состояние, эффективная плотность и классификация ценопопуляций // Экология, 2001. № 1. С.3-7. Жукова Л.А. Популяционная жизнь луговых растений. Йошкар-Ола: РИИК «Ланар», 1995. 24 с. Красная книга Иркутской области. Иркутск: ООО Изд-во «Время странствий», 2010. 480 с. Красная книга Республики Бурятия: Редкие и исчезающие виды растений и грибов. Новосибирск: Наука, 2002. 340 с. Красная книга Республики Саха (Якутия). Т.1: Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды растений и грибов. Якутск: НИПК «Сахаполиграфиздат», 2000. 256 с. Красная книга Российской Федерации (растения и грибы). М.: Товарищество научных изданий КМК, 2008. – С.367-368. Красная книга Читинской области и Агинского Бурятского автономного округа (растения) / Ред. А.П.Островский и др. Чита, 2002. 280 с. Уранов А.А. Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов // Биол. науки. 1975. № 2. 7-34.

ОСОБЕННОСТИ ВОДНОГО РЕЖИМА *RHODODENDRON CAUCASICUM* L. В СЕВЕРНОЙ АРМЕНИИ

Варданян З. С., Асатрян Н. Г., Мхитарян А. К.

Ванадзорский государственный педагогический институт им. Ов.

Туманяна, Армения, nazeli41@rambler.ru

Лорийский марз в Северной Армении является территорией природных контрастов, имеет богатое биоразнообразие. По этой причине Лори для Республики Армения имеет важное рекреационное значение.

Сегодня в Лорийском марзе как никогда остро стоит вопрос изолирования особо охраняемых и биосферных территорий, природных памятников, так как после энергетического кризиса 90-ых годов на этой территории опасность утери биоразнообразия обострилась.

Особо охраняемые территории предусмотрены для сохранения подземных вод, недр, экосистем почвы, растительного и животного мира, а также для научных исследований, мониторинга состояния окружающей среды, экологического образования и реализации рекреации. Исследование физиологических процессов делает возможным не только выяснение механизмов регулирования роста, но и разработку критериев для проведения экологического мониторинга окружающей среды.

Для изучения особенностей водного баланса *Rhododendron caucasicum* L. нами были обособлены опытные площадки размером 1000м² (Ярошенко, 1961). Для сравнения были отобраны особи в разных фазах развития (цветения и бутонизации) из различных местообитаний – в верхнем поясе леса, на вогнутых склонах, на вырубленных территориях. Опыты проведены в 3-4 повторах.

Интенсивность транспирации определили с помощью торсионных весов способом быстрого взвешивания по Иванову (Пильщикова, 1972). Сущность метода состоит в том, что замеры сделаны в течение 3-5 минут, при котором степень водонасыщения срезанного листа соответствует данным при нахождении на листьях. После удаления от растений лист быстро взвешивали на торсионных весах, а потом оставляли, чтобы вода испарилась. Через 3 минуты взвешивание повторяли и с помощью разницы начального и конечного веса определяли интенсивность транспирации по формуле:

$$T = (B_1 - B_2) \cdot 60 \cdot 1000 / t \cdot B_1,$$

где B_1 - начальный вес листьев (мг), B_2 - вес листьев через 3м. (мг), 60 - для показания на 1 час, 1000 - показания на грамм, t – время между первым и последним взвешиваниями.

Наши исследования показали, что интенсивность транспирации зависит от места обитания. Как правило, интенсивность транспирации увеличивается у тех растений, которые растут на вырубленных территориях. Это свидетельствует о том, что растения приобретают ксерофильные свойства, которые проявляются не только испарением воды, а уменьшением количества листьев, увеличением числа устьиц (Генкель, 1982) и интенсивным ростом корневой системы. Эта закономерность подкрепляется данными водной недостаточности (Казарян, Давтян, Чилингарян, 1973; Едоян, Варданян, 2008). Чем больше количество поросли, тем выше интенсивность транспирации. По причине водной недостаточности корни продвигаются в глубине почвы и высасывают воду,

которая в первую очередь влияет на увеличение интенсивности транспирации (Табл.).

Таблица

Интенсивность транспирации *Rhododendron caucasicum* L. в различных местах обитания и на разных фазах развития, г/дм² час, 2010 год

Бутонизация			Цветение		
В верхнем поясе леса	На вогнутых склонах	На вырубленных территориях	В верхнем поясе леса	На вогнутых склонах	На вырубках
1,67	1,31	1,95	2,29	2,68	2,19

Из Таблицы видно, что интенсивность транспирации закономерно увеличивается в фазе цветения. Получается, что в это время корнями усваивается большое количество воды.

В фазе бутонизации у растений интенсивность транспирации высокая на вырубленных территориях – 1,95 г/дм² час, а самая низкая – на вогнутых склонах – 1,31 г/дм² час. Регулированием интенсивности транспирации растений можно контролировать их рост, в частности такого редкого, вида как *Rhododendron caucasicum*.

Литература

Казарян В.О., Давтян В.А., Чилингарян А.А. О роли корней в активации жизнедеятельности листьев в фазе генеративного развития растений // Физиол. раст. – 1973. – Т.20, в. 4. – С. 700-707. Ярошенко П.Д. Геоботаника. – М.-Л.: Изд. АН СССР, 1961. – 474 с. Пильщикова Н.В. Водный обмен растений. ВКН. Практикум по физиологии растений. – М.: Колос, 1972. – С. 35-52. Генкель П.А. Физиология жаро- и засухоустойчивости растений. – М., 1982. – 280 с. Едоян Р.А., Варданян З.С. Особенности водного режима порослей // Материалы международной конференции «Актуальные проблемы ботаники». – Ереван, 2008. – С. 245-247.

СОСТОЯНИЕ И РОСТ ИНТРОДУЦЕНТОВ В КОСТРОМСКОМ ДЕНДРАРИИ

Василенко Н. С.

Костромской государственный университет, г. Кострома,
apteka@cvk-trade.ru

Дендропарк был заложен с 1978 по 1983 года С.Н. Багаевым – неутомимым исследователем и наставником молодых ученых совместно с работниками лесного хозяйства. Кроме основных лесообразователей, были заложены посадки древесных видов, не характерных для нашей зоны и никогда ранее здесь не произраставших. Сейчас насаждения имеют возраст около 40 лет и можно сделать первые выводы об успешности и перспективности введения в культуру многих инородных видов в Костромской области.

Нами был произведен сбор данных по зимостойкости, динамике, росту, урожайности у интродуцированных видов в дендропарке за период с 2006 по 2010 год. Исследовано 7 видов: *Quercus rubra* L. (дуб красный),

Pseudotsuga menziesii (Mirb.) Franco (дугласия Мензиса, или псевдотсуга Мензиса), *Picea pungens* Engelm. (ель колючая), *Pinus nigra* J.F. Arnold (сосна черная), *Pinus banksiana* Lamb. (сосна Банкса), *Phellodendron amurense* Rupr. (бархат амурский) и *Thuja occidentalis* L. (туя западная).

Далее приводятся характеристики поведения модельных видов древесных растений в условиях культуры Костромского дендрария.

Quercus rubra: многоствольное дерево 30 лет, высотой 5-7 м, диаметром ствола 18-24 см. Вегетирует с 7-12 мая до конца октября. Плодоносит с 20 лет, ежегодно, но не всегда обильно. Желуди созревают на второй год. Зимостойкость 2-3 балла, дает самосев.

Pseudotsuga menziesii. Форма сизая: в 30 лет – высота 5-7 м, диаметр ствола 15-17 см, вегетация с 10-20 мая, пылит с 14 лет, ежегодно с 13-24 мая; семена созревают в конце августа, много пустых, всхожесть 12-30 %, дает самосев. Отдельные деревья имеют весеннее повреждение хвои от солнечных ожогов. Балл зимостойкости 1-2. Форма зеленая: в 30 лет высота от 2 до 12 м, диаметр ствола 5-17 см, вегетация 12-23 мая, пылит с 25 лет, не ежегодно, семена созревают в начале сентября, всхожесть менее 4 %. У растений, растущих на солнце, сильное повреждение хвои в конце зимы от солнечных ожогов и сильных морозов зимой. В молодом возрасте нуждается в наших условиях произрастания в затенении, зимостойкость 2-5.

Picea pungens в 30 лет: высота 5-8 м, вегетация с 5-10 мая, пылит с 25-30 мая; семеношение не ежегодное, от особей до 25 лет всхожесть менее 10 %, далее - до 50 %. У сизых форм зимостойкость 1 балл, у зеленых - 2-3 балла и ежегодное поражение хвои от солнечных ожогов. Дает самосев.

Pinus nigra: дерево в 30 лет высотой до 12 м, диаметром ствола до 25 см, вегетация 1-6 мая, пылит ежегодно; первое семеношение с 15 лет, всхожесть 20-65%. Шишки на дереве остаются до 5 лет в закрытом состоянии. Зимостойкость 1.

Pinus banksiana: дерево в 30 лет высотой до 5 м, диаметром ствола до 20 см, вегетация 2-18 мая, пылит ежегодно; первое семеношение с 9 лет, всхожесть 60-80 %. Шишки на дереве остаются до 10 лет в закрытом состоянии. Для раскрытия необходимо обдать их высокой температурой. Зимостойкость 1. Часто ветви ломаются из-за навалов снега.

Phellodendron amurense: многоствольное деревце до 2,5 м, диаметр ствола 5-8 см, вегетация с 10-18 мая, часто поражается возвратными заморозками, медонос, плоды образует не обильно и не на всех экземплярах.

Thuja occidentalis. В дендрарии – это дерево или куст до 5 м высоты, диаметром стволиков до 13 см, пылит в начале июня, не обмерзает, но некоторые экземпляры весной немного подгорают. Зимостойкость 1. Дает обильный самосев.

Опыт интродукции ботанических садов показывает, что генетическая устойчивость вида мало меняется под влиянием новых условий среды. О ее консерватизме свидетельствует, прежде всего, неоднородность наступления в данных конкретных условиях начальных фаз развития у видов в зависимости от их географического происхождения. Поскольку каждый вид в результате длительного взаимодействия со средой выработал определенную ритмику сезонного развития соответственно с годичным циклом климата родины, в новых условиях происходит процесс перестройки растительного организма, его адаптация, т.е. ритмика развития интродуцентов диктуется как эндогенными, так и экзогенными факторами. На примере наблюдаемых видов растений показано, что температурный фактор для наступления начальных этапов развития весной имеет решающее значение. Виды южного происхождения, как правило, требуют большего количества тепла, что особенно заметно в начале вегетации. Каждому виду, расе и экотипу растений присуща своя программа наступления сезонных фаз, свой биологический календарь развития. Установлено, что виды, происходящие из районов с относительно коротким периодом (ель колючая, сосна Банкса), заканчивают формирование почек и вступают в фазу покоя обычно в первой половине сентября со среднесуточной температурой выше 10 градусов, а виды из районов с более продолжительным периодом вегетации, чем в Костроме (бархат амурский, дуб красный, дугласия Мензиса), заканчивают формирование почек в начале октября. У *Pseudotsuga menziesii* и *Quercus rubra* отмечен часто, особенно до 15 лет, второй прирост, который обычно не успевает одревеснеть и в дальнейшем имеет серьезные повреждения в зимний период. В дендрарии четко прослеживается индивидуальная изменчивость зимостойкости, особенно это заметно в годы с экстремально низкими температурами, как, например, зима в 2006-2007 гг. Из семи деревьев *Pseudotsuga menziesii* годичный прирост отмерз частично или полностью у пяти, а два совершенно не пострадали, у дуба красного из восьми деревьев у одного экземпляра балл зимостойкости 1, у четырех – 2, а три экземпляра отмерзли до корневой шейки. У бархата амурского из десяти экземпляров пять вымерзли полностью, четыре имели балл повреждения 3 и один – балл 2.

Индивидуальная внутривидовая изменчивость зимостойкости может быть результатом как генетической неоднородности семян, так и неодинаковой фенотипической изменчивости особей под влиянием новых условий произрастания. В практике интродукции нередко удается эмпирическим путем отобрать достаточно зимостойкие формы относительно теплолюбивых видов. Также известно, что растения с возрастом становятся более зимостойкими. В дендрарии нами установлено полное совпадение поведения произрастающих в нем видов с результатом исследований в других регионах. Так, дугласии Мензиса до 10-15 лет обмерзали очень сильно и сейчас представлены растениями с несколькими стволами, то же самое характерно для дуба красного и бархата амурского, хотя данные виды в природных условиях имеют прямые полнодревесные стволы. Минимальную зимостойкость древесные растения имеют в первые годы жизни. Это обусловлено большой продолжительностью роста побегов и неполным вызреванием их к началу зимы, слабым развитием у молодых растений покровных тканей. С возрастом зимостойкость деревьев повышается (разумеется, до определенных пределов), так как ритмика их сезонного развития приближается к ритму климатических условий места нового района произрастания.

При интродукции растения практически всегда попадают в непривычные условия и вынуждены приспосабливаться к ним на протяжении всего периода онтогенеза. Чем значительнее расхождения биологических свойств и экологические условия культуры, тем больше жизненных ресурсов организма расходуется на приспособление, что ускоряет наступление старости. Ослабленный организм теряет способность противостоять болезням, вредителям и другим неблагоприятным факторам внешней среды, уменьшается энергия роста, продуктивность и долговечность. В настоящее время все экземпляры дуба красного имеют поражение ствола грибами, а насаждения ели колючей интенсивно разрушаются путем усыхания (причем форма с голубой хвоей оказалась более устойчивой в наших условиях).

Интродуценты, попадая в отличающиеся от климата родины условия, реагируют снижением предельной высоты, уменьшением прироста в высоту, но увеличением ее по диаметру, более сильным развитием нижних ветвей кроны и сменой древовидной формы на кустовидную. Интродуцированным видам присуще ускоренное старение и сокращение продолжительности жизни. Долговечность их тем меньше, чем больше различие между климатом естественного ареала и места интродукции.

Развитие растений и их сохранность в дендрарии полностью подтверждает эти выводы. Тем не менее, следует отметить, что коллекция дендрария имеет большую ценность благодаря богатому видовому составу, доступности изучения и как память благородного труда людей его создавших. Она служит базой для научных исследований в самых разнообразных областях ботаники и различных прикладных работ.

ОСОБЕННОСТИ РЕПРОДУКТИВНОЙ БИОЛОГИИ *DACTYLIS GLOMERATA* L. В УСЛОВИЯХ УДМУРТСКОЙ РЕСПУБЛИКИ

Веселкова Н. Р., Вознякова Е. М.

ФГБОУВПО «Удмуртский государственный университет»,
vnr68@mail.ru

Среди многолетних кормовых злаков особого внимания заслуживает ежа сборная (*Dactylis glomerata* L.), отличающаяся высокой урожайностью, хорошей отавностью, долголетием, устойчивостью к стравливанию и многократному выкашиванию. Благодаря высоким кормовым качествам довольно давно введена в культуру. В настоящее время культивируется не только на территории естественного ареала (субтропические и умеренно теплые районы Евразии и Северной Африки), но и далеко за его пределами, в частности, в Америке, Австралии и Новой Зеландии (Григорьев, 1962). Изучение *Dactylis glomerata* насчитывает уже более чем двухсотлетнюю историю (Францкевич, 1987). Однако многие биологические и экологические особенности указанного вида изучены недостаточно, в том числе вопросы, касающиеся репродуктивной биологии ежи сборной. Указанный вид обладает пониженным потенциалом к вегетативному размножению, в связи с чем образование генет является его главной жизненной стратегией. Прорастающие семена и всходы являются одним из критических состояний в онтогенезе растений, а масса семян, ход их прорастания и выживаемость – одними из индикаторных показателей численности особей в ценопопуляциях (ЦП).

Исследования проводились в вегетационный период 2009-2010 гг. на территории Вавожского района, расположенного в юго-западной части Удмуртской Республики (УР). Были выбраны три ЦП ежи сборной, расположенные в разных растительных сообществах, отличающихся экологическими условиями, характером и степенью антропогенной нагрузки. В каждой ЦП посемейно были отобраны зерновки в фазу их

полной спелости и очищены от цветковых чешуй. После определения веса 1000 зерновок (г) в лабораторных условиях был заложен опыт по проращиванию семян на экологически контрастных фонах методом рулонной культуры (в трехкратной повторности). В одном варианте семена проращивали в 0,001 % растворе гибберелина, оказывающем стимулирующее воздействие. В другом варианте в качестве ингибитора был использован 0,5 %-ный раствор нитрата аммония. В контрольном варианте семена проращивали в водопроводной воде (Глотов, 1983).

Для выявления влияния условий местообитания на репродуктивные особенности ежи сборной на основе общепринятых методов (Раменский, 1971; Программа..., 1974) были проведены геоботанические исследования, результаты которых обработаны с использованием экологических шкал Д.Н. Цыганова (1983) с помощью компьютерной программы ECOSCALE (Ханина, 2006; Грохлина, 2008). С целью популяционно-онтогенетической характеристики ежи сборной закладывали учетные площадки размером 1 м² в пятикратной повторности. При выделении онтогенетических состояний использованы методические разработки Т.А. Работнова (1950), И.Г. Серебрякова (1952), А.А. Уранова (1960), В.Н. Егоровой (1976), Л.А. Жуковой с соавторами (2007). С целью морфометрических исследований в каждой ЦП ежи сборной методом случайной выборки отобрано по 3 среднеразвитых генеративных побега с 20 парциальных кустов. У каждого из 60 побегов проанализировано 12 количественных параметров (Веселкова, 2010). Результаты исследований обработаны с использованием стандартных методов статистики (Плохинский, 1970; Лакин, 1990) с использованием пакета программ Statistica 5.0 for Windows и MS Excel.

Первая ЦП ежи сборной расположена на опушке елово-березового леса. В указанном сообществе, наряду с *Dactylis glomerata*, доминируют луговик дернистый (*Deschampsia cespitosa* (L.). P. Beauv.), зверобой пятнистый (*Hypericum maculatum* Crantz), лапчатка гусиная (*Potentilla anserina* L.). Вторая ЦП находится на сенокосном суходольном лугу, на котором обильно представлены ежа сборная и бедренец камнеломка (*Pimpinella saxifraga* L.). Третья ЦП, расположенная на заброшенном огородном участке, представляет собой монодоминантное сообщество из ежи сборной. Экологические условия рассмотренных местообитаний представлены в Табл. 1.

Анализ структуры и организации ЦП ежи сборной показал, что по классификации Т.А. Работнова (1950) они относятся к нормальному типу, по классификации Л.А. Животовского (2001) - к зрелому. Возрастные

спектры всех ЦП - одновершинные, максимум приходится на генеративные стадии развития (g1-g3), что свидетельствует об их устойчивом состоянии. В большинстве случаев ЦП – неполночленные, ввиду отсутствия проростков, растений ювенильных, имматурных и сенильных стадий развития.

Таблица 1

Оценка экологических условий местообитаний ежи сборной по шкалам
Д.Н. Цыганова (УР, 2009-10 г.)

№ ЦП	Hd	Tr	Nt	Rc	Lc	fH
1	12,04	8,65	6,41	6,47	3,24	5,33
2	11,6	7,92	6,12	6,72	2,72	6,04
3	10,93	8,2	7,15	7,35	2,7	6,92

В отношении таких показателей, как масса 1000 зерновок, всхожесть, энергия прорастания, длина корня и листа проростков, прослеживается четкая закономерность возрастания средних значений по градиенту снижения увлажнения почв и возрастанию богатства почв азотом, кислотности почв, переменной влажности и освещенности местообитаний. Такая же закономерность выявлена и для морфометрических параметров побегов ежи сборной.

Результаты однофакторного дисперсионного анализа показали, что средние значения морфометрических параметров ежи сборной в разных эколого-ценотических условиях значительно отличаются ($p < 0,001$), что свидетельствует о высокой пластичности изучаемого вида. В 2010 году значения всех признаков снижаются в связи с неблагоприятными погодными условиями (высокая температура воздуха и незначительное количество осадков).

Максимальная целостность побегов ежи сборной наблюдается в условиях монодоминантного сообщества, где снижена конкуренция со стороны других видов растений. Значения индекса морфологической интеграции ниже у растений ежи сборной, произрастающих на опушке леса и на суходольном лугу. В этих же местообитаниях наблюдается более высокое внутривидовое разнообразие морфометрических параметров ежи сборной, что отражает адаптацию растений к нестабильным условиям среды. В то же время, в каждой ЦП наблюдается высокая степень изменчивости метамеров побегов и большинства параметров флоральной части побега (за исключением количества веточек в соцветии), что свидетельствует об относительной независимости данных параметров от эколого-ценотических условий местообитаний, характера и степени антропогенной нагрузки.

В результате проведенных исследований выявлено, что показатели массы 1000 зерновок, всхожести и энергии прорастания семян, длины листа и корня проростков коррелируют с эколого-ценотическими условиями местообитаний и морфометрическими признаками побегов ежи сборной, вероятной причиной чего является их экотипическая обусловленность.

Литература

Веселкова Н.Р., Красноперова С.А. Зависимость морфологических параметров *Dactylis glomerata* L. (Poaceae) от эколого-ценотических условий местообитаний в подзоне хвойно-широколиственных лесов // Десятая Рос. универ-акад. науч.-практ. конф.: матер. конф. / УдГУ. - Ижевск: изд-во «Удмуртский университет», 2010. - С. 50-54. Готов Н.В. Эколого-генетическое исследование овсяницы Воронова в Дагестане // Журн. общ. биол. - 1983. - Т. 44. - С. 823-830. Григорьев Ю.С. Новые данные по экологии ежи сборной (об историзме в биологии в связи с проблемами полиплоидии) // Бот. Журн. - Т. 47. - Вып. 1, 1962. - С. 3-16. Грохлина Т.И., Ханина Л.Г., Зубкова Е.В. Программа обработки геоботанических описаний по экологическим шкалам ECOSCALEWIN: новые возможности // Принципы и способы сохранения биоразнообразия: Материалы III Всероссийской научной конференции. - Йошкар-Ола, Пущино, 2008. - С. 467-469. Егорова В.Н. Ежа сборная // Биологическая флора Московской области. - М.: МГУ, 1976. - Вып. 3. - С. 62-75. Животовский Л.А. Онтогенетические состояния, эффективная плотность и классификация популяций растений // Экология. - 2001. - № 1. - С. 3-7. Жукова Л.А., Ермакова И.М., Зубкова Е.В., Воскресенская О.Л., Половникова М.Г. Онтогенез ежи сборной (*Dactylis glomerata* L.) // Онтогенетический атлас растений: научное издание. - Йошкар-Ола: МарГУ, 2007. - С. 252-261. Лакин Г.Ф. Биометрия: учеб. пособие для биол. спец. Вузов. - М.: Высш. шк., 1990. - 352 с. Плохинский Н.А. Биометрия. - М.: Изд-во МГУ, 1970. - 367 с. Раменский Л.Г. Проблемы и методы изучения растительного покрова // Избранные работы. - Л.: Наука, 1971. - 334 с. Программа и методика биогеоэкологических исследований. - М.: Наука, 1974. - 403 с. Работнов Т.А. Вопросы изучения состава популяций для целей фитоценологии // Проблемы ботаники. - 1950. - Вып. 1. - С. 465-483. Серебряков И.Г. Морфология вегетативных органов высших растений. - М.: Советская наука, 1952. - 392 с. Уранов А.А. Жизненное состояние вида в растительном сообществе // Бюл. МОИП. Отд. Биол. - 1960. - Т. 65. - Вып. 3. - С. 77-92. Францкевич Н.А. Некоторые итоги изучения вида *Dactylis glomerata* L. // Проблемы эволюции, популяционной ботаники и систематики (сборник научных трудов по прикладной ботанике, генетике и селекции, Том 112). - Л., 1987. - С. 69-72. Цыганов Д.Н. Фитоиндикация экологических режимов в подзоне хвойно-широколиственных лесов. - М.: Наука, 1983. - 197 с. Ханина Л.Г., Грохлина Т.И. Автоматизация обработки по экологическим шкалам // Принципы и способы сохранения биоразнообразия: Матер. II Всерос. науч. конф. - Йошкар-Ола, 2006. - С. 87-89.

ИЗМЕНЕНИЕ ВОДНОГО ОБМЕНА В ОНТОГЕНЕЗЕ ОДНОЛЕТНИХ РАСТЕНИЙ

Воскресенская О. Л.

Марийский государственный университет, г. Йошкар-Ола,
voskres2006@rambler.ru

Несмотря на большое количество работ, посвященных изучению водного обмена растений (Алексеев, 1971; Самуилов, 1972; Сулейманов, 1974; Пахомова, 1980; Касьянова, 2004; Гончарова, 2005; Шереметьев, 2005; Johnson, 1996; Tomos, 1999), многие аспекты этого процесса остаются еще недостаточно изученными. Данных об изменении параметров водного обмена у различных видов растений в процессе индивидуального развития крайне недостаточно.

При изучении онтогенеза растений амаранта багряного (*Amaranthus cruentus* L.) и календулы лекарственной (*Calendula officinalis* L.) была использована периодизация онтогенетических состояний растений, предложенная Т.А. Работновым и А.А. Урановым (1975), дополненная другими авторами (Ценопопуляции растений, 1976). Общую оводненность тканей анализировали на основе разности между сырой массой листьев и после их высушивания при 105°C до постоянного веса и выражали в % от

сырой массы. Фракционный состав воды (свободная и связанная) определяли рефрактометрически по методу Окунцова-Маринчик. Водоудерживающую способность тканей изучали методом подсушивания и рассчитывали по потере воды в % от общего ее содержания (Николаевский, 1979). Интенсивность транспирации определяли весовым методом по Л.А. Иванову (Практикум ..., 1996). Экспериментальный материал был обработан статистически. Статистическую обработку данных проводили с помощью программы «STATISTICA».

Содержание воды в листьях является часто используемым показателем для характеристики водного режима растений в различных условиях произрастания. В ходе онтогенеза однолетних растений показатели водного режима растений не остаются постоянными. Так, в листьях календулы лекарственной на протяжении всего онтогенеза отмечаются колебания в содержании воды от 82 до 92%. В листьях амаранта багряного содержание общей воды на разных этапах онтогенеза находилось в интервале от 75 до 80%. Суммарное содержание воды у амаранта багряного было несколько ниже, чем у календулы лекарственной. В расчете на одно онтогенетическое состояние содержание общей воды у ювенильных, имматурных и виргинильных особей календулы лекарственной было выше на 7%, в g₁-состоянии – на 4% и g₂-состоянии – на 13%, чем у растений амаранта багряного в аналогичных онтогенетических состояниях.

Стебель амаранта багряного, занимая в общей биомассе растения 54%, является главным резервуаром-накопителем воды (90%). Это позволяет стеблю играть роль буфера в напряженных метеоусловиях и тем самым поддерживать водный запас в ассимилирующих органах (листьях), вероятно перераспределяя его в растении. Доля органов в биомассе амаранта багряного в средневозрастном генеративном состоянии имеет следующую закономерность: биомасса стебля в 2 раза больше, чем масса листьев; в 4 раза больше, чем масса корней; в 13 раз больше, чем масса соцветий (Рис. 1А).

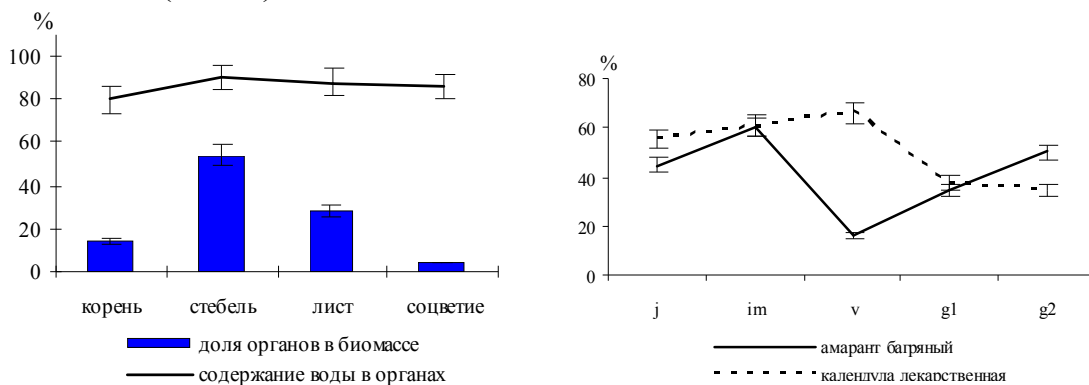
Изучение содержания общего количества воды в онтогенезе растений еще не раскрывает глубину протекающих в них физиологических процессов. Более информативным в этом плане является фракционный состав воды. Известно, что от содержания свободной воды зависит интенсивность протекания метаболических процессов, а от содержания связанной воды – устойчивость растений к неблагоприятным факторам среды (Сулейманов, 1974).

В онтогенезе амаранта багряного (листья) в содержании фракции связанной воды можно выделить два максимума, которые приходились на имматурное и генеративное состояния (Рис. 1Б). Следует обратить внимание на значительное снижение содержания связанной воды в листьях виргинильных особей амаранта багряного.

Возможно, это объясняется тем, что этот период онтогенеза характеризуется интенсивным ростом и значительным увеличением биомассы. Поэтому с высокой скоростью идут физиологические процессы, в которых участвует свободная вода, и соответственно доля связанной воды значительно снижается.

В листьях календулы лекарственной содержание фракции связанной воды достигает максимального значения в имматурном и виргинильном состояниях (более 50%). Высокое содержание данной фракции воды в прегенеративном периоде онтогенеза определяет, как и в случае с амарантом багряным, устойчивость молодых растений к неблагоприятным факторам среды.

Транспирация – наиболее важный фактор водного режима растений, который является причиной передвижения воды по растению. У растений амаранта багряного в средневозрастном генеративном состоянии при изучении дневного хода транспирации наблюдается два пика дневных колебаний (Рис. 2).



А – содержание воды в органах амаранта багряного

Б – содержание связанной воды

Рис. 1. Изменение содержания воды у однолетних растений, $p < 0,05$

Первый – наиболее сильный - приходится на 11 часов и составляет $3,5 \text{ г} \cdot \text{дм}^{-2} \cdot \text{ч}^{-1}$, а второй – низкий – на 17 часов ($1,5 \text{ г} \cdot \text{дм}^{-2} \cdot \text{ч}^{-1}$). В интервале времени 15-16 часов наблюдается снижение (депрессия) интенсивности транспирации, которая равнялась $0,6 \text{ г} \cdot \text{дм}^{-2} \cdot \text{ч}^{-1}$.

Как показано в работе Л.Н. Касьяновой (2004), модель дневных изменений транспирации водообмена мезофитов характеризуется двумя

максимумами. Один максимум регистрируется между 10 и 12 часами, другой – после 14 часов. Обычно после полудня максимальному выбросу влаги предшествует закономерное количественное снижение отдачи воды. В этот момент растение поправляет свой водный баланс, стремясь компенсировать возникший водный дефицит путем повышения осмотического давления. После 17 часов ход транспирации выравнивается, оводненность листьев приближается к утренним значениям, дефицит влаги также уменьшается.

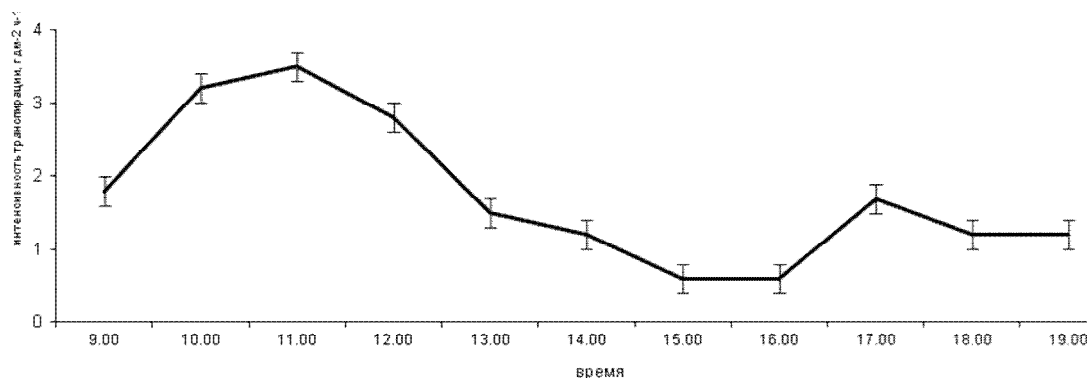


Рис. 2. Изменение дневного хода транспирации у амаранта багряного, $p < 0,05$

Таким образом, изучение процессов водного режима однолетних растений свидетельствует, что интенсивность транспирации зависит от погодных-климатических условий среды. Однако, амарант багряный показывает определенную степень консервативности возможно потому, что он относится к более засухоустойчивым видам. *A. cruentus* достаточно гидростабилен, хорошо регулирует свой водный режим при дефиците воды в условиях атмосферной и почвенной засухи. Физиологическая устойчивость амаранта багряного к дефициту воды обеспечивается особенностями структуры и функций устьичного аппарата.

У изученных нами однолетних декоративных растений сложились специфические адаптационные возможности произрастания в изменяющейся среде. Так, амарант багряный (засухоустойчивый вид) характеризуется пониженной водоудерживающей способностью и интенсивностью транспирации. Характер изменений оводненности однолетников, как правило, имеет много общих черт с многолетниками.

Известно, что чувствительность или устойчивость вида определяется степенью его экологической пластичности и способности к адаптации. Экологически пластичными и устойчивыми к разным условиям произрастания являются виды с широким географическим распространением, а более чувствительными – однолетние декоративные растения (амарант

багряный и календула лекарственная). У изученных однолетних растений неодинаково проявляются адаптационные механизмы: изменение фракций воды, интенсивности транспирации и водоудерживающей способности на отдельных этапах онтогенеза.

Показатели водного режима растений отражают не только экологический статус видов, степень критичности условий произрастания, но и специфику онтогенетического состояния для процессов жизнедеятельности растений. Для нормального хода физиологических процессов, роста и развития необходимо оптимальное содержание воды в растении. Как при недостатке, так и при избыточном содержании воды нормальный ход физиологических процессов нарушается. Недостаток воды ускоряет процесс старения растений, а избыток, наоборот, увеличивает длину вегетационного периода у однолетних растений, задерживает развитие организма.

Литература

- Алексеев А.М. Состояние воды и водный обмен у культурных растений. – М.: Наука, 1971. – 11 с. Гончарова Э.А. Водный статус культурных растений и его диагностика / Под ред. акад. В.А. Драгавцева, СПб.: ВИР, 2005. – 112 с. Касьянова, Л.Н. Экология растений Прибайкалья (водный обмен) / отв. ред. Г.И. Галазий, Б.-Ц.Б. Намзалов. – М.: Наука, 2004. – 288 с. Николаевский В.С. Биологические основы газоустойчивости растений. – Новосибирск: Наука, 1979. – 280 с. Пахомова Г.И., Безуглов В.К. Водный режим растений. – Казань: Изд-во Казанского университета, 1980. – 252 с. Практикум по минеральному питанию и водному обмену растений / С.С. Медведев, Н.Г. Осмоловская, А.Ю. Батов и др.; под ред. В.В. Полевого, А.Ю. Батова. – С.-Пб: Изд-во С.-Петербургского ун-та, 1996. – 164 с. Самуилов Ф.Д. Водный обмен и состояние воды в растении в связи с их метаболизмом и условиями среды. – Казань: Изд-во Казанского ун-та, 1972. – 282 с. Сулейманов И.Г. Состояние и роль воды в растении. – Казань: Изд-во Казанского ун-та, 1974. – 181 с. Уранов А.А. Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов // Биол. науки. – 1975. – № 2. – С. 7-33. Ценопопуляции растений (основные понятия и структура). – М.: Наука, 1976. – 253 с. Шереметьев С.Н. Травы на градиенте влажности почвы (водный обмен и структурно-функциональная организация). – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2005. – 271 с. Johnson J.M., Pritchard J., Gorham J., Tomos A.D. Growth water relations and solute accumulation in osmotically stressed seedlings of the tropical tree *Colophospermum mopane* // Tree Physiology. – 1996. – Vol. 16, № 8. – P. 713-718. Tomos A.D., Leigh R.A. The pressure probe. A Versatile Tool in Plant Cell Physiology // Ann. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol. – 1999. – Vol. 50. – P. 447-472.

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ КУСТАРНИКОВ В РМЭ

Гаврилова М. Н., Жукова Л. А.

Марийский государственный университет, г. Йошкар-Ола,
mashagavriliva@mail.ru

Одним из основных аспектов исследований в экологии является популяционно-онтогенетическое направление. Изучение экологических условий местообитаний видов позволит выявить благоприятные условия и предложить меры по сохранению или восстановлению нарушенных ценопопуляций (ЦП).

Поэтому целью нашей работы являлось изучение экологических особенностей дрока красильного и раkitника русского.

Объектами исследования являются два кустарника из семейства бобовые – дрок красильный (*Genista tinctoria* L.) и раkitник русский (*Chamaecytisus ruthenicus* (Fisch. ex Woloszcz.) Klaskova).

Изучаемые виды встречаются в сухих сосновых и дубовых лесах в ярусе кустарников, на вырубках, открытых травянистых склонах и лесных полянах, на заливных лугах, обнажениях мела и известняка, на песках (Абрамов, 1995).

Исследования проводились на территории Республики Марий Эл (РМЭ). Нами собран материал в 5 точках: центральная часть РМЭ (окрестности г. Йошкар-Олы), северная часть (Оршанский район), южная часть (Волжский район), западная часть (Горномарийский район), восточная часть (Сернурский район). В каждой точке изучены контрастные местообитания совместного или раздельного произрастания дрока красильного и ракитника русского.

В ходе работы использованы общепринятые методы геоботанических описаний, их обработка проведена с помощью программы EcoScaleWin (Комаров, Ханина, Зубкова, 1991; Компьютерная обработка..., 2008) по шкалам Д.Н. Цыганова (1983). Для обоих видов вычислены экологические валентности и индексы толерантности (Жукова, 2004; 2006; Экологические шкалы..., 2010). Описание индивидуального развития основано на концепции дискретного описания онтогенеза (Работнов, 1950; Уранов, 1975; Ценопопуляции растений, 1976; 1977; 1988).

Диапазоны потенциальных возможностей исследованных видов по экологическим шкалам Д.Н. Цыганова (1983) представлены в Таблицах 1 и 2.

Нами были рассчитаны экологические валентности дрока красильного и ракитника русского по отдельным экологическим факторам и индексы толерантности по отношению к почвенным, климатическим и всему комплексу факторов (Табл. 3, 4).

Таблица 1.

Диапазон ступеней, занимаемых дроком красильным по экологическим шкалам Д.Н. Цыганова (1983)

Экологическая шкала		Экологическая позиция вида по шкале фактора	Диапазон баллов по шкалам в изученных ЦП	Число баллов фактора, занятых изученными ЦП
Климатические шкалы	Tm (17)	6–11	7,84–8,59	0,75
	Kn (15)	3–11	8,06–8,36	0,30
	Om (15)	6–11	7,85–8,36	0,51
	Cr (15)	5–11	6,93–7,67	0,74
Почвенные шкалы	Hd (23)	5–15	11,17–12,36	1,19
	Tr (19)	3–9	5,27–7,17	1,90
	Nt (11)	1–5	4,79–5,04	0,25
	Rc (13)	3–7	5,60–7,41	1,81
	fH (11)	5–9	4,77–6,16	1,39
Шкала освещенности-затенения	Lc (9)	1–5	2,12–4,51	2,39

Условные обозначения: Tm – термоклиматическая шкала, Kn – шкала континентальности, Om – омброклиматическая шкала, Cr – криоклиматическая шкала, Lc – шкала освещенности-затенения, Hd – шкала увлажнения почв, Tr – шкала богатства почв, Rc – шкала кислотности почв, Nt – шкала богатства почв азотом, fH – шкала переменности увлажнения.

Таблица 2.

Диапазон ступеней, занимаемых ракитником русским
по экологическим шкалам Д.Н. Цыганова (1983)

Экологическая шкала		Экологическая позиция вида по шкале	Диапазон баллов по шкалам в изученных ЦП	Число баллов фактора, занятых изученными ЦП
Климатические шкалы	Tm (17)	6–11	7,45–8,35	0,90
	Kn (15)	6–12	8,27–8,83	0,56
	Om (15)	6–10	7,50–8,50	1,00
	Cr (15)	5–10	6,77–7,72	0,95
Почвенные шкалы	Hd (23)	5–13	9,89–13,73	3,84
	Tr (19)	3–9	5,55–8,04	2,49
	Nt (11)	1–7	4,45–6,38	1,93
	Rc (13)	1–11	5,95–7,61	1,66
	fH (11)	–	4,77–6,16	1,39
Шкала освещенности- затенения	Lc (9)	1–5	2,30–4,23	1,93

По совокупности климатических факторов дрок красильный принадлежит к мезобионтным видам. Коэффициент экологической эффективности изученных ЦП колеблется от 3,8 до 15 %. Максимально реализует свои потенции ЦП *G.tinctoria* по термоклиматической шкале (15 %). По всем климатическим шкалам экологические условия изученных местообитаний занимают центральное положение от потенциально возможных (Рис. 1 А).

По отношению к почвенным шкалам Д.Н. Цыганова (1983) дрок красильный может быть либо мезовалентным (шкалы увлажнения, переменности увлажнения и богатства почв азотом), либо гемистеновалентным (шкалы богатства почв и кислотности почв). Менее требователен он к освещенности (гемизэвривалентный). Коэффициент экологической эффективности изученных ЦП резко колеблется от 6,3 до 45,3 % (табл. 3). Диапазон экологических условий изученных местообитаний сдвинут вправо, т. е. в сторону большего богатства почв азотом (Рис. 1 Б). Это может быть связано с тем, что за время существования ЦП изучаемого вида в местообитаниях шло интенсивное накопление азота в почве благодаря симбиозу дрока красильного с азотфиксирующими бактериями.

Наибольший коэффициент экологической эффективности наблюдается по шкале кислотности почв. Дрок красильный при этом избегает кислые почвы (Рис. 2 Б).

По нашим данным, ракитник русский по отношению к комплексу климатических факторов является мезобионтным видом. Коэффициент экологической эффективности изученных ЦП в среднем составляет

31,2 %. Как и у дрока красильного, диапазон экологических условий изученных местообитаний рабитника русского занимает центральное положение (Рис. 2 А).

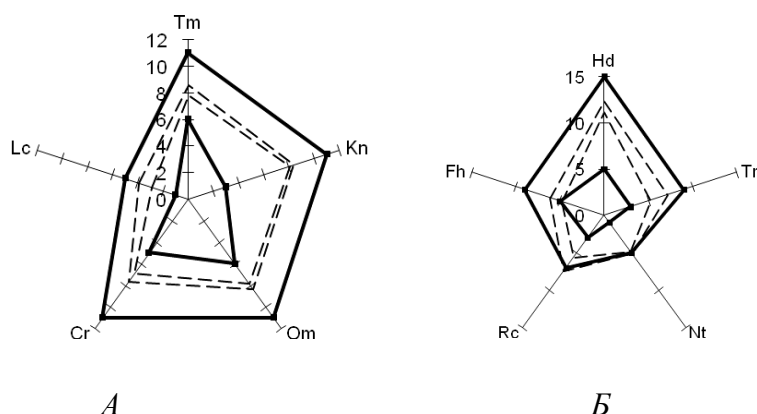


Рис. 1. Характеристика *G. tinctoria* по шкалам Д.Н. Цыганова (1983):
А – климатические шкалы и шкала освещенности-затенения; Б – почвенные шкалы;

——— диапазон потенциальной позиции вида;
----- диапазон реализованной позиции вида

Таблица 3.

Характеристика потенциальной (РЕV), реализованной (REV) экологических валентностей, индекса толерантности (It), коэффициента экологической эффективности ($K_{ec. eff.}$) *G. tinctoria* по шкалам Д.Н. Цыганова (1983)

Экологическая шкала		PEV	REV	K _{ec. eff.} %	It	
Климатические шкалы	Tm	0,35 (ГСВ)	0,10	15,0	It по клим.шкалам 0,45 (МБ)	It общий 0,45 (МБ)
	Kn	0,60 (ГЭВ)	0,09	3,8		
	Om	0,40 (ГСВ)	0,10	10,2		
	Cr	0,47 (МБ)	0,12	12,3		
Почвенные шкалы	Hd	0,48 (МБ)	0,10	11,9	It по почв.шкалам 0,43 (МБ)	
	Tr	0,37 (ГСВ)	0,15	31,7		
	Nt	0,46 (МБ)	0,11	6,3		
	Rc	0,39 (ГСВ)	0,22	45,3		
	Fh	0,50 (МБ)	0,22	34,8		
Шкала освещенности-затенения	Lc	0,56 (ГЭВ)	0,22	24,8		

Условные обозначения: СВ – стеновалентный, ГCB – гемистеновалентный, МБ – мезовалентный, ГЭВ – гемиэвривалентный, ЭВ – эвривалентный

По почвенным шкалам потенциальная экологическая валентность рабитника русского изменяется для разных факторов от 0,39 до 0,85 (Табл. 4), что позволяет отнести изучаемый вид к следующим фракциям валентности: гемистеновалентной – по шкалам увлажнения и богатства почв; гемиэвривалентной – по шкале богатства почв азотом; эвривалентной – по шкале кислотности почв. По шкале освещенности-затенения *Ch. ruthenicus* принадлежит к гемиэвривалентным видам.

Коэффициент экологической эффективности ракитника русского (Табл. 4) высок по сравнению с дроком красильным и составляет от 23,5 до 53,9 %. Меньше всего реализует свои потенции ракитник русский по шкале кислотности почв. По этому фактору изученные местообитания, как и у дрока красильного, близки к слабокислым или нейтральным почвам. Наибольший коэффициент эффективности ракитника русского имеет место по фактору увлажнения почв, при этом диапазон экологических условий исследованных ЦП смещен в сторону более влажных местообитаний.

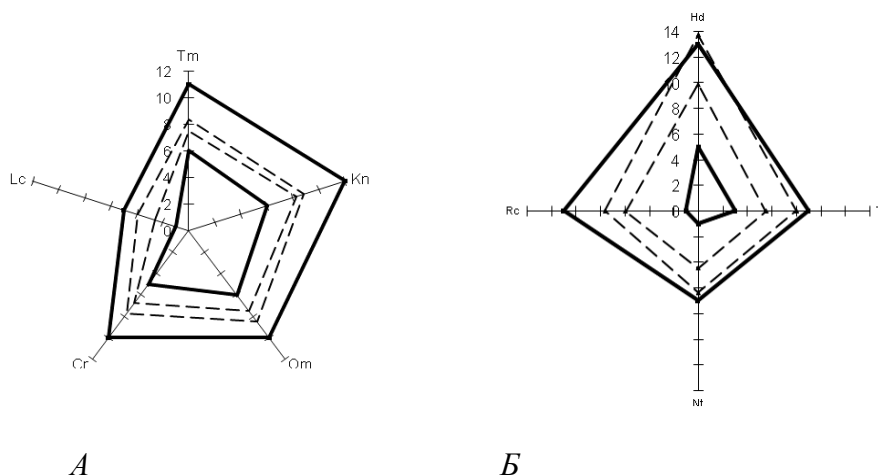


Рис. 2. Характеристика *Ch. ruthenicus* по шкалам Д.Н. Цыганова (1983):

А – климатические шкалы и шкала освещенности-затенения; Б – почвенные шкалы

——— диапазон потенциальной экологической валентности (PEV);
 ---- диапазон реализованной экологической валентности (REV)

Таблица 4.

Характеристика потенциальной (PEV), реализованной (REV) экологических валентностей, индекса толерантности (It) и коэффициента экологической эффективности ($K_{ec,eff}$) *Ch. ruthenicus* по шкалам Д.Н. Цыганова (1983)

Экологическая шкала		PEV	REV	K _{ec,eff} , %	It	
Климатические шкалы	Tm	0,35 (ГСВ)	0,11	31,4	It по клим. шкалам 0,40 (МБ)	It общий 0,48 (МБ)
	Kn	0,47 (МБ)	0,10	21,3		
	Om	0,33 (СВ)	0,13	39,4		
	Cr	0,4 (ГСВ)	0,13	32,5		
Почвенные шкалы	Hd	0,39 (ГСВ)	0,21	53,9	It по почв. шкалам 0,56 (МБ)	
	Tr	0,37 (ГСВ)	0,18	48,7		
	Nt	0,64 (ГЭВ)	0,27	42,2		
	Rc	0,85 (ЭВ)	0,20	23,5		
Шкала освещенности-затенения	Lc	0,56 (ГЭВ)	0,26	46,4		

Таким образом, дрок красильный и ракитник русский относятся к мезобионтным видам. Коэффициент экологической валентности в среднем составляет 30 %. Дрок красильный, в изученных ЦП, реализует от 6,3 до 45,3 % своих потенциальных возможностей по изученным факторам, а

раkitник русский – от 16,6 до 48,0 %. Лимитирующими факторами для дрока красильного являются кислотность и богатство почв, для раkitника русского – увлажнение и богатство почв.

Литература

Абрамов Н.В. Конспект флоры республики Марий Эл. – Йошкар-Ола: МарГУ, 1995. – 192 с. Восточноевропейские широколиственные леса / Р.В. Попадюк, А.А. Чистякова, С.И. Чумаченко и др. – М.: Наука, 1994 – 364с. Гаврилова М.Н., Закамская Е.С., Жукова Л.А. Онтогенез дрока красильного // Онтогенетический атлас растений. – Йошкар-Ола, 2007. – Т.5. – С. 25–30. Гаврилова М.Н., Закамская Е.С., Жукова Л.А. Онтогенез раkitника русского // Онтогенетический атлас растений. – Йошкар-Ола, 2007. – Т.5. – С. 35–40. Жукова Л.А. Оценка биоразнообразия в свете концепций популяционной экологии // Принципы и способы сохранений биоразнообразия: сб. материалов II Всероссийской науч. конф. – Йошкар-Ола, 2006. – С. 8–9. Жукова Л.А. Оценка экологической валентности видов основных эколого-ценотических групп // Восточно-европейские леса. – М.: Наука, 2004. – Кн. 1. – С. 256–270. Жукова Л.А., Ведерникова О.П. Анализ природных ценопопуляций лекарственных растений с помощью экологических шкал и популяционных параметров // Популяции в пространстве и времени: сб. материалов VIII Всероссийского популяционного семинара. – Н.Новгород, 2005. – С. 49–51. Комаров А.С., Ханина Л.Г., Зубкова Е.В. О компьютерной реализации наиболее трудоемких методов обработки геоботанических описаний // Биол. науки. – 1991. – № 8. – С. 45–51. Компьютерная обработка геоботанических описаний по экологическим шкалам с помощью программы EcoScaleWin: учеб. пособие. – Йошкар-Ола: Маргос. ун-т, Пушкинский гос. ун-т, 2008. – 96 с. Работнов Т.А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Труды БИН АН СССР. – Сер.3, Геоботаника. – М.: АН СССР, 1950. – Вып. 6. – С. 7–204. Селиванов И.А. Микосимбиотрофизм как форма консортивных связей в растительном покрове Советского Союза. – М.: Наука, 1981. – 230 с. Серебряков И.Г. Морфология вегетативных органов высших растений. – М.: Сов. наука, 1952. – 391 с. Уранов А.А. Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов // Науч. докл. Высш. школы. Биол. Наука, №2, 1975. – С. 7–33. Ценопопуляции растений (основные понятия и структура). – М.: Наука, 1976. Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии) / Л.Б. Заугольнова, Л.А. Жукова, А.С. Комаров, О.В. Смирнова. – М.: Наука, 1988. – 184 с. Ценопопуляции растений (развитие и взаимоотношения). – М.: Наука, 1977. – 134с. Цыганов Д.Н. Фитоиндикация экологических режимов в подзоне хвойно-широколиственных лесов. – М., 1983. – 183с. Экологические шкалы и методы анализа экологического разнообразия растений / Л.А. Жукова, Ю.А. Дорогова, Н.В. Турмухаметова и др. – Йошкар-Ола: МарГУ, 2010. – 368 с.

ЭКОЛОГО-ЦЕНОТИЧЕСКИЕ ГРУППЫ ИВ ЮЖНОГО УРАЛА

Гетманец И. А.¹, Москвина И. В.²

¹Челябинский государственный университет,

г. Челябинск, igetmanec@mail.ru

²МОУ СОШ № 9, г. Куса, Челябинская область,

cusa_crbomk@mail.ru

Для обозначения единиц эколого-ценотической классификации используется термин «эколого-ценотические группы» (ЭЦГ) – группы видов растений, сходных по отношению к совокупности экологических факторов, присущих биотопам того или иного типа, характеризующихся высокой степенью взаимной сопряженности и приуроченных к местообитаниям определенного типа. Придерживаясь классификации ЭЦГ сосудистых растений Европейской части России, составленной О.В. Смирновой и Л.Б. Заугольновой (2004), на основе экологических свит А.А. Ниценко (1969) и исторических свит Г.М. Зозулина (1973) и учитывая индексы толерантности по климатическим и эдафическим факторам, а также экспертные сведения о приуроченности видов к отдельным типам микроместообитаний, мы выделяем среди ив Южного Урала четыре ЭЦГ: аркто-монтанная, пойменная, болотная и лесная.

Анализ экологических свойств видов проведен по экологическим шкалам Д.Н. Цыганова (1983). Рассчитанные индексы толерантности по климатическим и эдафическим факторам модельных видов каждой ЭЦГ относят их к разным группам бионтности. Особенно четко это прослеживается у первых трех групп. По климатическим факторам мезобионтными являются виды аркто-монтанной и болотной групп; эврибионтными – пойменной и лесной групп. По почвенным факторам: аркто-монтанная группа – стенобионтна, болотная группа – гемистенобионтна, пойменная группа – мезобионтна. Ценоотические свойства видов оценивали по их встречаемости и обилию, зарегистрированных в геоботанических описаниях сообществ различных типов.

Для статистической обработки нами были распределены совокупные оценки местообитания ив на основе их экотопической приуроченности, с помощью дисперсионного анализа Краскела-Уоллиса и медианного теста, которые выявили, что балловые оценки местообитаний ЭЦГ видов рода *Salix* в пределах территории Южного Урала по 8 экологическим шкалам Д.Н. Цыганова различаются.

Графическим представлением результатов наших исследований являются диаграммы размаха, которые соответствуют балловому диапазону экологических режимов представленных ЭЦГ того или иного фактора. По оси абсцисс размещены ЭЦГ, по оси ординат – диапазоны балловых оценок экологических факторов по шкалам Д.Н. Цыганова. Диаграмма размаха для каждого фактора содержит квартильный размах, включающий 25-75% выборки и медиану.

Анализ диаграмм размаха ЭЦГ показал, что при рассмотрении бореальных видов большое значение имеют почвенные шкалы. Наибольшее различие наблюдается по фактору увлажнения почв, который относится к прямодействующим. Как можно видеть, выделяющейся группой является болотная, балловые диапазоны которой соответствуют болотно-лесолуговому типу режима, что характерно для различных форм депрессии рельефа с близким залеганием водоупорных горизонтов.

Не менее отличима и пойменная группа, диапазоны размаха которой располагаются в режиме от сыро-лесолугового до мокро-лесолугового, соответствующем режиму как пойм и террас, так и низких берегов, с грунтовыми водами проточного характера, близко расположенной капиллярной каймой и намывным амфибиальном типом режима. Этот размах можно объяснить тем, что в выборку попали ивняки с разной

экотопической приуроченностью и соответственно отличающиеся режимом увлажнения: ивняки узких полос первичного аллювия; береговые ивняки и ивняки первой надпойменной террасы. Что касается двух оставшихся групп, аркто-монтанной и лесной, – то по данному фактору они существенно не различаются. Но размах диапазона у лесной значительно выше, т.к. в эту группу объединены выборки различных лесных синузий. Последние могут располагаться в разных режимах увлажнения – от сухо-лесолугового на плакорных местообитаниях при легком механическом составе почв, характерном для сосново-березовых лесов, до сыро-лесолугового, наблюдаемого в понижениях рельефа с почвами тяжелого механического состава, но при условии сохранения супесчаных горизонтов с близким расположением грунтовых вод, что типично для байрачных лесов и западных колков степной зоны Южного Урала.

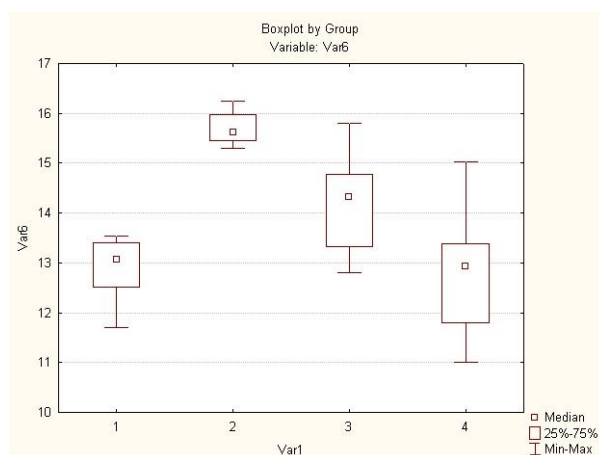


Рис. 1. Распределение ЭЦГ по фактору увлажнения (Nd).

По оси абсцисс расположены эколого-ценотические группы:

1 – аркто-монтанная, 2 – болотная, 3 – пойменная, 4 – лесная; по оси ординат – диапазон базовых оценок по шкале Nd Д. Н. Цыганова (1983).

Незначительный размах в 1-ой группе можно объяснить тем, что все выборки описаны с горных плато различных вершин Уральских гор, отличающихся сходными условиями по данному фактору и соответствующие влажно-лесолуговому увлажнению (Рис. 1).

Следующий прямодействующий фактор – солевой режим. По нему группы 1-ая и 2-ая не имеют значимых различий, в результате совпадения квартильного размаха и медианы большая часть выборок находится в гликомезотрофном режиме. Это объясняется сходством субстрата: в первом случае – состоящим из щебенчатых оподзоленных суглинистых и супесчаных почв, характеризующихся содержанием гумуса до 3%; во втором – торфянистых почв с преобладанием процесса выноса

геохимических подвижных соединений и подвергающихся процессу болотообразования. Что касается 3-ей и 4-ой групп, то они совпадают по всем параметрам и характеризуются режимом трофности от небогатых до довольно богатых.

Таким образом, в своей массе ивы являются достаточно толерантными организмами к трофности субстрата (Рис. 2).

Перейдем к третьему эдафотопическому фактору: фактору богатства почв азотом (Рис. 3). Известно, что содержание азота в почве коррелирует с содержанием гумуса. Анализируя распределение по данному фактору, мы наблюдаем эту тенденцию в реальности. Как и при анализе солевого режима, по фактору богатства почв азотом также устанавливается сходство 1-ой и 2-ой групп по квартильному размаху и медиане, но отличаются минимальные и максимальные значения, которые, тем не менее, соответствуют режиму бедных и небогатых почв. Что касается групп 3-ей и 4-ой, то отмеченная прямопропорциональная зависимость солевого и азотного режима очевидна. Большой размах в 3-ей группе в сторону минимального значения дают ивняки первичного аллювия, произрастающие в режиме слабой обеспеченности азотом.

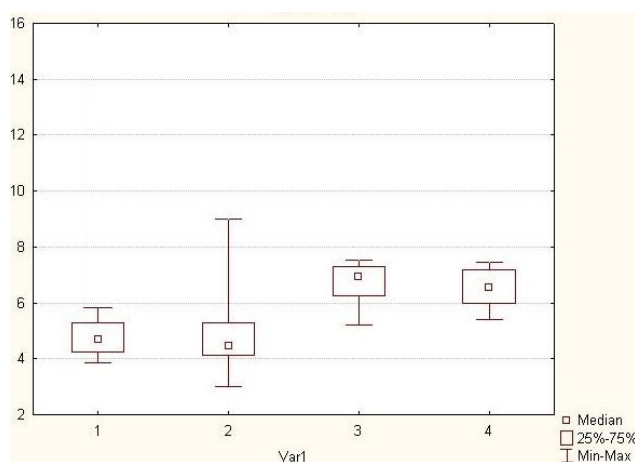


Рис. 2. Распределение ЭЦГ по фактору трофности почв (Tr).

По оси абсцисс расположены эколого-ценотические группы:

1 – аркто-монтанная, 2 – болотная, 3 – пойменная, 4 – лесная; по оси ординат – диапазон базовых оценок по шкале Tr Д. Н. Цыганова (1983).

Предложенный выше анализ эдафотопических факторов следует дополнить рассмотрением фактора кислотности почв, имеющего вспомогательное значение и определяемого предыдущими (Рис. 4).

По этому фактору наименьшее значение имеют группы 1-ая и 2-ая. Минимальные и максимальные значения диапазонов размаха практически совпадают, незначительные отличия касаются медиан и квартильного размаха. Режим кислотности почв укладывается в интервал от 4,0 до 6,0 баллов и соответствует сильнокислым и слабокислым почвам.

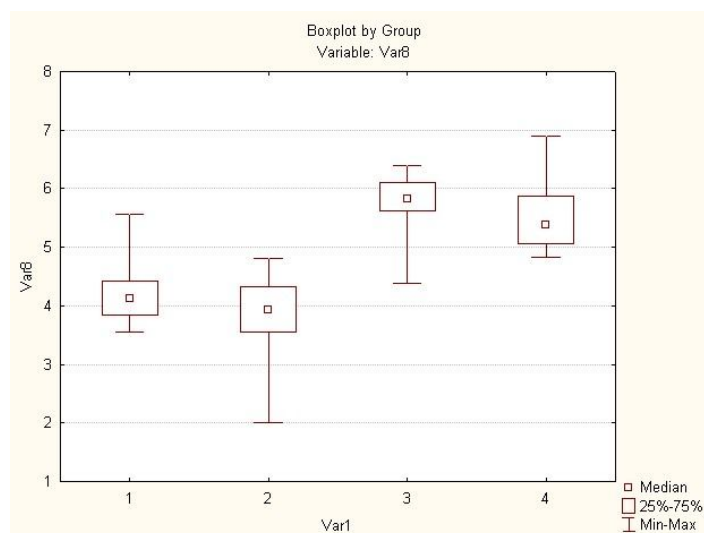


Рис. 3. Распределение ЭЦГ по фактору богатства почв азотом (Nt).

По оси абсцисс расположены эколого-ценотические группы:
1 – аркто-монтанная, 2 – болотная, 3 – пойменная, 4 – лесная; по оси ординат – диапазон базовых оценок по шкале Nt Д. Н. Цыганова (1983).

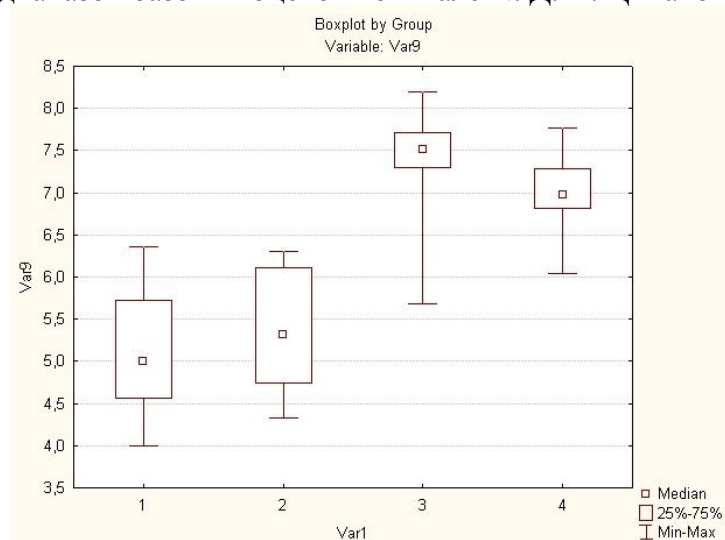


Рис. 4. Распределение ЭЦГ по фактору кислотности почв (Rc).

По оси абсцисс расположены эколого-ценотические группы:
1 – аркто-монтанная, 2 – болотная, 3 – пойменная, 4 – лесная; по оси ординат – диапазон базовых оценок по шкале Rc Д. Н. Цыганова (1983).

Стоит также отметить и то, что группы аркто-монтанная и болотная резко отличаются от пойменной и лесной. Между последними имеются несущественные различия, проявляющиеся в разнице границ квартильного размаха и медианы, но, тем не менее, они располагаются в диапазоне фактора от слабокислых до нейтральных почв.

Литература

Восточноевропейские леса : история в голоцене и современность / под ред. О. В. Смирнова. М. : Наука, 2004. 575 с. Кн. 2.
Зозулин Г.М. Исторические свиты растительности Европейской части России // Ботан. журн. 1973. Т. 58. № 8. С. 1081-1092.
Ниценко А.А. Об изучении экологической структуры растительного покрова // Ботан. журн. 1969. Т. 54. № 7. С. 1002-1014. Цыганов Д.Н. Фитоиндикация экологических режимов в подзоне хвойных широколиственных лесов. М., 1983. 196 с.

РЕДКИЕ ВИДЫ РАСТЕНИЙ КАК БИОИНДИКАТОРЫ МАЛОЙ НАРУШЕННОСТИ ПРИРОДНЫХ ЭКОСИСТЕМ ЮЖНОТАЕЖНЫХ ЛЕСОВ НИЖЕГОРОДСКОЙ ОБЛАСТИ

Глыбина М. А., Бакка С. В.

Нижегородское отделение Союза охраны птиц России, г. Нижний
Новгород, sopr@dront.tu

Один из экологических принципов гласит, что видовое богатство на участке большой площади значительно выше, чем на меньшем, занятом сходными местообитаниями. Поэтому важной прикладной задачей является выявление крупных малонарушенных фрагментов природных экосистем и предотвращение их дальнейшей фрагментации. Участки малонарушенных экосистем в разных природных зонах должны иметь различные критерии оценки. Для лесных территорий Европейского Севера России такие участки имеют площадь 100 тыс. га (Ярошенко, 2001), для лесных, лесостепных и степных районов Башкортостана определены площади 10 – 50 тыс. га (Паженков, 2005). Для южнотаежных лесов Нижегородской области мы считаем целесообразным относить к малонарушенным участки площадью более 10 тыс. га (Глыбина, 2008).

Южная тайга Нижегородского Заволжья представляет собой пихтово-еловые леса с дубравными элементами, или широколиственные рамени, уникальной чертой которых является переслаивание ярусов растений тайги и дубравных элементов. В настоящее время эти экосистемы претерпели значительные изменения под влиянием хозяйственной деятельности человека. На значительной территории они полностью уничтожены или коренным образом преобразованы. Сообщества, близкие к коренным, сохранились лишь в виде отдельных небольших участков. В конце 1990-х гг. (Бакка и др., 1999), общая площадь старовозрастных южнотаежных лесов составляла 37465,4 га (всего 2,2% их бывшего ареала).

Для исследования степени сохранности экосистемы и ее состояния часто используются показатели, характеризующие биоразнообразие. Их оценка позволяет выявить степень антропогенной трансформации природных биоценозов, получить представление о средообразующих и буферных функциях территории и возможности ее использования как источника расселения видов. Существуют методики оценки биологической ценности леса с помощью сосудистых растений - их индикаторные свойства обусловлены малой подвижностью и прямой зависимостью от состояния местообитания. Но особенно уязвимы виды растений, уже

сократившие свою численность под антропогенным воздействием (прямым или косвенным), или виды, низкая численность которых является биологической нормой. Большинство этих видов занесены в региональные Красные книги. В случае биоиндикации экосистем путем выявления видов, занесенных в Красные книги, с достаточной точностью диагностируются благополучные системы, в которых эти виды обнаружены. Кроме того, использование редких видов в качестве индикаторов возможно при проведении небольших выборок, тогда как полное изучение флоры и фауны территории требует больших затрат труда и времени.

Для исследования в 2009 году были выбраны 11 модельных участков высоковозрастных южнотаежных темнохвойных лесов разной площади, степени изолированности и охраны (Табл.1). С помощью дешифровки космического снимка Landsat были выделены площади нефрагментированных участков лесных экосистем и входящих в их состав малонарушенных южнотаежных лесов. Видовой состав флоры выявлялся маршрутным методом. Всего было пройдено 135,28 км. По ходу маршрутов учитывались все встретившиеся виды растений. Флористические списки на всех модельных площадях составляли дважды: при первом обследовании в середине июня и при повторном обследовании в конце июля. С помощью GPS-навигатора отмечали географические координаты мест произрастания видов сосудистых растений, занесенных в Красные книги Нижегородской области и России. Всего было встречено 14 видов растений, занесенных в Красную книгу Нижегородской области и 1 вид, занесенный в Красную книгу России.

Из Табл. 1 видно, что наибольшее количество редких видов растений характерно для крупных малонарушенных фрагментов лесных экосистем. Это модельные площади № 5, 10 и 11. Кроме того, они имеют высокую степень территориальной охраны - входят в состав государственных заказников (5 и 10 – Килемарский заказник, 11 – заказник «Кленовик»). Также выделяются участки № 2 и 6. Участок 2 расположен на территории государственного памятника природы «Лес по р.Варваж», а участок 6 не имеет территориальной охраны, но его площадь достаточно велика для сохранения биоразнообразия.

На Рис. 1 и 2 представлены графики, характеризующие зависимость числа редких видов растений от площади нефрагментированных местообитаний (для европейской южной тайги). Таким образом, наличие и число редких видов растений может служить показателем малой нарушенности территории и критерием выбора участков для организации территориальной охраны.

Таблица 1

Характеристика модельных участков малонарушенной южной тайги

№ участка	Территориальная охрана	Площадь, га		Общая длина флористических маршрутов, км	Число видов редких растений
		нефрагментированного лесного участка	малонарушенной тайги		
1	ПП*	28517,6	1970,28	16,41	3
2	ПП*	1791,5	121,85	11,56	5
3	ЗАК**	975,5	539,97	8,5	3
4	ЗАК**	1626,2	980,87	10,37	3
5	ЗАК**	196763,6	5853,13	46,13	10
6	Нет	760,5	477,09	10,34	4
7	Нет	125,6	96,23	14,05	3
8	Нет	15,4	13,27	12,07	0
9	Нет	71,1	33,76	13,46	2
10	ЗАК**	196763,6	1466,90	22,6	6
11	ЗАК**	47307,2	485,43	35,79	7

* - памятник природы, ** - государственный природный комплексный заказник

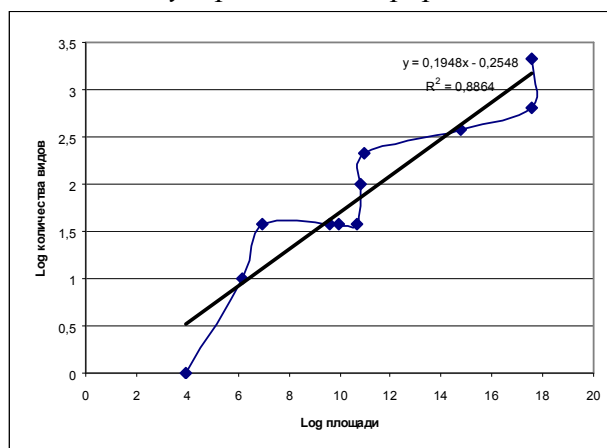


Рисунок 1. Зависимость количества редких видов растений от площади нефрагментированного участка лесных экосистем в логарифмических координатах.

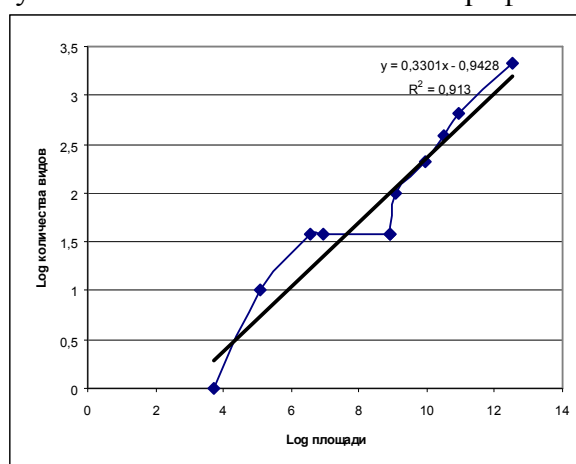


Рисунок 2. Зависимость количества редких видов растений от площади участка малонарушенных южнотаежных лесов в логарифмических координатах.

Литература

Бакка С.В., Бакка А.И., Киселева Н.Ю., Каюмов А.А., Солянова Е.Л., Васильева Е.Н. Современное состояние биоразнообразия Нижегородской области. – Н.Новгород, 1999. 66с.; Глыбина М.А. Применение ГИС-методов для оценки степени

ВЛИЯНИЕ РАЗНЫХ РЕЖИМОВ СЕНОКОШЕНИЯ НА СОСТОЯНИЕ ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ *THALICTRUM LUCIDUM* L. В НЕРУССО-ДЕСНЯНСКОМ ПОЛЕСЬЕ

Горнов А. В.^{1,2}

1. Центр по проблемам экологии и продуктивности лесов РАН;
2. Заповедник «Брянский лес», Брянская область, Суземский район,
ст. Нерусса; aleksey-gornov@yandex.ru

В работе описано влияние разных режимов сенокоса на состояние ценопопуляций василисника светлого (*Thalictrum lucidum* L.) – короткостебельного летне-зеленого гемикриптофита. Вид обычен на лугах, но при этом в сообществах чаще занимает подчиненное положение.

Материал собран на влажных внутрилесных лугах Неруссо-Деснянского полесья (юго-восточная часть Брянской области). В ботанико-географическом плане район принадлежит Полесской подпровинции Восточноевропейской широколиственной провинции (Растительность..., 1980).

В работе использованы популяционные и статистические методы. В исследованиях применена периодизация онтогенеза, предложенная Т.А. Работновым (1950). При этом учтены дополнения, разработанные для семенных растений (Уранов, 1975; Ценопопуляции ..., 1976, 1988; Жукова, 1995 и др.). Согласно рекомендациям Т.А. Работнова (1989) вместо термина «возрастное состояние» используется «онтогенетическое состояние», поскольку первое понятие связано с абсолютным (календарным) возрастом, а второе – с биологическим. При изучении ценопопуляций василисника закладывались квадратные площадки размером 1 кв. м. в 20-кратной повторности в каждом варианте исследуемых сообществ. На каждой учетной площадке определялось число особей в каждом онтогенетическом состоянии. Ценопопуляции характеризовались при помощи таких параметров, как плотность и тип онтогенетического спектра. Онтогенетические состояния определялись при помощи ранее опубликованных работ (Багдасарова и др., 1993; Горнов, 2004). Для выделения сходных групп популяционных площадок применялась ординация на основе варьирования онтогенетических

спектров. Ординация проведена в пакете PC-ORD version 4.0 методом бестрендового анализа соответствий (DCA, Detrended Correspondence Analysis) (Джонгман и др., 1999).

В Неруссо-Деснянском полесье василисник отмечен в следующих ценозах: 1) ежегодно косимых лугах, сформировавшихся на заброшенной пашне; 2) ежегодно косимых лугах, которые не распахивались; 3) лугах, косимых раз в два-три года; 4) лугах, заросших кустарниками и подростом деревьев; 5) лугах, заросших деревьями. Ординация популяционных площадок, проведенная при помощи программы PCOrd, четко разделила их на 5 групп (Рис. 1). Рассмотрим состояние ценопопуляций василисника в этих сообществах.

Ежегодно косимые луга, сформировавшиеся на заброшенной пашне (залежь). Такие сообщества появляются после того, как распаханнные участки лугов перестают обрабатывать плугом и со временем начинают косить. Свежая залежь характеризуется разрыхленной почвой и слабой ценотической замкнутостью. Это способствуют приживанию молодого поколения всех без исключения видов растений, присутствующих на соседних нераспахиваемых лугах, в том числе и василисника светлого. Плотность ценопопуляции василисника максимальная – 26 особей на 1 м^2 . Онтогенетический спектр – полночленный одновершинный с максимумом на взрослых особях (Рис. 2, а). Значительное участие *j*-и *im*-растений определяется тем, что на заброшенной пашне еще нет ценотически замкнутых группировок, которые препятствуют приживанию молодого поколения растений. Высокая плотность ν -особей, видимо, обусловлена быстрым взрослением молодых растений и относительно большой длительностью этого состояния. Генеративный период представлен растениями всех онтогенетических состояний: g_1 , g_2 и g_3 . Преобладание g_1 - и g_2 -особей связано с тем, что залежь заброшена всего 15 лет назад и за это время только небольшая часть генеративных растений перешла в g_3 состояние.

Ежегодно косимые луга, которые не распахивались. Здесь плотность ценопопуляции василисника – 14 особей на 1 м^2 . Это почти в два раза меньше, чем на косимой залежи. Относительно небольшая плотность ценопопуляции, видимо, связана с тем, что на нераспахиваемых лугах сформирована ценотически замкнутая среда. Онтогенетический спектр остается полночленным (Рис. 2, б). Это определяется наличием нарушений, созданных роющими животными, где успешно приживается и развивается молодое семенное поколение. Генеративный период представлен растениями всех онтогенетических состояний: g_1 , g_2 и g_3 . Для g_1 - и g_2 -особей характерна достаточно высокая плотность, а для g_3 – более низкая.

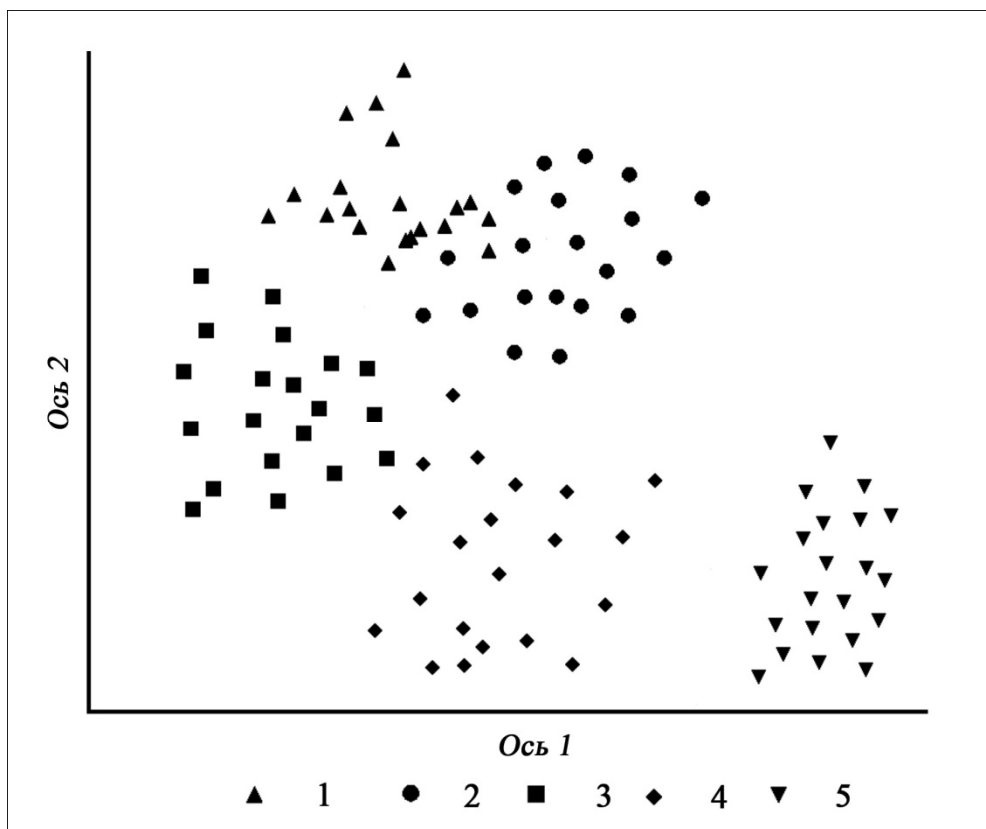


Рис. 1. Результаты DCA-ординации учетных площадок с *Thalictrum lucidum* в осях наибольшего варьирования онтогенетического состава. 1 – ежегодно косимый луг, сформировавшийся на заброшенной пашне; 2 – ежегодно косимый луг, который не распахивался; 3 – луг, косимый раз в 2-3 года; 4 – луг, заросший кустарниками и подростом деревьев; 5 – луг, заросший деревьями

Луга, косимые раз в два-три года. Плотность ценопопуляции василисника – 7 особей на 1 м^2 . Это почти в четыре раза ниже, чем на косимой залежи. Существенное снижение численности связано с дальнейшим возрастанием ценотической замкнутости сообщества.

Онтогенетический спектр – неполночленный правосторонний с максимумом на g_2 -растениях (Рис. 2, в). Отсутствие j - и небольшое число im -растений определяется несколькими причинами. Во-первых, при отсутствии сенокоса на лугах остается ветошь, которая затрудняет поступление семян на поверхность почвы. Во-вторых, формирующееся высокотравье вытесняет ранее прижившиеся особи василисника.

Луга, заросшие кустарниками и подростом деревьев, формируются при отсутствии сенокоса в течение 4-10 лет. Плотность ценопопуляции василисника – 2 особи на 1 м^2 . Это в 14 раз ниже, чем на косимой залежи. Онтогенетический спектр – неполночленный одновершинный с максимумом на g_2 -растениях (Рис. 2, г). В нем отсутствуют j -особи. Плотность особей онтогенетических состояний прегенеративного периода минимальна: молодое поколение представлено

единичными *im*-и *v*-особями. Растения генеративного периода тоже немногочисленны. При такой чрезвычайно низкой плотности особей оборот поколений в ценопопуляции василисника постепенно становится невозможен. Такое состояние ценопопуляции определяется формированием яруса кустарников и подроста деревьев, который затеняет светлюбивые особи василисника.

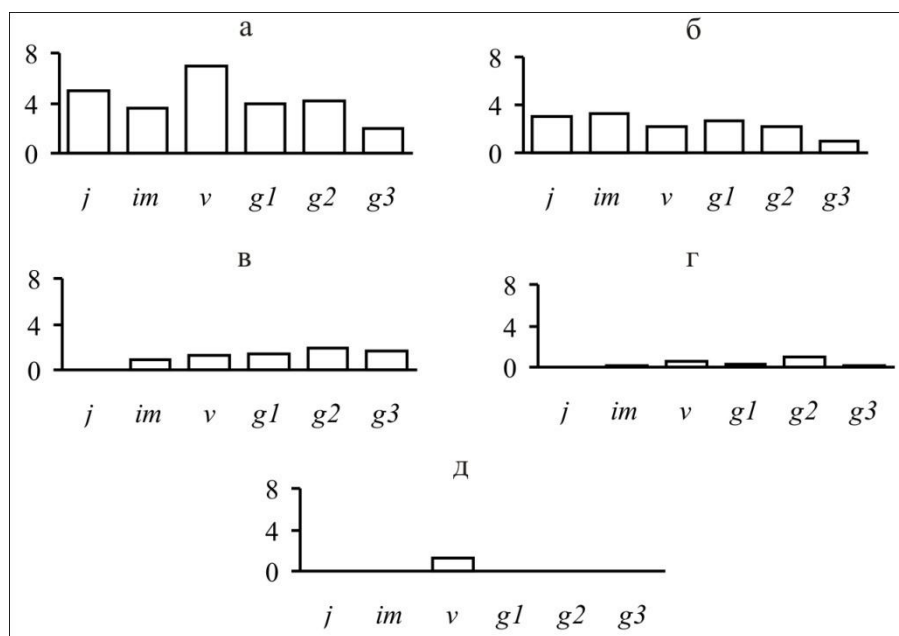


Рис. 2. Влияние разных режимов сенокоса на состояние ценопопуляций *Thalictrum lucidum*. По оси абсцисс – онтогенетические состояния, по оси ординат – средняя плотность особей на 1 м². а – ежегодно косимая залежь; б – ежегодно косимый луг, который не распахивался; в – луг, косимый раз в два-три года; г – луг, заросший кустарниками и подростом деревьев; д – луг, заросший деревьями

Луга, заросшие деревьями, появляются при отсутствии сенокоса 11-20 и более лет. Плотность ценопопуляции василисника – 1 особь на 1 м². Это в 26 раз ниже, чем на косимой залежи. Онтогенетический спектр – фрагментарный, в нем отмечены только единичные особи прегенеративного периода (Рис. 2, д). Видимо, они появляются в результате нерегулярного заноса семян. Отсутствие плодоносящих растений определяется недостаточным световым довольствием под пологом деревьев, что делает невозможным нормальное онтогенетическое развитие внедрившихся растений василисника. Это свидетельствует о неизбежной гибели его популяции.

Закключение. Установлено, что наиболее благоприятные условия для василисника светлого складываются в сообществах с регулярным сенокосом. Здесь его ценопопуляции характеризуются полночленными онтогенетическими спектрами и относительно высокой плотностью особей. При отсутствии сенокоса луга зарастают древесной растительностью, которая,

перехватывая свет, постепенно вытесняет ценопопуляции василисника из сообществ. Это подтверждают неполночленные и фрагментарные онтогенетические спектры, а также чрезвычайно низкая плотность особей.

Литература.

Багдасарова Т.В., Барыкина Р.П., Луферов А.Н. Род василисник // Биологическая флора Московской области. – М., 1993. Вып. 9. Ч. 1. – С. 83-111. Горнов А.В. Онтогенез василисника светлого // Труды VII международной конференции по морфологии растений, посвященной памяти Ивана Григорьевича и Татьяны Ивановны Серебряковых. – М., 2004. – С. 67-68. Джонгман Р.Г.Г., Тер Браак С.Дж.Ф., Ван Тонгерен О.Ф.Р. Анализ данных в экологии сообществ и ландшафтов. – М., 1999. – 306 с. Жукова Л.А. Популяционная жизнь луговых растений. – Йошкар-Ола, 1995. – 224 с. Работнов Т.А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Геоботаника. – М.-Л., 1950. Вып. 6. – С. 7-204. Работнов Т. А. О некоторых терминах, используемых при изучении фитоценологических ценопопуляций // Бюлл. МОИП. Отд. биол. – 1989. Т. 94. Вып. 5. – С. 91-94. Растительность европейской части СССР. – Л., 1980. – 431 с. Уранов А.А. Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов // Биологические науки. – 1975. № 2. – С. 7-34. Ценопопуляции растений (основные понятия и структура). – М., 1976. – 216 с. Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии). – М., 1988. – 183 с.

АНАТОМО-ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ЛИПЫ СЕРДЦЕЛИСТНОЙ В УСЛОВИЯХ УРБАНИЗИРОВАННОЙ СРЕДЫ

Грошева Н. П.

Марийский государственный университет, г. Йошкар-Ола,
ecology@marsu.ru

В настоящее время в связи с проблемой загрязнения окружающей среды большой интерес представляют работы, в которых изучаются анатомо-физиологические особенности строения листьев, вызванных воздействием загрязняющих веществ на растения.

Целью работы было выявление анатомо-физиологических особенностей липы сердцелистной (*Tilia cordata* Mill.) в условиях городской среды.

Объектом исследования явились листья *T. cordata*, взятых с удлинённых побегов прошлого года, находящихся в средневозрастном генеративном состоянии. Исследования проводили в двух районах г. Йошкар-Олы, различающихся уровнем загрязнения атмосферного воздуха: слабозагрязнённое местообитание – ул. Осипенко (район Республиканской больницы) и район с умерённым уровнем загрязнения – ул. Суворова (район ОАО «Марийский машиностроительный завод»). Результаты были обработаны статистически с помощью t-критерия Стьюдента. Отличия считались значимыми при доверительном уровне $p < 0,05$ (Плохинский, 1970).

Водный баланс растений, степень их оводнённости – важнейший показатель водного режима растений, отношение его к почвенной и атмосферной засухе. Определение содержания воды в листьях даёт

возможность выяснить эколого-физиологические особенности растений, узнать механизм их адаптации к условиям среды (Слейчер, 1970).

Из данных Рисунка 1 А видно, что у растений *T. cordata*, произрастающих в условиях умеренного уровня загрязнения, содержание общей воды в листьях было в 1,8 раза меньше по сравнению с растениями, произрастающими в слабо загрязненном местообитании. Однако только по содержанию общей воды нельзя судить об устойчивости растений. В связи с этим параллельно с определением содержания общей воды нами были проведены экспериментальные исследования по изучению содержания свободной воды.

У растений *T. cordata* содержание свободной воды в листьях растений, произрастающих в слабо загрязненном местообитании было в 2,2 раза больше по сравнению с растениями, произрастающими в районе с умеренным уровнем загрязнения (Рис. 1 Б). По данным Н.А. Гусева (1966), содержание свободной воды определяет интенсивность физиологических процессов, что является показателем интенсивно протекающих процессов обмена.

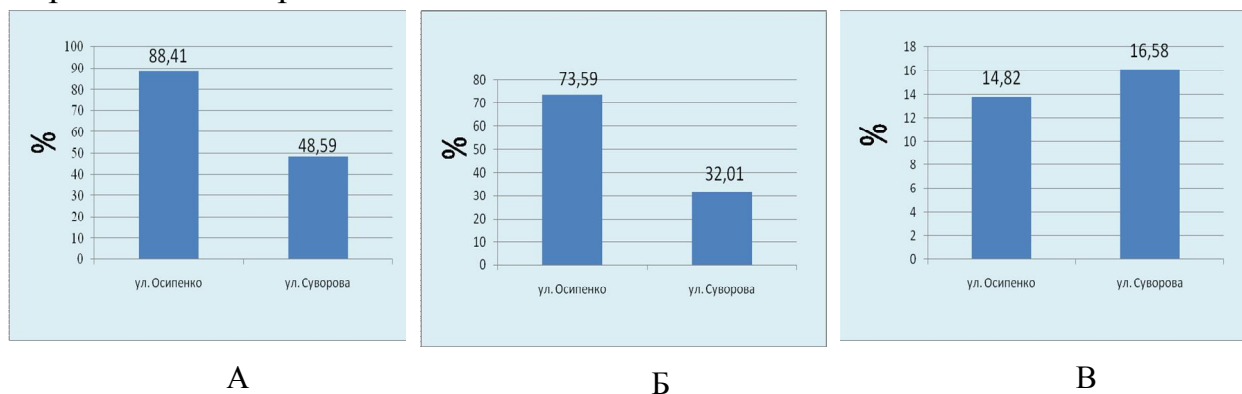


Рис. 1. Показатели водного режима в листьях *T. cordata*: А – общей воды; Б – свободной воды; В – связанной воды

С целью более объективного изучения процессов адаптации к загрязнению атмосферного воздуха нами также было изучено содержание связанной воды в листьях *T. cordata*. Исходя из полученных данных видно, что содержание связанной воды в листьях растений *T. cordata*, произрастающих в слабо загрязненном местообитании, было меньшим (Рис. 1 В).

В водном балансе растений важная роль принадлежит процессу отдачи воды – транспирации, которая отражает воздействие внешних факторов и внутреннее состояние организма. Определение интенсивности транспирации показало, что загрязнение атмосферного воздуха достоверно снижает интенсивность транспирации у растений,

произрастающих в условиях умеренного уровня загрязнения (Рис. 2). Уменьшение транспирации у растений, произрастающих в условиях умеренного загрязнения, может быть связано со снижением испарения воды с поверхности клеток в межклетники за счет возрастания водоудерживающей способности цитоплазмы и клеточных стенок.

Водный потенциал показывает, в каких условиях водоснабжения находится растение. Определение водного потенциала в листьях растений *T. cordata*, произрастающих в разных условиях загрязнения, показало (Рис. 3), что листья растений, произрастающих в слабо загрязненном местообитании, характеризовались большей величиной водного потенциала по сравнению с листьями растений, произрастающих в районе с умеренным уровнем загрязнения. Таким образом, жизнедеятельность растения *T. cordata* во многом определяется адаптивными изменениями ее водного режима.

Нами изучалась потеря воды, характеризующая водоудерживающую способность. Исследования показали, что большей водоудерживающей способностью обладали растения, произрастающие в условиях умеренного уровня загрязнения (Рис. 4).

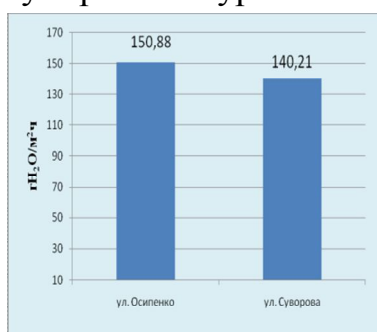


Рис. 2. Интенсивность транспирации в листьях *T. Cordata*

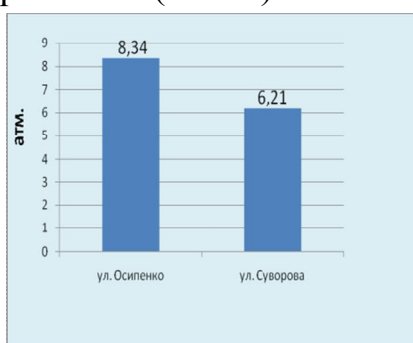


Рис. 3. Водный потенциал в листьях *T. Cordata*

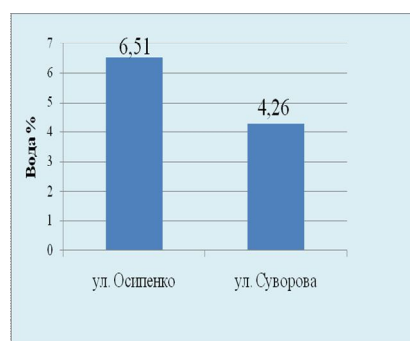


Рис. 4. Водоудерживающая способность *T. cordata*

Растительный организм — открытая система, непрерывно взаимодействующая с окружающей средой, поэтому в условиях загрязнения у растений изменяются показатели анатомо-морфологической структуры листьев растений. Как показали проведенные нами исследования, высота верхнего эпидермиса у листьев *T. cordata*, произрастающей в слабо загрязненном местообитании, была меньше в 1,5 раза, по сравнению с растениями, произрастающими в условиях умеренного уровня загрязнения (Рис. 5 А). Что же касается палисадной ткани, которая, как известно, вносит значительный вклад в фотосинтетическую деятельность листа (Васильев, 1988), то, как показали

исследования, она сильнее развита (в 1,5 раза) в листьях *T. cordata*, произрастающей в районе с умеренным уровнем загрязнения и слабее в листьях растений, произрастающих в слабо загрязненном местообитании (Рис. 5 Б).

Высота губчатой ткани также подвержена изменениям в зависимости от условий местообитания растений, а именно большее развитие губчатой ткани – в 1,4 раза наблюдалось у листьев *T. cordata*, произрастающей в слабо загрязненном местообитании (Рис. 5 В). Разнообразие эпидермального комплекса отражает условия обитания (освещение, водоснабжение) и зависит от толщины оболочек, наличия кутикулы и воска, количества и типов трихом и эмергенцев, числа и размещения устьиц (Бавтуто, 1997). Как показали исследования, высота нижнего эпидермиса сильнее развита (в 1,2 раза) у листьев растений, произрастающих в условиях слабого загрязнения (Рис. 5 Г). Определение толщины листовой пластинки *T. cordata* показало, что она меняется в зависимости от уровня загрязнения окружающей среды. Так, у растений исследуемого нами вида максимальная толщина листовой пластинки была отмечена у листьев растений, произрастающих в слабо загрязненном местообитании (Рис. 5 Д). Известно, что у одного и того же вида растений плотность и размеры устьиц в значительной степени зависят от экологических условий. Например, на листьях подсолнечника, растущего в условиях полного освещения, на 1 мм² листа приходится около 220 устьиц, а при небольшом затенении – около 140. Плотность устьиц обычно возрастает от нижних листьев к верхним (Заленский, 1985). Проведенные нами исследования показали, что количество устьиц на единицу листовой поверхности у исследованного нами вида растений меняется в зависимости от условий произрастания. У растений, произрастающих в условиях умеренного уровня загрязнения, количество устьиц на единицу площади оказалось больше в 1,2 раза, чем у листьев растений, произрастающих в слабо загрязненном местообитании (Рис. 5 Е).

Таким образом, растения *T. cordata*, произрастающие в слабо загрязненном местообитании, характеризовались большей оводненностью, повышенным содержанием свободной и меньшим содержанием связанной воды по сравнению с особями, произрастающими в районе с умеренным уровнем загрязнения. На физиологическом уровне адаптация растений *T. cordata* к комплексному воздействию загрязняющих веществ заключается в снижении интенсивности транспирации, водного потенциала, увеличении количества связанной воды и большей водоудерживающей способностью. В условиях

комплексного неблагоприятного воздействия факторов городской среды происходит изменение показателей анатомической структуры мезофилла листа. У мезофита *T. cordata* в условиях загрязнения преобладают некоторые ксероморфные признаки листовой пластинки, а именно: уменьшение толщины листовой пластинки, увеличение высоты верхнего эпидермиса, палисадной ткани, уменьшение высоты губчатой ткани и нижнего эпидермиса, увеличение числа устьиц на единицу площади, что служит адаптацией к условиям произрастания растений.

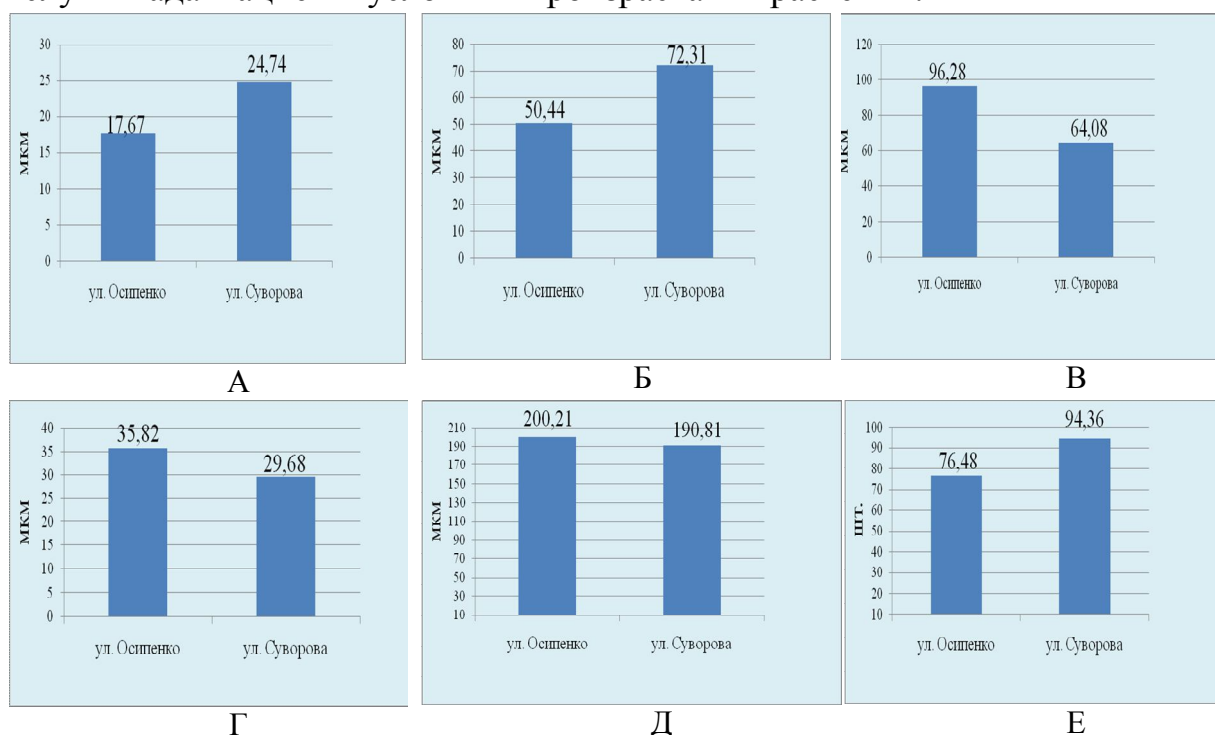


Рис. 5. Изменение анатомической структуры листа *T. cordata*: А – верхний эпидермис; Б – палисадная ткань; В – губчатая ткань; Г – нижний эпидермис; Д – толщина листовой пластинки; Е – число устьиц нижнего эпидермиса

Литература

Бавтуто Г.А. Морфология и анатомия растений / Г.А. Бавтуто. – Минск: Высшая школа, 1997. – 375 с. Гусев Н.А. Физиология водообмена у растений / Н.А. Гусев. – Казань: Изд-во Казанского ун-та, 1966. – 217 с. Заленский В.Р. Материалы к количественным анатомическим различиям листа одних и тех же растений / В.Р. Заленский. – Киев, 1985. – 353 с. Илькун Г.М. Загрязнение атмосферы и растения / Г.М. Илькун. – Киев: Наук. Думка, 1978. – 246 с. Плохинский Н.А. Биометрия / Н.А. Плохинский. – М.: изд-во Моск. ун-та, 1970. – 270 с. Слейчер Г. Водный режим растений / Г. Слейчер – М.: Мир, 1970 – 206 с.

Онтогенез *Scutellaria tuvensis* Juz.

Гусева А. А. ©

ЦСБС СО РАН, г. Новосибирск,

shurka.8989@list.ru

Scutellaria tuvensis Juz., (*Lamiaceae*) - эндемик Республики Тува. Произрастает в опустыненных степях на каменистых склонах скалах и осыпях (Флора Сибири, 1997).

Scutellaria tuvensis Juz. - полукустарничек с многочисленными одревесневающими в базальной части побегами. Все растение густо серовато-войлочное. Листья овальные, глубоко надрезанно-зубчатые, на длинных черешках. Цветки с короткими цветоножками собраны в головчатые соцветия. Чашечка с крупным придатком такой же длины, густоволосистая. Венчик сине-фиолетовый. Орешки почковидные, черные, мелкобугорчатые. Главный корень толстый, разветвленный, до 1,5 см толщиной (Флора Сибири, 1997).

Описание онтогенеза этого эндемичного вида ранее не производилось, поэтому целью данной работы является изучение особенностей онтогенеза *Scutellaria tuvensis* Juz.

Вид изучен в природных ценопопуляциях Республики Тыва. Для изучения онтогенетического состава ЦП закладывались площадки в 1м². Онтогенез описан по методике Т.А. Работнова (1950), А.А. Уранова и его учеников (Пошкурлат, 1941; Уранов, 1967; 1975; Ценопопуляции..., 1976, 1988; Жукова, 1995). При описании побегов использовалась классификация И.Г. Серебрякова (1962), М.Т. Мазуренко, А.П. Хохряков (1977).

Онтогенез особей *Scutellaria tuvensis* Juz. описан в опустыненной степи с преобладанием *Artemisia rutifolia*, *Caragana pygmae*, *Stipa gloriosa*.

Прорастание весеннее. Проростки представлены первичным укороченным побегом и главным корнем. Побег несет пару овальных семядольных листьев и 4 пары настоящих ассимилирующих листьев. Ширина 0,3 - 0,4 см, длина 0,4 - 0,5 см.

В ювенильном состоянии растение переходит в этот же год. Побег продолжает нарастать моноподиально: образуется 2 удлиненных метамера и 3 укороченных с листьями. Листовая пластинка длиной 0,5-0,6 см, шириной 0,4-0,5см. В пазухах листьев, на укороченной (базальной) и удлиненной частях побега, формируются розеточные побеги с 2-3 парами мелких листьев. Главный корень одревесневает, достигает 9 см, не ветвится.

На 2 год жизни растение переходит в *имматурное состояние*. Особи 5 – 7 см высотой. Моноподиальное нарастание сменяется симподиальным. Побеги ветвления дициклические (прирост первого года розеточный, второго - верхнерозеточный). Часть побегов ветвления становится побегами формирования. Начинается формирование скелетных осей. Главный корень утолщается 0,1-0,2см.

В *виргинильном состоянии* скелетные оси состоят из базальных частей побегов II и III порядка, на них сохраняются спящие почки. Главный корень 10-12 см в длину, ветвится до II порядка.

Молодое генеративное состояние – продолжается формирование составной скелетной оси (ССО). Побеги формирования развиваются из спящих почек, образуется 2-5 симподиально нарастающих разновозрастных скелетных осей. Число генеративных побегов (8-10) превышает число вегетативных (5-7). Главный и боковые корни утолщаются.

Средневозрастное генеративное состояние – число скелетных осей увеличивается до 5-7, состоит из 4-6 составных частей. Генеративные побеги ветвятся, параклади повторяют структуру побега. Соцветие – кистевидный тирс, состоящий из супротивно расположенных сближенных монохазиев. Главный корень толщиной 0,5-1 см, боковые 0,3-0,4 см, ветвятся до III-IV порядка.

Старое генеративное состояние – растение представлено плотным кустом. Наблюдается отмирание скелетных осей. Ветвление происходит за счет спящих почек. Общее число живых побегов уменьшается до 10-15. Главный и боковые корни с сильно выраженными продольными складками и следами от отмерших мелких боковых корней.

В изученной ценопопуляции субсенильные и сенильные особи не были обнаружены, что связано с быстрым отмиранием особей.

Таким образом, *Scutellaria tuvensis* – полукустарничек. Онтогенез простой, неполный. Нарастание особей происходит симподиально, кусты образованы многолетними скелетными осями. Побеги формирования дициклические, развиваются из спящих почек, прирост первого года розеточный, прирост второго года верхнерозеточный. Ветвление происходит за счет дициклических побегов ветвления. Главный корень сохраняется в течение всей жизни.

Литература

Жукова Л.А. Популяционная жизнь луговых растений. – Йошкар-Ола, 1995.-223 с. Мазуренко М.Т., Хохряков А.П. Структура и морфогенез кустарничков. М., «Наука», 1977. Пошкурлат А.П. Строение и развитие дерновин чия // Учен. зап. МГПИ им. В.И. Ленина, каф. бот., 1941. – Т. 30, вып. 1. – С. 101-151. Работнов Т.А. Вопросы изучения состава популяций для целей фитоценологии // Проблемы ботаники. – М.; Л.: Изд-во Наука, 19506. – Т. 1. – С. 465-483. Серебряков И.Г. Экологическая морфология растений. Жизненные формы покрытосеменных и хвойных. – М.: Высшая школа, 1962. – 83 с. Уранов А.А. Онтогенез и возрастной состав популяций. В книге Онтогенез и возрастной состав популяций цветковых растений. М.: 1967. – С. 3-8. Уранов А.А. Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов // Науч. докл. высш. школы. Биол. науки. – 1975.- № 2. – С. 7-34. Флора Сибири. Н.: Наука, 1997. – Т. 11. Ценопопуляции растений (Основные понятия и структура). – М.: Наука, 1976.-215 с. Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии). – М.: Наука, 1988.-182 с

СТРУКТУРА ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ АДОНИСА ВЕСЕННЕГО (*ADONIS VERNALIS* L.) В САРАТОВСКОМ ЗАВОЛЖЬЕ

Давиденко О. Н. , Невский С. А.

Саратовский государственный университет имени Н.Г.Чернышевского,
г. Саратов, biosovet@sgu.ru

Adonis vernalis L. – евроазиатский вид, распространенный в лесостепной и частично степной полосе. Ареал – от Пиренейского полуострова до Верхнего Енисея (Флора Восточной Европы, 2001). Произрастает в степных и экотонных сообществах, в разреженных березовых лесах, на остепненных лугах (Атлас ареалов и ресурсов, 1976).

Вид внесен в Красную книгу Саратовской области (2006) со статусом 2 (V) – уязвимый вид.

Целью данной работы было выявление особенностей популяционной структуры *A. vernalis* в разных условиях произрастания и оценка возрастной структуры ценопопуляций (ЦП) вида на территории Саратовского Заволжья. При изучении онтогенетической структуры использовались диагнозы и ключи, разработанные для данного вида Н. В. Саидовой (2009). Изучение ценопопуляций адониса весеннего проводилось в 2007-2011 годах на территории шести административных районов Левобережья Саратовской области. Всего изучено 25 ценопопуляций.

Спектр занимаемых адонисом весенним степных сообществ достаточно широк: от наиболее влажных вариантов сообществ с доминированием мятлика узколистного (*Poa angustifolia* L.) по склонам и днищам неглубоких балок до белополынно-типчаковых фитоценозов на солонцеватых почвах. Все сообщества подвержены в той или иной степени антропогенному воздействию в виде выпаса скота. Большая часть ЦП испытывает постоянный, но умеренный пастбищный пресс.

Численность ЦП адониса на изученной территории составляла от 28 до 2500 особей, плотность 0,23-2,6 ос/м². Расположение особей случайно-групповое; группы образованы в основном виргинильными или средневозрастными генеративными растениями. В целом, было отмечено, что численность ЦП меньше на территориях с более сильным пастбищным прессом. Растения адониса скотом не поедаются, но испытывают на себе механическое воздействие в виде вытаптывания. Общая динамика численности в ценопопуляциях по годам практически не варьирует, что обусловлено длительностью онтогенеза адониса весеннего (более 100 лет). За период исследования колебания численности в пределах большинства изученных ЦП не превышали 2-5% от общего числа особей. В основном увеличение численности было вызвано дружным прорастанием семян и образованием проростков, однако большинство их достаточно быстро погибало. В двух ЦП в 2011 г. было отмечено резкое сокращение числа особей в результате сильного антропогенного воздействия (прокладка полевой дороги в весенний период).

В 93% изученных ЦП онтогенетический спектр является неполночленным (отсутствуют сенильные растения). В онтогенетической структуре ценопопуляций *A. vernalis* на территории Саратовского

Заволжья преобладают в основном молодые и зрелые генеративные, а также виргинильные особи, что соответствует характерному онтогенетическому спектру (ХОС) данной биоморфы. По классификации Л. Б. Заугольной (1994), для *A. vernalis*, как вида со сложным онтогенезом, неглубоким омоложением, развивающегося по моноцентрическому типу, ХОС является центрированным, т.е. для такого онтогенетического спектра характерно преобладание генеративных растений (g_1 и g_2), что говорит о дефинитивном, т.е. устойчивом состоянии ценопопуляций *A. vernalis*.

На территории Саратовского Заволжья онтогенетическая структура *A. vernalis* хотя и поливариантна в разных ценопопуляциях, тем не менее однотипна, имеет центрированный вид онтогенетического спектра и довольно стабильна в динамике.

Литература

Атлас ареалов и ресурсов лекарственных растений СССР /Под ред. Чикова П.С. – М.: ГУГК, 1976. – 340 с. Заугольная Л.Б. Структура популяций семенных растений и проблемы их мониторинга: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. СПб., 1994. – 70 с. Красная книга Саратовской области. Грибы, лишайники, растения, животные. – Саратов: Изд-во Торгово-промышленной палаты Саратов. обл., 2006. – 528 с. Саидова Н. В., Любарский Е.Л. Диагнозы и ключи онтогенетических состояний *Adonis vernalis* L. на территории РТ // Ученые записки КГУ, 2009. – № 2, Т. 4 – С. 150-157. Флора Восточной Европы / Под ред. Н. Н. Цвелева. – СПб.: Изд-во СПХФА, 2001. – Т. 10. – 670 с.

ПОБЕГОВАЯ СИСТЕМА СЕМЕННЫХ ОСОБЕЙ ХМЕЛЯ ОБЫКНОВЕННОГО (*HUMULUS LUPULUS* L.) КАК МОРФОФУНКЦИОНАЛЬНАЯ СТРУКТУРА

Дегтерева О. П.

Вятский государственный гуманитарный университет, г. Киров,

botany@vshu.kirov.ru

Humulus lupulus – явнополицентрическая, длиннопобеговая, вегетативно-подвижная, многолетняя, поликарпическая, вьющаяся или стелющаяся, длиннокорневищная, летне-зеленая травянистая лиана с нормальной полной специализированной морфологической дезинтеграцией; геофит. Это сложный индивид, представленный в надземной части монокарпическими (в смысле И. Г. Серебрякова (1952) или вегетативными побегами с неполным циклом развития (Дегтерева, Савиных, 2011).

Структуру побеговой системы изучили на примере особи с левобережья р. Буртечка (правый приток р. Вятка) в окрестностях д. Ахпай Малмыжского района Кировской области. Это лесостепной участок в пределах хвойно-широколиственных лесов (Исупова, 1997).

Структурно побеговая система хмеля представлена центрами закрепления (ЦЗ): первичным кустом и несколькими парциальными

кустами или совокупностью последних, 5-6 порядков ветвления, соединенными между собой коммуникационными структурами, образованными из многолетних геофильных участков монокарпических побегов. Подземная часть ЦЗ составлена резидами из базальных частей монокарпических побегов прошлых лет нескольких порядков ветвления, коммуникационными структурами, главным и придаточными корнями. В основании резидов у взрослых и старых кустов располагаются попарно спящие почки, у молодых – почки регулярного возобновления. Геофильные побеги на начальных этапах развития могут быть а) с верхушечной почкой, из которой в будущем году сформируется надземная часть; б) с отмершей верхушкой и двумя пазушными крупными почками. И те, и другие могут стать основой для формирования ЦЗ. Как коммуникационные структуры они достигают до 1 см в диаметре и от 30 см до 1,5-2 м длиной. В отдельных участках имеют придаточные корни. Корней в ЦЗ немного (до 4 в каждом); они до 1,5 см в диаметре, уходят на глубину до 3 и более метров. Основные функции подземной части особи: закрепление в почве, расселение, запас питательных веществ и место сосредоточения резервных почек.

Надземная часть ЦЗ состоит из вегетативно-генеративных и вегетативных побегов за исключением их базальных участков. При наличии опоры они вегетативно-генеративные, вьющиеся, без неё – стелющиеся вегетативные. Эти части побеговой системы выполняют ассимилирующую и репродуктивную функции, а также расположения особи в пространстве и поиск опоры. На начальных этапах фазы вегетативного ассимилирующего побега они со слабо развитыми листьями, прямостоячие. В поиске опоры несколько побегов свиваются, укрепляясь таким образом в пространстве. Далее они совместно располагаются на опоре.

Общая площадь, занятая особью - 4 м². В составе её 10 ЦЗ с разными порядками ветвления исходных побегов. В основе всей системы находится первичный куст с хорошо выраженным главным левозакрученным корнем, диаметром до 10 см и уходящим на глубину более 2 метров (в литературе есть сведения (Ляшенко, 1982) о проникновении корней на глубину 5 м и более). Надземная часть этого куста образована несколькими небольшими вегетативными побегами. Спящие почки группируются по 4 и более. Парциальные кусты, сформировавшиеся на базе побегов средних порядков ветвления, содержат до 10-12 надземных вегетативно-генеративных побегов, наиболее молодые на периферии особи – несколько вегетативно-генеративных и даже вегетативных побегов. В пределах особи можно выделить несколько зон: внедрения (первичный куст), освоения

(парциальные кусты с большим числом вегетативно-генеративных побегов) и расселения (крайние ЦЗ).

Литература

Дегтерева О.П., Савиных Н.П. Биоморфологические аспекты интродукции и выращивания *Humulus lupulus* L. // Научные ведомости Белгородского государственного университета. – 2011. – №9 (104). – Выпуск 15/1. – С. 5-9. Исунова Е.М. Рельеф // Энциклопедия земли Вятской. / Отв. Ситников В. А. — Киров: ГИПП «Вятка», 1997. — Т. Том VII — Природа. — С. 112-137. Ляшенко Н.И. Культура хмеля // Хмель и хмелевые препараты в пивоварении. — М.: Легкая и пищевая промышленность, 1982. — С. 5-9. Серебряков И. Г. Морфология вегетативных органов высших растений. М.: Сов. наука, 1952. 391 с.

СТРУКТУРА ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ *DRACOCERPHALUM PALMATUM* STEPHAN В ВОСТОЧНОЙ СИБИРИ.

Денисова Г. Р.

Центральный сибирский ботанический сад СО РАН, г. Новосибирск,
gulnoria@mail.ru

Dracosephalum palmatum Stephan - змееголовник дланевидный - представитель секции *Palmata* A. Budantz., рода *Dracosephalum*, семейства *Lamiaceae*.

По данным Флоры СССР (1954), змееголовник дланевидный распространен в Восточной Сибири и на Дальнем Востоке. *D. palmatum* произрастает в подгольцовом и гольцовом поясах, в лиственничных рединах, в зарослях кедрового стланика, на открытых сухих склонах, щебнистых осыпях, песчаных речных наносах и скалах (Флора Сибири, 1997).

По нашим данным, особи *D. palmatum* обладают морфологической поливариантностью, которая является одним из основных факторов, определяющих тип онтогенетической структуры ценопопуляций (ЦП).

Именно поэтому целью нашей работы было установить тип биоморфы и изучить онтогенетическую структуру ЦП *D. palmatum* в разных эколого-ценотических условиях обитания.

Биоморфа особей и онтогенетическая структура ЦП *D. palmatum* изучены в двух ЦП. ЦП №1 исследовалась на южном мелкощебнистом склоне с крупным щебнем с уклоном в 25° в разнотравно-злаковом сообществе (*Festuca lenensis* Drob., *Elytrigia villosa* (Drob.) Tzvelev, *Carex pediformis* C.A. Mey., *Phlox sibirica* L., *D. palmatum*, *Vicia multicaulis* Ledeb.) в окрестностях пос. Сангар; ЦП №2 - на остепненном склоне среди лиственнично-березового леса в разнотравном петрофитном сообществе (*Larix cajanderi* Mayr, *Dracosephalum palmatum*, *Chamaenerion angustifolium* (L.) Scop., *Saxifraga omoljensis* A.P. Khokhr., *Rosa acicularis* Lindl., *Carex pediformis* C.A. Mey), расположенном на 651 км Магаданской трассы в Якутии.

Было установлено, что у особей *D. palmatum*, в зависимости от подвижности субстрата, формируются две жизненные формы. Так, на незакрепленном субстрате *D. palmatum* - стержнекорневой (каудексовый) подушковидный полукустарничек, на закрепленном субстрате - длиннокорневищно-стержнекорневой (каудексовый) полукустарничек.

Исходя из типа биоморфы, особенностей онтогенеза и способа самоподдержания для ценопопуляций *D. palmatum* отмечаются два типа характерного спектра (в понимании Л.Б. Заугольной (1994)). Характерный онтогенетический спектр стержнекорневого (каудексового) подушковидного полукустарничка *D. palmatum* - центрированный, он определяется семенным способом самоподдержания ЦП, быстрым темпом развития особей в прегенеративном, постгенеративном периодах и длительным ходом развития в зрелом генеративном состоянии. А в ЦП особей, которые формируют жизненную форму длиннокорневищно-стержнекорневой (каудексовый) полукустарничек, характерный спектр - бимодальный, он также определяется биологией вида, т.е. семенным и хорошим вегетативным возобновлением с образованием разновозрастных партикул, большей части омоложенных до виргинильного состояния, и длительным ходом развития особей в старом генеративном состоянии. При этом вновь возникшие дочерние особи виргинильного состояния чаще всего имеют сокращенный онтогенез и быстро стареют.

Онтогенетические спектры исследованных ЦП *D. palmatum* - левосторонний и бимодальный.

В ЦП *D. palmatum*, изученной в разнотравно-злаковом сообществе на незакрепленном субстрате (ЦП 1), формируется левосторонний спектр, а в ЦП, исследованной в разнотравном петрофитном сообществе на закрепленном субстрате (ЦП 2) – бимодальный (Табл.). Различие реального и характерного спектров ЦП №1 объясняется тем, что эта ценопопуляция – пионерная, она располагалась на откосе отвала, образованного вследствие выравнивания склона тракторной техникой, вследствие чего образовались свободные участки, что способствовало быстрому появлению подроста *D. palmatum*. Об этом свидетельствует высокий процент особей прегенеративного состояния 93,9%. Реальный спектр ЦП 2 соответствует характерному.

Все изученные ЦП *D. palmatum* нормальные, полночленные. ЦП №1 по абсолютному доминированию онтогенетических групп (по классификации А.А.Уранова и О.В. Смирновой, 1969) можно отнести к молодой ($\Delta=0,07$), а ЦП №2 к зрелой ($\Delta=0,44$), а по классификации "Δ-ω"

(Животовский, 2001) ЦП с левосторонним спектром (ЦП №1) - молодая, с бимодальным (ЦП №2) – переходная (Табл.).

Таблица

Характеристика ценопопуляций *D. palmatum* Stephan

№ЦП	j	im	v	g1	g2	g3	ss	s	Δ	ω
1	30,7	52,5	10,7	1,9	1,9	1,1	0,8	0,4	0,07	0,20
2	0,4	0,4	42,2	11,3	6,5	13,1	17,4	8,7	0,44	0,52

Таким образом, в зависимости от подвижности субстрата, у особей *D. palmatum* формируется две жизненных формы. Определяющим фактором, влияющим на тип онтогенетической структуры ЦП *D. palmatum*, является не только жизненная форма особей, ход онтогенеза, эколого-фитоценотические условия обитания, но и антропогенная нагрузка.

Литература

Животовский Л.А. Онтогенетическое состояние, эффективная плотность и классификация популяций //Экология/ Екатеринбург, 2001. – № 1. – С. 3 - 7. Заугольнова Л.Б. Структура популяций семенных растений и проблемы их мониторинга: Автореф. дис. ... док. биол. наук. - СПб., 1994. - 70 с. Уранов А.А., Смирнова О.В. Классификация и основные черты развития популяций многолетних растений //Бюл. МОИП. Отд. биол., 1969 -Т. 74, вып. 2. - С. 119 - 134. Флора Сибири. - Новосибирск.: Наука, 1997.- Т.11.- С.179. Флора СССР.- М-Л: изд-во: Академии наук СССР, 1954. – Т. XX. - 556 с.

СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИЙ НЕКОТОРЫХ ТОНКОКОРНЕВИЩНЫХ ПАПОРОТНИКОВ

Денченкова Е. В.

Смоленский государственный университет, г. Смоленск,
denchenkova81@mail.ru

Среди многообразия жизненных форм папоротников выделяют тонкокорневищные безрозеточные виды. К ним и относятся телиптерис болотный (*Thelypteris palustris* Schott), фегоптерис связывающий (*Phegopteris connectilis* Michx. Watt), ризоматоптерис горный (*Rhizomatopteris montana* (Lam.) Khokhr.). Эти виды являются слабоизученными, наибольший интерес представляет структура их популяций. В структуре популяций папоротников выделяют возрастную зональность. По периферии располагается зона освоения. Здесь находятся дистальные участки корневищ, мало развернувших вай, но много улиток. Далее расположена зона насыщения, где отмечается максимальная плотность вай, а также большое число корневищ, несущих улитки. В самом центре - зона дряхления, в ней плотность вай уменьшается, на корневищах содержится небольшое количество улиток,

преобладают процессы разрушения. В нашем исследовании нам удалось выделить перечисленные зоны для *Ph. connectilis*, *Rh. montana*. При изучении популяций *Th. palustris* были выявлены отличия от описанных в литературе вариантов.

Наши исследования проводились с мая по август 2006-2009 годов на территории НП «Смоленское Поозерье», расположенного на северо-западе Смоленской области, в окрестностях озер Чистик и Рытое, где произрастают *Th. palustris*, *Ph. connectilis*, и в августе 2006 года на территории Государственного национального заповедника «Пинежский», расположенного на территории Пинежского района Архангельской области, где изучались популяции *Rh. montana*.

Для анализа надземной структуры популяций закладывали площадки размером 9 м², подсчитывали количество вай на этом участке, определяли степень их покрытия сорусами, наносили их на карту-схему. Выделяли функционально неравноценные зоны по плотности расположения вай на площадке, подсчитывали количество вай в данных зонах. При изучении подземной структуры в каждой из выявленных функциональных зон мы закладывали площадки 1 м². Извлекали корневища из земли, в лаборатории зарисовывали схемы расположения корневищ, производили промеры (длина междоузлий, длина годичного прироста, количество вай, образовавшихся за один вегетационный период), определяли частоту ветвления корневищ.

Проанализировав надземную и подземную структуру популяций, выделили три неравноценные зоны (освоения, насыщения, дряхления). В зоне освоения расположены вайи, не покрытые сорусами или покрытые лишь частично, но их процент невысок. Зона насыщения содержит как полностью покрытые сорусами вайи (11% у *Th. palustris*, 19% у *Ph. connectilis* и 70% у *Rh. montana* в среднем от общего количества), так и частично покрытые сорусами (40%, 69% и 27% соответственно), они принадлежат спороносящим особям. Процент вай, не покрытых сорусами, невелик у *Rh. montana* (3%), *Ph. connectilis* (9%) и достаточно высок у *Th. palustris* (49%). В зоне дряхления большую часть составляют вайи, не покрытые сорусами. Максимальная плотность расположения вай соответствует зоне насыщения и составляет 25 шт/м² для *Th. palustris*, 26 шт/м² для *Ph. connectilis* и 24 шт/м² для *Rh. montana*. Минимальная плотность в нашем случае наблюдается в зоне дряхления популяций и составляет 4, 5,2 и 9 шт/м² соответственно. Но необходимо отметить, что в структуре популяций *Th. palustris* в зоне освоения можно выделить две подзоны. Первая, с высокой плотностью вай, располагается на периферии

популяции, на расстоянии 1,5 – 2 метров от берега озера, плотность расположения вай даже выше, чем в зоне насыщения (29 шт/м², против 25 шт/м²). Корневища в этой подзоне ветвятся 2 раза в год и ежегодно на них образуются 4-5 вай. Вторая, подзона с низкой плотностью вай, располагается ближе к берегу озера и граничит с зоной насыщения. Плотность расположения вай составляет 6 – 7 шт/м², корневища ветвятся 1 раз в 3 – 4 года.

При рассмотрении взаимного расположения корневищ в почве мы выяснили, что они размещаются «этажами». Самые нижние «этажи» образованы старыми корневищами, здесь преобладают процессы разрушения и максимальная длина выделяемых без повреждений участков не превышает 7-10 см. Эти слои обнаруживаются только в зоне дряхления у изученных видов, их условный возраст составляет несколько десятков лет, более точно определить его невозможно из-за преобладания деструктивных процессов. Средние «этажи» содержат более молодые корневища, фрагменты, извлекаемые без повреждений, достигают 20 - 35 сантиметров. Большое их количество находится в зоне насыщения. И, наконец, самые длинные участки мы извлекали из самых верхних этажей, наиболее приближенных к поверхности почвы. Для *Ph. connectilis* и *Rh. montana* их длина достигает 100 сантиметров (возраст в среднем 15 лет), для *Th. palustris* 300 и более сантиметров у наплывающих на водную гладь участков (возраст в среднем 15-18 лет).

У *Th. palustris* расположенной на периферии популяции в зоне освоения, корневища начинают часто ветвиться, это происходит 3-4 раз в год, длина междоузлий уменьшается до 4 сантиметров. Увеличивается количество разворачиваемых за вегетационный период вай (до 5 штук). Изменяется и «этажная» организация участков популяции: насчитывается до 5-6 слоев, что совпадает с таковым в зоне дряхления. Но необходимо отметить, что деструктивные процессы практически отсутствуют, и все слои образованы молодыми корневищами.

Таким образом, в структуре популяций изученных видов можно выделить три зоны: освоения, насыщения, дряхления. Функциональное назначение зон соответствует их надземной и подземной структуре. Но для *Th. palustris* в зоне освоения мы выделили подзону с высокой плотностью вай, находящуюся на периферии популяции, и подзону с низкой плотностью вай, что, возможно, связано с особенностями обитания в водной среде и необходимостью быстро закрепиться в фитоценозе.

РАЗНООБРАЗИЕ ЖИЗНЕННЫХ ФОРМ ЗВЕРОБОЯ ПРОДЫРЯВЛЕННОГО НА ТЕРРИТОРИИ РЕСПУБЛИКИ ТАТАРСТАН

Дубровная С. А., Мавлюдова Л. У.

Татарский государственный гуманитарно-педагогический университет
г. Казань, o_v_i @ rochta. ru, laila.ma@mail.ru

Важным направлением популяционных исследований остается изучение механизмов, определяющих длительное и устойчивое существование вида в составе растительного сообщества. Морфологическая пластичность особей вида, их способность адаптироваться в изменяющихся условиях среды рассматривается важным фактором, который обеспечивает устойчивость и процветание вида, способствует освоению разнообразных экологических ниш.

В изученных нами ценопопуляциях зверобоя продырявленного (*Hypericum perforatum* L.) на территории Республики Татарстан хорошо идентифицировались две жизненные формы – полукустарниковая корнеотпрысковая и длиннокорневищная. Данные жизненные формы были представлены в пределах республики неравномерно. В северных районах елово-пихтовых смешанных лесов, в западных предволжских районах широколиственных лесов ценопопуляции характеризовались высокой долей участия растений длиннокорневищной жизненной формы. В центральной, западной и юго-восточной закамской лесостепи отмечали преобладание в ценопопуляциях растений полукустарниковой жизненной формы. Формирование в условиях суходольных и остепненных лугов полукустарниковой жизненной формы обеспечивает длительное и прочное удержание освоенной территории при эффективном вегетативном размножении за счет корнеотпрысковых побегов.

Формирование жизненных форм зверобоя идет на основе полутравянистых элементарных побегов, пространственное положение которых определяется условиями обитания. Можно выделить следующие модели побегообразования, определяющие формирование габитуса.

1. Симподиальная длиннопобеговая. Последовательное образование новых побегов возобновления отмечается из почек, расположенных в базальной части побегов возобновления предыдущего сезона. Это ведет к формированию многолетней удлиненной главной скелетной оси, сложенной основаниями симподиальных побегов (Рис. 1а, 1б). Как отмечалось (Серебрякова, 1981), древесные растения подобной модели побегообразования могут быть и ортотропными. Соответственно, модель

побегообразования *H. perforatum*, которая образована на основе ортотропного положения побегов в пространстве, может быть определена как «ортотропная симподиальная длиннопобеговая» (1б).

2. Формирование новых побегов возобновления идет из почек возобновления, расположенных в основании короткого и утолщенного первичного побега (1в), или в основании сильно укороченных базальных участков побегов следующих порядков, развивающихся на первичном побеге. Большая часть первичного и симподиальных побегов к окончанию вегетации погибает. Исключение составляют базальные участки побегов, где ежегодно образуются новые побеги возобновления. В результате отмечается «симподиально - базитоническая длиннопобеговая» модель побегообразования.

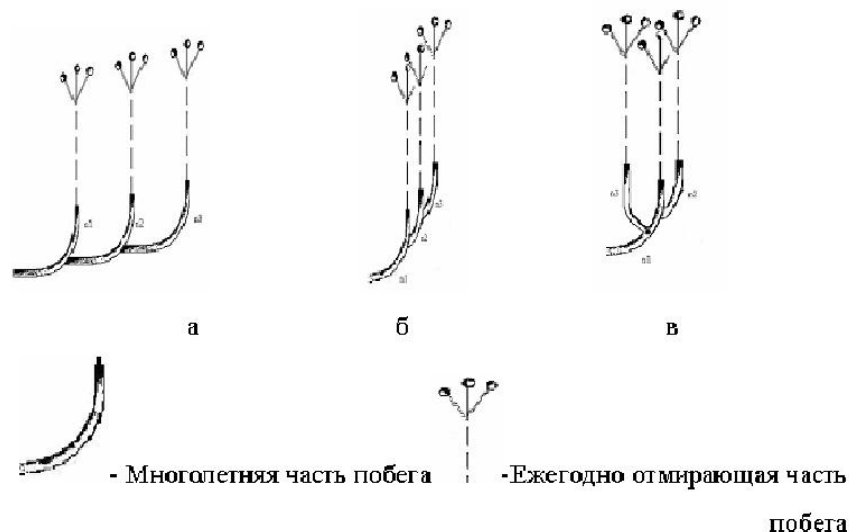


Рис. 1. Модели побегообразования зверобоя продырявленного

На основе первой модели побегообразования при ортотропном положении вновь образуемых побегов отмечается формирование полукустарниковой жизненной формы, при плагиотропном и анизотропном положении побегов возобновления хорошо идентифицируется длиннокорневищная жизненная форма. Полукустарниковая жизненная форма также формируется на основе симподиально-базитонической модели побегообразования. Сравнение растений разных жизненных форм в пределах одного и того же местообитания не выявило различий между ними по большому числу морфометрических признаков, что позволяет предположить, что растения различных жизненных форм обладают сходной реакцией на внешние воздействия.

Проведенные исследования позволяют заключить, что морфологическая пластичность надземных и подземных вегетативных органов зверобоя является одним из механизмов, обеспечивающих устойчивое существование вида в условиях динамики естественных сообществ. Жизненные формы зверобоя можно рассматривать как носителей разных адаптивных стратегий вида. Сохранение в популяции особей различных жизненных форм является важным фактором эколого-морфологической пластичности вида, что обеспечивает ему способность длительного удержания занятой территории, способность существовать в разных типах растительности, систематически повторяющихся на конкретном участке пространства.

Литература

Серебрякова Т.И. Жизненные формы и модели побегообразования наземно-ползучих многолетних трав // Жизненные формы: структура, спектры и эволюция. – М.: Наука, 1981. – С. 161-179.

ОСОБЕННОСТЬ ФОРМИРОВАНИЯ КРОНЫ ПОДРОСТА ШИРОКОЛИСТВЕННЫХ ДЕРЕВЬЕВ ПОД ПОЛОГОМ ЛЕСА

Евстигнеев О. И.

Заповедник «Брянский лес», ст. Нерусса, Брянская обл.,

quercus_eo@mail.ru

Световой режим леса отличается горизонтальной неоднородностью. Освещенность в лесных окнах, которые сформированы на месте вывалов старых деревьев, отличается большей интенсивностью, чем под сомкнутым пологом взрослых деревьев (Алексеев, 1975; Евстигнеев и др., 1992). Это отражается на особенностях формирования кроны у подроста деревьев. В работе описывается формирование кроны у подроста широколиственных деревьев при разных режимах освещенности: в окнах и под пологом леса. В качестве объекта исследования рассматривался подрост, который в своем развитии достиг виргинильного онтогенетического состояния первой подгруппы (v_I). Исследования проводили в грабовых, березовых и сосновых лесах Каневского заповедника (Черкасская обл., Украина).

У особей, которые развивались в «окнах», крона вытянута в вертикальном направлении и имеет форму цилиндра (Рис., А). Боковые побеги с относительно мелкими листьями отходят от ствола под острым углом. Листья в кроне расположены несколькими слоями. Эффективность работы таких крон выше при больших плотностях света. Длина годовичных

побегов в кроне может достигать одного метра. На них размещено несколько пар листьев. Большая ажурность ветвей постепенно ослабляет свет и позволяет дереву развивать крону в вертикальном направлении. Формирование многослойной кроны обусловлено развитием мощного лидерного побега. Со временем он становится стволом, который несет крону. Многослойная крона, которая вытянута вертикально, длинные годовичные приросты с большим числом листьев – свидетельство активных ростовых процессов у подростка.

Особи, которые развивались в условиях дефицита света под сомкнутым пологом леса, обычно имеют кроны зонтиковидной формы, при которой листья размещены практически в один слой (Рис., Б). Эффективность работы таких крон выше при низких плотностях света. Растение формирует длинные, тонкие, горизонтально расположенные побеги, на которых относительно крупные листья размещены в один слой. Взаимозатенение листьев минимально. Это позволяет использовать рассеянный свет и солнечные блики с большей площади. Годовичные приросты последних лет минимальны: например, у кленов и ясеня не более одного сантиметра, при этом образуется всего одна пара листьев. При детальном рассмотрении ветвей кроны можно заметить большое число следов от перевершинивания побеговой системы, которое определяется не наследственностью, а недостатком света. Выгоду зонтиковидной кроны при световом дефиците отметили и другие исследователи (Алексеев, 1975). По их мнению, сильное затенение подростка изменяет распределение ассимилятов: меньше направляется к осевым частям (стеблям и корням), а больше – на листообразование. Это повышает продуктивность организма. Преимущественное формирование листьев при затенении – своеобразный компенсирующий механизм. Таким образом, зонтиковидная крона, частые перевершинивания побеговой системы, минимальные годовичные приросты – признаки того, что растение снизило ростовые процессы и ожидает улучшения световой обстановки (образования окна) на низком уровне жизненности.

Склонность к формированию зонтиковидной кроны у изученных видов разная (таблица). Ярко выраженная зонтиковидная крона не обнаружена у подростка ивы и осины. Это связано с тем, что их успешное возобновление приурочено к открытым пространствам (заброшенным пашням, гарям среди леса), светлым парковым лесам, а также к большим лесным окнам. В этих условиях солнечная энергия эффективно усваивается только кроной, которая вытянута в вертикальном

направлении. Зонтиковидная крона березы и дуба выявлена исключительно в светлых лесах, а у клена, вяза, липы, граба и ясеня – в темных. В группе ν особей наибольшую площадь кроны формируют вяз и клен остролистный. Отметим ясень, у которого одна из возможных причин существенного ослабления теневыносливости в ν состоянии – неспособность создавать широкую зонтиковидную крону, подобно клену и вязу.

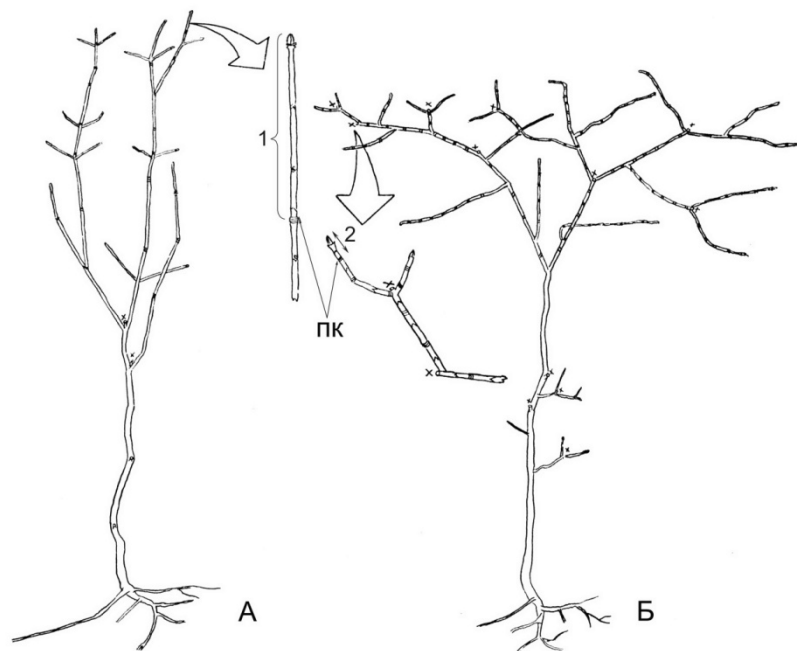


Рисунок. Внешний облик ν_1 особей клена остролистного, которые сформированы в окнах (А) и под пологом леса в условиях светового дефицита (Б)

Обозначения: 1, 2 – годовичные побеги, ПК – кольца от почечных чешуй, крестики – перевершинивания побегов. Возраст особи клена в окне – 11 лет, а под пологом леса – 37 лет. Высота особей 3 м

Таблица

Диаметр кроны (м) подроста деревьев в ν_1 состоянии при световом минимуме

Названия растений	$M \pm m_M$	σ	N
Вяз шершавый (<i>Ulmus glabra</i> Huds.)	$2,3 \pm 0,09$	0,33	15
Клен остролистный (<i>Acer platanoides</i> L.)	$2,3 \pm 0,07$	0,28	15
Клен полевой (<i>Acer campestre</i> L.)	$2,0 \pm 0,10$	0,30	10
Липа сердцелистная (<i>Tilia cordata</i> Mill.)	$1,9 \pm 0,09$	0,30	12
Граб обыкновенный (<i>Carpinus betulus</i> L.)	$1,7 \pm 0,05$	0,17	11
Клен татарский (<i>Acer tataricum</i> L.)	$1,1 \pm 0,05$	0,19	14
Береза бородавчатая (<i>Betula pendula</i> Roth)	$1,1 \pm 0,03$	0,11	18
Ясень обыкновенный (<i>Fraxinus excelsior</i> L.)	$1,0 \pm 0,05$	0,19	15
Дуб черешчатый (<i>Quercus robur</i> L.)	$0,9 \pm 0,05$	0,15	10

Примечание. M – среднее значение, m_M – ошибка среднего значения, σ – среднеквадратичное отклонение, N – число измерений

Важный фактор нормализации фотосинтетической деятельности взрослого подроста – постоянное улучшение условий освещенности при отмирании и отпаде старых деревьев. Наблюдения за отдельными ν

особями широколиственных деревьев с зонтиковидной кроной показали, что с образованием «окна» они активизируют рост и за два-три года формируют крупный ствол и многослойную крону, которая вытянута в вертикальном направлении. Экологический смысл такой перестройки – быстрое освоение освободившихся ресурсов и стремительный выход в верхний ярус для дальнейшего развития и плодоношения.

Литература

Алексеев В.А. Световой режим леса. Л., 1975. 228 с. Евстигнеев О.И., Коротков В.Н., Бакалына Л.В. Популяционная организация грабовых лесов Каневского заповедника // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1992. Т. 97. Вып. 2. С. 81-89.

ЭФФЕКТЫ ГРУППЫ ПРИ НАРУШЕНИЯХ ЦЕЛОСТНОСТИ ПОПУЛЯЦИЙ ТРАВЯНИСТЫХ РАСТЕНИЙ КАРПАТ

Жиляев Г. Г.

Институт экологии Карпат НАН Украины, г. Львов,

ggz.lviv@gmail.com

Будучи базовым уровнем видовой иерархии, природные популяции обладают сложными механизмами автокоррекции, обеспечивающими как устойчивость их позиции в динамичной среде, так и регенерацию после повреждений. Наши выводы сделаны по результатам экспериментов, ведущихся на пробных площадях верхней границы карпатских ельников с 1974 г. В качестве модельного объекта была выбрана популяция подбельника альпийского - *Homogyne alpina* (L.) Cass. На нескольких ее участках были удалены все особи *H. alpina*. Последующие ежегодные учеты, которые ведутся по настоящее время, позволили оценить влияние локальных повреждений на остальную часть популяционного поля и характерные закономерности его регенерации.

Сжатый формат сообщения не позволяет рассмотреть все полученные результаты. Не вдаваясь в детали, можно констатировать, что фрагментарные повреждения популяционного поля становятся провокационными точками, способными усиливать общие флюктуационные колебания до уровня, угрожающего сохранению системной целостности популяционной структуры. Ими запускаются процессы резких стохастических преобразований демографического и виталитетного состава, делающие непредсказуемым дальнейшие поведенческие реакции и сценарии развития популяций. Интересно, что при одинаковой суммарной площади нарушений, большее число и меньшие размеры каждого поврежденного фрагмента увеличивают

вероятность возникновения и размах подобных реакций. В такие моменты популяции становятся чрезвычайно чувствительными даже к безопасному уровню воздействий, которые в обычной ситуации не имеют дальнейшего продолжения и эффективно гасятся механизмами их системной авторегуляции.

**РАЗВИТИЕ ИДЕЙ А.А. УРАНОВА
В РАБОТЕ ПОПУЛЯЦИОННО-ОНТОГЕНЕТИЧЕСКОГО МУЗЕЯ
МАРИЙСКОГО ГОСУДАРСТВЕННОГО УНИВЕРСИТЕТА**

Жукова Л. А., Османова Г. О., Ведерникова О. П., Козырева С. В.

Марийский государственный университет, г. Йошкар-Ола,
ecology@marsu.ru

Популяционно-онтогенетическое направление в России стало развиваться в 30-40-е годы прошлого века. Научные интересы тогда еще молодых исследователей А.А. Уранова и Т.А. Работнова оказались чрезвычайно близкими. Они обратили внимание на индивидуальное развитие особей разных видов растений, продолжительность и специфические черты их жизни. Выдающиеся московские фитоценологи А.А. Уранов и Т.А. Работнов являются основоположниками данного направления.

Первая аспирантка А.А. Уранова – А.П. Пошкурлат - стала заниматься изучением онтогенеза чия дернистого (*Achnatherum splendens* (Trin.) Nevski) и предложила первую периодизацию онтогенеза многолетних травянистых растений, согласно которой выделяются 3 этапа развития, соответствующие «периоду молодости, возмужалости и старости», и 5 фаз генеративного этапа развития. Это были идеи А.А. Уранова, апробированные на великолепном материале А.П. Пошкурлат (1941).

Аспиранты А.А. Уранова 50-х годов: А.М. Былова, Н.В. Кожевникова, А.Е. Сергеев, М.П. Соловьева, Н.В. Трулевич, Ю.А. Злобин посвятили свои диссертации изучению онтогенеза малакана татарского (*Mulgedium tataricum* DC.), типчака (*Festuca sulcata* (Hack.) Nym.), белоуса торчащего (*Nardus stricta* L.), полыней (*Artemisia* L.), черники (*Vaccinium myrtillus* L.). В результате этих исследований были получены точно установленные факты значительной длительности онтогенеза многолетних трав, полукустарничков и кустарничков.

В 60-70-х годах начинается формирование Урановской школы. В 1964 г. была открыта Проблемная биологическая лаборатория Московского государственного педагогического института им. В.И. Ленина. Научным руководителем Ботанического отдела стал проф. А.А. Уранов. Главной целью ПБЛ было изучение онтогенеза травянистых и древесных растений, в основу которого была положена идея биологического возраста. Расширение круга объектов исследований привело к созданию более детальной периодизации онтогенеза, подразделению генеративного периода и выделению молодых, средневозрастных и старых генеративных растений (Жукова, 1961; Злобин, 1961; Снаговская, 1965; Онтогенез и возрастной состав ..., 1967; Трулевич, 1971). Позднее Э.В. Шестакова (1991) выделила еще одно онтогенетическое состояние – скрытогенеративное состояние (g_0), а Е.Л. Нухимовский (1997) расширил представление о начальных этапах онтогенеза, определив их как эмбриональный период с двумя подпериодами (этапами): собственно эмбриональный и латентный. В настоящее время при описании полного онтогенеза растений широко используется периодизация онтогенеза, предложенная Т.А. Работновым (1950), дополненная А.А. Урановым (1975) и его учениками (Ценопопуляции растений ..., 1976, 1988; Онтогенетический атлас ..., 1997, 2000, 2002, 2004, 2007). Она включает 4 периода, 2 подпериода и 12 онтогенетических состояний. Для выявления общих закономерностей и получения реальных доказательств возможности применения предложенной периодизации онтогенеза для всего многообразия семенных растений проводилась серия исследований в разных таксонах и разных группах биоморф различных географических зон.

Несомненно, фундаментальным обобщением развития популяционно-онтогенетического направления явилась концепция А.А. Уранова, предложившего рассматривать «повторяющийся из поколения в поколение онтогенез как элемент правильного волнового процесса, связанного с переносом энергии», в которой периодизация онтогенеза или «шкала возрастных состояний» рассматривается как «особая форма учета онтогенетического времени», и тогда каждый этап – онтогенетическое состояние – имеет свою энергетическую «цену», или возрастность, определяемую как: «долю энергии, как часть жизненного потенциала, которая освоена особью к середине данного возрастного состояния» (Уранов, 1975).

Новым шагом в развитии представлений А.А. Уранова является построение шкалы эффективности онтогенетических состояний, расчет

эффективной плотности ЦП и новая классификация ЦП, предложенная Л.А. Животовским (2001), в которой используются 2 показателя: возрастность и средняя эффективность ЦП. Их определенные сочетания позволяют выделить следующие типы нормальных ЦП: молодую, зреющую, зрелую, переходную, стареющую, старую.

В 60-80-е годы у некоторых видов растений были обнаружены различные модификации онтогенетических состояний (Уранов, 1960; Матвеев, 1975; Воронцова, Заугольнова, 1978; Чистякова, 1978; Жукова, 1979; 1986; Ермакова, 1987). Это явление получило название многовариантности, мультивариантности или поливариантности развития растений (Сабинин, 1963; Ценопопуляции растений ..., 1976, 1988). Основные причины, лежащие в основе огромной пластичности растительных организмов, – их модульная организация, неограниченный рост, прикрепленный образ жизни и мультипатентность меристематических клеток (Заугольнова и др., 1988). Все эти свойства реализуются у растений в широком наборе структурных единиц (модулей или фитомеров), в их разнообразных сочетаниях у разных биоморф, в неодинаковой скорости их формирования и длительности жизни (Савиных, 2007). Поэтому для каждого онтогенетического состояния особей любого вида может существовать в меняющихся экологических условиях широкий диапазон варьирования структурной организации, жизненности, способов размножения и темпов сезонного и онтогенетического развития.

Л.А. Жукова предложила первую классификацию разных проявлений поливариантности онтогенеза, выделены 2 надтипа и 5 ее типов: А – структурный (размерная, морфологическая, способов размножения) и Б – динамический (ритмологическая, по темпам индивидуального развития) (Жукова, 1986, 1995; Жукова, Комаров, 1990, 1991), а в 2009-2010 годах классификация была дополнена 2 надтипами: функциональным, включающим физиологическую и биохимическую, поливариантность и экологическим, рассматривающим смену экологических позиций вида в разных частях ареала.

В начале 90-х годов XX столетия в Марийском госуниверситете стало развиваться популяционно-онтогенетическое направление. Благодаря усилиям Заслуженного деятеля науки Российской Федерации, д.б.н., профессора Л.А. Жуковой стало возможным формирование новой научной школы популяционной экологии растений, создание уникального Популяционно-онтогенетического музея.

Популяционно-онтогенетический музей, в котором продолжают свое развитие идеи А.А. Уранова, является научным и учебным образованием.

За последние 20 лет сотрудниками кафедры экологии были исследованы онтогенезы более 300 видов растений. У большинства изученных видов зарегистрированы различные проявления поливариантности индивидуального развития растений, онтогенезы описаны и представлены гербарными образцами и рисунками в Популяционно-онтогенетическом музее. У более 1500 природных ЦП растений, входящих в состав лесных, луговых, рудеральных природных сообществ, городских насаждений и посадок, изучены онтогенетическая, виталитетная и пространственная структуры.

В онтогенезе у 24 видов растений изучены физиологические показатели: дыхание, фотосинтез, особенности водного и минерального обмена веществ; специфика роста и развития растений, а также определялась устойчивость растений к антропогенным факторам среды. На особо ООПТ Республики Марий Эл проводится изучение таксономического, структурного и типологического разнообразия растений.

Для анализа эколого-ценотических групп, групп жизненных форм, флор различных регионов и видов растений, Л.А. Жуковой, Ю.А. Дороговой, Н.В. Турмухаметовой и др. (2010) предложены новые методы определения экологической валентности и толерантности видов растений по экологическим шкалам Д.Н. Цыганова (1983) с использованием компьютерной программы *EcoScaleWin* (Грохлина, Ханина, 2006; Компьютерная обработка..., 2008; Экологические шкалы..., 2010).

Развитие идей А.А. Уранова нашло отражение в более чем в 300 научных и учебно-методических работах, в том числе: «Онтогенетический атлас...» (1997-2007), «Принципы и способы сохранения биоразнообразия» (2004-2010), «Биоразнообразие растений в экосистемах...» (2005), «Поливариантность развития организмов...» (2006), «Разнообразие жизненных форм растений» (2006), «Популяционное разнообразие компонентов...» (2006), «Морфологические особенности...» (2007), «Экологические шкалы...» (2010) и др. Данные издания признаны как российскими, так и зарубежными учеными.

ЛИТЕРАТУРА

- Биоразнообразие растений в экосистемах Национального парка «Марий Чодра»: Научное издание. – Йошкар-Ола, 2005. – Ч. 2. – 196 с. Быченко Т.М. Разнообразие жизненных форм растений / Т.М. Быченко, О.П. Ведерникова. – Йошкар-Ола, 2006. – 108 с. Воронцова Л.И. Мультивариантность развития особей в течение онтогенеза и ее значение в регуляции численности и состава ценопопуляций растений / Л.И. Воронцова, Л.Б. Заугольнова // Журн. общ. биол. – 1978. – № 4. – С. 555-562. Грохлина Т.И. Автоматизация обработки геоботанических описаний по экологическим шкалам / Т.И. Грохлина, Л.Г. Ханина // Принципы и способы сохранения биоразнообразия: сб. материалов II Всероссийской научной конференции. – Йошкар-Ола: Мар. гос. ун-т, 2006. – С. 87–89. Ермакова И.М. Метод многобалльной оценки жизнеспособности особей и его применение для характеристики ценопопуляций / И.М. Ермакова // Подходы к изучению ценопопуляций и консорциев. – М., 1987. – С. 24-36. Животовский Л.А. Онтогенетические состояния, эффективная плотность и классификация популяций растений / Л.А. Животовский // Экология. – 2001. – № 1. – С. 3-7. Жукова Л.А. Особенности возрастных изменений луговика дернистого / Л.А. Жукова // Морфогенез растений. – М., 1961. – Т. 2. – С. 121-125. Жукова Л.А. Большой жизненный цикл луговика извилистого и структура его ценопопуляций / Л.А. Жукова // Бот. журн. – 1979. – Т. 64, № 4. – С. 525-540. Жукова

Л.А. Поливариантность луговых растений / Л.А. Жукова // Жизненные формы в экологии и систематике растений. – М., 1986. – С. 104-114. Жукова Л.А. Популяционная жизнь луговых растений / Л.А. Жукова. – Йошкар-Ола: РИИК «Ланар», 1995. – 224 с. Жукова Л.А. Поливариантность онтогенеза и динамика ценопопуляций растений / Л.А. Жукова, А.С. Комаров // Журн. общ. биол. – 1990. – Т. 51, №4. – С. 450-461. Жукова Л.А. Количественный анализ динамической поливариантности в ценопопуляциях подорожника большого при разной плотности посадок / Л.А. Жукова, А.С. Комаров // Биол. науки. – 1991. – № 8. – С. 51-66. Заугольнова Л.Б. Особенности популяционной жизни растений / Л.Б. Заугольнова, Л.А. Жукова, Н.И. Шорина // Популяционные проблемы в биогеоценологии. – М.: Наука, 1988. – С. 24-59. Злобин Ю.А. К познанию строения клонов *Vaccinium myrtillus* L. / Ю.А. Злобин // Бот. журн. – 1961. – Т. 43, № 3. – С. 414-419. Компьютерная обработка геоботанических описаний по экологическим шкалам с помощью программы *EcoScaleWin*: учеб. пособие / Е.В. Зубкова, Л.Г. Ханина, Т.И. Грохлина, Ю.А. Дорогова; Мар. гос. ун-т, Пушкинский гос. ун-т. – Йошкар-Ола, 2008. – 96 с. Матвеев А.Р. Большой жизненный цикл, численность и возрастной состав популяции тимopheевки луговой и тимopheевки степной равнины: Автореф. дис. ... канд. биол. наук/ А.Р. Матвеев. – М., 1975. – 25 с. Нухимовский Е.Л. Основы биоморфологии семенных растений. Теория организации биоморф / Е.Л. Нухимовский. – М.: Недра, 1997. – Т. 1. – 630 с. Онтогенез и возрастной состав популяций цветковых растений / Отв. ред. А.А. Уранов. – М., 1967. – 155 с. Онтогенетический атлас лекарственных растений / Отв. ред. Л.А. Жукова. – Йошкар-Ола: МарГУ, 1997. – Т. 1. – 240 с.; 2000. – Т. 2. – 268 с.; 2002. – Т. 3. – 280 с.; 2004. – Т. 4. – 240 с. Онтогенетический атлас растений / Отв. ред. Л.А. Жукова. – Йошкар-Ола: МарГУ, 2007. – Т. 5. – 372 с. Османова Г.О. Морфологические особенности особей и структура ценопопуляций *Plantago lanceolata* L. – Йошкар-Ола, 2007. – 184 с. Поливариантность развития организмов, популяций и сообществ. – Йошкар-Ола: МарГУ, 2006. – 326 с. Полянская Т.А. Популяционное разнообразие компонентов травяно-кустарничкового яруса лесных сообществ Национального парка «Марий Чодра» / Т.А. Полянская. – Йошкар-Ола, 2006. – 156 с. Пошкурлат А.П. Строение и развитие дерновины чия / А.П. Пошкурлат // Уч. зап. МГПИ им. В.И. Ленина. – М., 1941. – Т. 30, вып. 1. – С. 101-151. Принципы и способы сохранения биоразнообразия: сб. материалов Всероссийской науч. конф. – Йошкар-Ола, 2004. – 292 с. Принципы и способы сохранения биоразнообразия: сб. материалов II Всероссийской науч. конф. – Йошкар-Ола, 2006. – 404 с. Принципы и способы сохранения биоразнообразия: сб. материалов III Всероссийской науч. конф. – Йошкар-Ола; Пушкино, 2008. – 674 с. Принципы и способы сохранения биоразнообразия: сб. материалов IV Всероссийской науч. конф. – Йошкар-Ола, 2010. – 462 с. Работнов Т.А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Труды БИН АН СССР. Сер.3, Геоботаника. – М.: АН СССР, 1950. – Вып. 6. – С. 7-204. Сабинин Д.А. Физиология развития растений / Д.А. Сабинин. – М., 1963. – 196 с. Савиных Н.П. Модульная организация растений / Н.П. Савиных // Онтогенетический атлас растений: научное издание. – Йошкар-Ола: МарГУ, 2007. – Т. V. – С. 15-34. Снаговская М.С. Возрастные состояния желтой люцерны / М.С. Снаговская // Уч. зап. МГПИ им. В.И. Ленина (химия, ботаника, зоология, гистология). – М., 1965. – № 212. – С. 46-57. Трулевич Н.В. Биоморфологическая характеристика возрастных состояний полны плотной и злаковых компонентов в ряду пастбищной дигрессии / Н.В. Трулевич // Сухие степи Верхнего Тянь-Шаня. – Фрунзе, 1971. – С. 79-121. Уранов А.А. Жизненное состояние вида в растительном сообществе / А.А. Уранов // Бюлл. МОИП. Отд. биол. – 1960. – Т. 65, вып. 3. – С. 77-92. Уранов А.А. Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов // Науч. докл. Высш. школы. Биол. Наука, 1975. – №2. – С. 7-33. Ценопопуляции растений (основные понятия и структура). – М.: Наука, 1976. – 216 с. Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии) / Л.Б. Заугольнова, Л.А. Жукова, А.С. Комаров и др. – М.: Наука, 1988. – 184 с. Цыганов Д.Н. Фитоиндикация экологических режимов в подзоне хвойно-широколиственных лесов / Д.Н. Цыганов. – М.: Наука, 1983. – 198 с. Чистякова А.А. О жизненной форме и вегетативном разрастании липы сердцевидной / А.А. Чистякова // Бюлл. МОИП. Отд. биол. – 1978. – Т. 83, вып. 2. – С. 129-138. Шестакова Э.В. Тмин обыкновенный / Э.В. Шестакова // Изучение проблем популяционной экологии растений. Популяционно-онтогенетические аспекты экологического мониторинга: Отчет о НИР; № ГР 01910056055. – Йошкар-Ола, 1991. – С. 13-15. Экологические шкалы и методы анализа экологического разнообразия растений: монография / Л.А. Жукова, Ю.А. Дорогова, Н.В. Турмухаметова и др.; под общ. ред. проф. Л.А. Жуковой. – Йошкар-Ола: Мар. гос. ун-т, 2010. – 368 с.

ОНТОГЕНЕЗ И ОНТОМОРФОГЕНЕЗ *SOLANUM DULCAMARA* L. (*SOLANACEAE*)

Журавлёва И. А.

Вятский государственный гуманитарный университет, г. Киров,

S-dulcamara@yandex.ru

Согласно классической точке зрения А. А. Уранова (1967) онтогенез цветковых растений понимается как последовательность сменяющих друг друга морфологических состояний и изменений растений от прорастания семени до отмирания особи, и в случае вегетативного размножения – всего вегетативно возникшего потомства. Изучение онтогенеза имеет длительную историю (Работнов, 1950; Уранов, 1967, 1975; Ценопопуляции..., 1976 и др.; Жукова, 1995 и др.; Онтогенетический..., 1997 и др.), однако проблема трансформации биоморф в течение жизни до сих пор является актуальной.

В настоящее время сформировалось два направления:

1) одни исследователи (школа Т.А. Работнова – А.А. Уранова), говоря об изменениях растения в процессе развития, на основе физиологических признаков (в первую очередь – способности к цветению) выделяют онтогенетические периоды и состояния;

2) другие – (школа И.Г. Серебрякова) описывают фазы морфогенеза, основываясь преимущественно на особенностях морфологии. Эти подходы часто противопоставляют, говоря, что «этапы онтогенеза (генеративного развития) – это одно, а этапы морфогенеза (изменения вегетативной сферы, то есть самого тела растения) – другое», но «на практике при выделении этапов онтогенеза пользуются признаками изменения именно ЖФ [жизненной формы – расшифровка наша], т.е. выделяя онтобиоморфы» (Мазуренко, 1986, с. 26). При этом одна фаза морфогенеза может длиться одно или несколько онтогенетических состояний или даже целый период (Лебедев, 1992).

Мы, описывая процесс изменения жизненных форм растения в его онтогенезе, вслед за М.Т. Мазуренко (1986 и др.) выделяем онтобиоморфы, отличающиеся между собой морфологически, в пределах фаз онтоморфогенеза. При этом, фазы мы понимаем как процесс перестройки габитуса, а онтобиоморфы – как дискретные структуры, формирующиеся в ходе этого процесса.

В настоящем сообщении рассмотрим соотношение процессов онтоморфогенеза и онтогенеза на примере паслёна сладко-горького (*Solanum dulcamara* L., *Solanaceae*) – летнезеленого вегетативно-подвижного поликарпического явнополицентрического длиннокорневищного многолетнего растения с симподиально нарастающими в разной степени одревесневающими осями из серии монокарпических побегов.

Исследование основано на собственных сборах на территории Кировской (2009–2011 г.) и Ярославской (2010–2011 г.) областей, а также на материалах фондов гербарной коллекции ВятГГУ и гербариев LE, MHA, SYKO, IBIW, TK, NS, NSK, MW, MOSP и SYKT. Всего просмотрено более трех тысяч побегов и побеговых систем.

I. Фаза формирования семени *S. dulcamara* начинается с образования зиготы и продолжается до прорастания семени (онтобиоморфа 1 – семя). Этот процесс длится два онтогенетический периода – эмбриональный и латентный, однако, длительность фазы невелика – от конца одного вегетационного сезона до начала следующего.

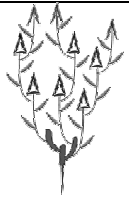
II. Весной семена прорастают, начинается фаза формирования одноосного растения, длительностью 2 года. В 1-й год происходит образование онтобиоморфы 2 – стержнекорневого моноподиально нарастающего травянистого растения (Рис. 1). Это прегенеративный период онтогенеза со стадиями проростки и ювенильные растения, так как после семядольных листьев далее разворачиваются настоящие листья растения, ничем не отличающиеся от листьев взрослой особи, но семядольные длительно сохраняются. К зиме большая часть растения отмирает, остается базальный участок побега и корневая система. Во 2-й год формируется онтобиоморфа 3 – стержнекорневое симподиально нарастающее многолетнее растение (Рис. 1). Начало развития соответствует прегенеративному периоду виргинильному онтогенетическому состоянию, так как генеративные органы в почках с осени не заложены. Затем растение переходит в генеративный период – молодое генеративное онтогенетическое состояние. Этот онтогенетический период наиболее длительный и включает в себя также всю фазу кущения (III) и часть фазы формирования корневищного растения (IV). В течение этих двух фаз формируется 3 онтобиоморфы (Рис. 1), причем большую часть жизни растение проводит в форме длиннокорневищного симподиально нарастающего полукустарника. В зависимости от условий среды на этой основе возникают разные экобиоморфы: прямостоячий, стелющийся или вьющийся полукустарник. Конец онтогенеза у данного вида пронаблюдать практически невозможно, так как растение способно к омоложению за счет развития побегов из спящих почек и образования корневых отпрысков, зачастую независимо от характера почв.

Таким образом, у *S. dulcamara*:

1. одной фазе онтоморфогенеза может соответствовать несколько онтогенетических состояний и даже периодов онтогенеза;
2. одному онтогенетическому периоду и даже состоянию может соответствовать несколько фаз онтоморфогенеза;
3. даже одна и та же онтобиоморфа может быть характерна для растений разных онтогенетических состояний и периодов.

По-видимому, для целей структурного анализа удобнее использовать концепцию онтоморфогенеза, так как она точнее выявляет качественные изменения структуры растения в течение жизни; для оценки динамики ценопопуляций – концепцию онтогенеза,

более точно отмечающую изменения физиологических состояний, а также влияние среды на объект.

Фаза онтоморфогенеза	Онтобиоморфа	Период онтогенеза и онтогенетическое состояние	Рисунок
I Формирование семени	1. Семя	Эмбриональный и латентный период. Покоящиеся семена (se)	
II Формирование одноосного растения	2. Вегетативно-неподвижное моноцентрическое стержнекорневое моноподиально нарастающее травянистое растение	Прегенеративный период. Проросток (p) Ювенильное (j)	
	3. Вегетативно-неподвижное моноцентрическое стержнекорневое симподиально нарастающее многолетнее растение	Прегенеративный период. Виргинильное (v) Генеративный период. Молодое генеративное (g ₁)	
III Кущение	4. Вегетативно-неподвижный поликарпический моноцентрический каудексовый симподиально нарастающий прямостоячий полукустарник	Генеративный период. Молодое генеративное (g ₁)	
	5. Вегетативно-слабоподвижный поликарпический неявнополицентрический каудексово-длиннокорневищный симподиально нарастающий прямостоячий полукустарник	Генеративный период. Молодое генеративное (g ₁) Зрелое генеративное (g ₂)	

IV Формирование корневищного растения	6. Вегетативно- подвижный поликарпический явнополицентрический длиннокорневищный симподиально нарастающий прямостоячий полукустарник	Генеративный период. Зрелое генеративное (g ₂) Старое генеративное (g ₃) Постгенеративный период. Сенильное (s)	

Рис. 1. Соотношение фаз онтоморфогенеза с онтогенетическими периодами и состояниями на примере *S. dulcamara* L.

Литература

Жукова Л. А. Популяционная жизнь луговых растений. Йошкар-Ола, 1995. 224 с. Лебедев В. П. Структура и динамика ценопопуляций сорных растений: Автореф. дисс. ... д-ра биол. наук. С-Пб, 1992. 32 с. Мазуренко М. Т. Биоморфологические адаптации растений к экстремальным условиям крайнего Севера. М., 1986. 209 с. Онтогенетический атлас лекарственных растений / Мар. гос. ун-т; отв. ред. Л. А. Жукова. Йошкар-Ола, 1997. Т. 1. 239 с.; 2000. Т.2. 268 с.; 2002. Т.3. 280 с.; Т.4. 240 с. Работнов Т. А. Вопросы изучения состава популяций для целей фитоценологии // Проблемы ботаники. Вып. 1. 1950. С. 465–483. Уранов А. А. Онтогенез и возрастной состав популяций цветковых растений. М., 1967. С. 3–8. Уранов А. А. Возрастной спектр фитопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов // Биол. науки. 1975. №2. С. 7–35. Хохряков А. П. Изменение образа жизни растений в онтогенезе // Журнал общей биологии. 1978. Т. XXXIX, № 3. С. 357–372. Ценопопуляции растений: Основные понятия и структура / Отв. ред. А. А. Уранов и Т. И. Серебрякова. М., 1976. 214 с.

ВИТАЛИТЕТНО-ОНТОГЕНЕТИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА ЦЕННОПОПУЛЯЦИЙ СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ В НАЦИОНАЛЬНОМ ПАРКЕ «МАРИЙ ЧОДРА»

Забродин И. В., Жукова Л. А.

Марийский государственный университет, г. Йошкар-Ола, Россия,

dom_356@mail.ru, pinus9@rambler.ru

Не зная законов развития леса или игнорируя их, можно нанести ущерб насаждениям и затратить огромные средства на восстановление и создание лесных насаждений. Рост и формирование культур древесных растений изучаются длительное время, однако, оптимальные режимы выращивания древостоев окончательно не установлены даже для такого лесного сообщества, как одновозрастные посадки сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.).

Изучение онтогенетической и виталитетной структуры смешанных посадок сосны обыкновенной 1978 и 1979 года позволяет строить виталитетно - онтогенетические спектры. Их построение базируется на ранее разработанной шкале (Уранов, 1960).

На протяжении последних пяти лет в 13 вариантах смешанных посадок *P. sylvestris* мы проводили сплошной учет по шкале жизненности, предложенной нами. Критериями для присвоения баллов жизненности особи являлись следующие признаки: высота дерева, его диаметр и ширина кроны, а также степень повреждения (домашним скотом и

лосями, наклон ветвей от снега, обмерзание и слом главного побега, корневая губка, майский хрущ) (Забродин, 2010).

Для сравнения вариантов посадок были выбраны такие, в которых высаживались сосна обыкновенная с березой повислой (*Betula pendula* Roth.) и ивой остролистной (*Salix acutifolia* Willd.) в разных количествах. Так, в варианте № 3 чередовался один ряд сосны обыкновенной с одним рядом ивы остролистной, а в 7 варианте – десять рядов сосны обыкновенной с тремя рядами березы повислой.

В посадке 7 и 11 все онтогенетические группы представлены особями разной жизненности с доминирующей группой - g1, в которой обнаружены особи от 3 до 5 балла жизненности по принятой нами шкале. В варианте 3 и 4 присутствуют особи, относящиеся к высоким баллам жизненности.

Прегенеративный период представлен преимущественно особями от 2 до 4 балла жизненного состояния, что позволяет судить о дальнейшей возможности и перспективе их развития. В вариантах посадок при смешении сосны обыкновенной с ивой остролистной выявились худшие показатели ее жизненного состояния по сравнению с березой повислой. Постгенеративный период в данных вариантах посадок отсутствует ввиду того, что все 13 вариантов посадок еще очень молоды. Динамика онтогенетической структуры показывает изменение коэффициента возрастности (от 0,5 до 0,7), что свидетельствует о медленном развитии ценопопуляций (ЦП) *P. sylvestris* (Жукова, 2005).

Отмечена четкая зависимость роста и развития сосны обыкновенной при разных схемах посадок с участием *B. pendula*. При схеме посадки 10 *P. sylvestris* + 2 *B. pendula* наблюдаются активный рост и развитие деревьев сосны обыкновенной (вариант посадки – 9), начиная с 1979 года. Их жизненное состояние оценивалось в 2005-2006 годах 1,5-1,4 балла (шкала Г.К. Крафта). В 2007-2008 году жизненность возрастает до 1,3 балла, а в 2009 году увеличивается до 1,15. Напротив, деревья *B. pendula* в первые годы наблюдений растут и развиваются несколько быстрее, чем деревья *P. sylvestris*. В 2005-2006 году жизненность особей *B. pendula* составляла 2,1 и 1,9 балла. С течением времени при чередовании 10 рядов сосны обыкновенной и двух рядов березы повислой, деревья *P. sylvestris* начинают угнетать деревья *B. pendula*. Это подтверждается увеличением высоты (на 0,56 м) и ширины кроны (на 0,2 м) сосны обыкновенной. В результате деревья *B. pendula* оказываются окруженными деревьями *P. sylvestris* со всех сторон. Таким образом, большая часть деревьев *B. pendula* попадет в 4 класс жизненности.

При схеме высадки 1 *P. sylvestris* +1 *B. pendula* развитие древесных растений происходит совершенно по иному пути, так как береза повислая набирает в первые годы наблюдений большую высоту и высокую жизненность (1,72), занимая практически весь верхний ярус. При этом *P. sylvestris*, получая меньшее количество солнечной энергии из-за затенения кронами березы повислой, растет и развивается медленней.

Шестилетние наблюдения за ЦП *P. sylvestris* показали, что во всех вариантах посадок присутствуют деревья сосны обыкновенной прегенеративной и генеративной фракций. В посадках преобладают растения *P. sylvestris* в молодом генеративном состоянии (g1).

Динамика ЦП сосны обыкновенной выявила, что при большем участии березы повислой мы наблюдаем увеличившееся количество виргинильных особей *P. sylvestris* при уменьшающемся количестве молодой генеративной группы, что свидетельствует о медленном темпе развития генеративных растений. По всем вариантам посадок 1978 и 1979 года выявлено, что присутствующие в данный момент (2009 г.) группы r+j растений не могут заместить генеративную фракцию. Несмотря на то, что изучаемые посадки в основном представлены особями генеративного периода, семенное возобновление в посадках подавлено. Постгенеративный период в данных вариантах посадок отсутствует ввиду того, что все 13 вариантов посадок еще очень молоды.

Наибольшие биометрические показатели (диаметр и высота растений, ширина кроны) у молодых генеративных растений сосны обыкновенной зарегистрированы в вариантах посадок с максимальным участием *P. Sylvestris*, причем наиболее значимыми является воздействие факторов освещенности и переменности увлажнения почв. Зависимость от других экологических факторов статистически незначима.

Коэффициенты корреляции между показателями жизненности двух шкал высокие: 0,75-0,98, что дает возможность использовать в исследованиях и ту, и другую шкалу.

Литература

Жукова, Л.А. Экологическое разнообразие ценопопуляций модельных видов растений в национальном парке «Марий Чодра» // Биоразнообразие растений в экосистемах национального парка «Марий Чодра». – Ч. 2. – Йошкар-Ола: МарГУ, 2005. – С. 16-30. Забродин И.В. Разнообразие виталитетной структуры ценопопуляции смешанных посадок сосны обыкновенной в НП «Марий Чодра» // Всероссийская научная конференция: актуальные проблемы биологии, экологии и химии. - Йошкар-Ола: МарГУ, 2010. – С. 134-138. Уранов, А.А. Жизненное состояние вида в растительном сообществе // Бюл. МОИП, отд. биол. – 1960. – Т. 65. – Вып. 3. – С. 77-92.

ОНТОГЕНЕТИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ КОСТЯНИКИ В РАЗНЫХ ЭКОЛОГО-ЦЕНОТИЧЕСКИХ УСЛОВИЯХ

Закамская Е. С., Скочилова Е. А.

Марийский государственный университет, г. Йошкар-Ола,
zakamskay@mail.ru

Целью данной работы является исследование на территории Республики Марий Эл онтогенетической структуры ценопопуляций костяники (*Rubus saxatilis* L.) – наземностолонообразующего, короткостолбчатого, явнополицентрического полукустарничка, в различных эколого-ценотических условиях.

Сбор материала проводился в июле-августе 2010 г. в трех районах: г. Йошкар-Ола, лесопарк «Сосновая роща»; сосновые фитоценозы и лесолуговой экотонный комплекс, в Учебно-опытном лесхозе МарГТУ (Медведевский р-н); и в комплексном заказнике «Горное Заделье» (Куженерский р-н).

Нами проанализирована онтогенетическая структура 6 ценопопуляций костяники, произрастающих в следующих фитоценозах: в заказнике «Горное Заделье» ЦП1 – в ельнике зеленомошном, ЦП2 – ельнике кисличном; ЦП3 – березняке снытевом (лесопарк «Сосновая роща»); в Учебно-опытном лесхозе МарГТУ ЦП4 – в сосняке молиниевом, ЦП5 – сосняке черничном и ЦП6 – лесолуговом экотонном комплексе.

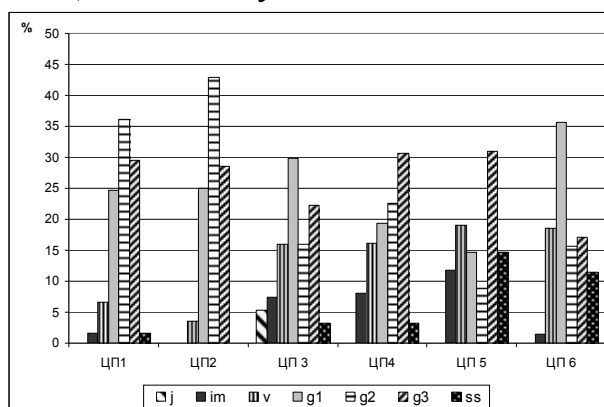


Рисунок 1. Онтогенетические спектры ценопопуляций костяники

Все изученные нами ценопопуляции костяники, несмотря на географическую удаленность друг от друга и произрастание в разных типах фитоценозов по классификации Л.А. Жуковой (1967), А.А. Уранова и О.В. Смирновой (1969) являются нормальными, неполночленными. Во всех ценопопуляциях отсутствовали проростки, ювенильные растения были представлены только в ЦП3 (березняк снытевый), сенильные – в

ЦП5 (сосняк черничный) (Рис.1). По классификации Δ-ω Л.А. Животовского (2001) четыре ценопопуляции являются зрелыми (ЦП 1, 2, 4, 6), одна – переходная (ЦП 3) и одна – старая (ЦП 5).

Таблица 1.

Доля различных фракций в онтогенетической структуре ценопопуляций (ЦП)

Rubus saxatilis L.

Номер ЦП	Прегенеративная фракция	Генеративная фракция	Постгенеративная фракция
ЦП 1	8,2	90,2	1,6
ЦП 2	3,6	96,4	0,0
ЦП 3	28,7	68,1	3,2
ЦП 4	24,2	72,6	3,2
ЦП 5	30,9	45,6	23,5
ЦП 6	20,0	68,6	11,4

Анализ доли разных фракций в онтогенетической структуре ценопопуляций *R. saxatilis* показал, что почти во всех случаях преобладает генеративная фракция. Ее доля колеблется от 68,1 (ЦП3) до 96,4% в ЦП2. Только в ценопопуляции 5 на генеративную фракцию приходится 45,6%. Однако в данной ЦП, несмотря на значительное присутствие особей прегенеративной группы (30,9%), часто встречаются и старые растения (23,5%) (Табл. 2).

Онтогенетическая структура ценопопуляций костяники на территории Республики Марий Эл ранее изучалась Е.С. Закамской и Г.М. Пановой (1998). По их данным в большинстве случаев ценопопуляции были также нормальными, неполночленными, но с преобладанием прегенеративной фракции. Возможно, такое отличие связано с аномальными погодно-климатическими условиями, установившимися в 2010 году.

Литература

Животовский Л.А. Онтогенетические состояния, эффективная плотность и классификация популяций растений // Экология, 2001. – № 1. – С. 3-7. Жукова Л.А. Изменение возрастного состава популяций луговика дернистого на окских лугах при различной продолжительности выпаса // Биол. науки. – 1967. – № 7. – С. 67-72. Закамская Е.С., Панова Г.М. Возрастная структура ценопопуляций *Rubus saxatilis* L. в различных экологических условиях // Жизнь популяций в гетерогенной среде (Часть I). – Йошкар-Ола: Периодика Марий Эл, 1998. – С.221-223. Уранов А.А., Смирнова О.В. Классификация и основные черты развития популяций многолетних растений // Бюлл. МОИП. – 1969. – Т. 74, вып. 1. – С. 119-135.

СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИЙ *LOBARIA PULMONARIA* (L.) HOFFM. В ЛЕСАХ РАЗНОЙ СТЕПЕНИ НАРУШЕННОСТИ (КОСТРОМСКАЯ ОБЛАСТЬ)

Иванова Н. В. ©

Пущинский государственный университет, г. Пущино, Россия

Natalya.dryomys@gmail.ru

Пространственная структура популяций лобарии изучалась в Костромской области на примере трех участков. На территории заповедника «Кологривский лес им. М.Г. Сеницына» описаны ненарушенные южнотаежные ельники. Также исследованы два

нарушенных массива: хвойно-широколиственные леса с преобладанием липы в пойме р. Ветлуга и смешанные сообщества близ г. Шарья.

В коренных лесах зафиксирована высокая плотность популяции лобарии, встречаемость вида составляет 15 встреч на 1 км маршрута. Такое широкое распространение лишайника обусловлено особенностями структуры древостоев (Коренные темнохвойные..., 1988) с большим количеством подходящих форофитов. Популяции лобарии зафиксированы на деревьях 5-ти видов: липе мелколистной (*Tilia cordata* Mill.) рябине (*Sorbus aucuparia* L.), иве козьей (*Salix caprea* L.), клене остролистном (*Acer platanoides* L.) и вязе шершавом (*Ulmus glabra* Huds.).

Лесные массивы вдоль поймы р. Ветлуга неоднократно подвергались рубкам. Обнаруженная здесь популяция лобарии приурочена к наиболее старым деревьям, растущим по берегам старичных озер. В одновозрастном липовом с участием ели и пихты лесу на маршруте протяженностью в 1 км учтено 10 мест обитания лишайника. Большинство обнаруженных талломов росли на липах возрастом 90 лет, одна находка была приурочена к 150-летнему дубу (*Quercus robur* L.), один раз лишайник был встречен на старой осине (*Populus tremula* L.).

Третий исследованный участок представляет собой средневозрастные мелколиственные лесные сообщества с редким участием ели, пихты и липы. Здесь зафиксирована самая низкая встречаемость лобарии – 6 встреч на 1 км маршрута. Все сделанные здесь находки лишайника приурочены к стволам липы.

Полученные результаты показывают, что плотность популяции лобарии зависит от количества подходящих форофитов, которое, в свою очередь, определяется особенностями пространственно-временной структуры древостоев.

Также изучена возрастная структура популяций лишайника. За один таллом принималась совокупность слоевищ, дискретная от другой совокупности, а популяцией в данном случае считали совокупность талломов, растущую на одном дереве (Михайлова, 2005).

Для оценки возрастного спектра популяции лишайника использовалась трехбалльная шкала, разработанная на основе диагнозов онтогенетических состояний лобарии (Горшков, Семенова, 2008). Талломы, у которых лопасти не разделены, считали молодыми. Взрослыми называли талломы с разделенными лопастями и

неразрушенным центром. Талломы с распавшейся центральной частью считали старыми.

Результаты показали сходную возрастную структуру популяций лобарии в коренных и нарушенных лесах. В спектре преобладали взрослые и старые талломы. Доля молодых талломов составляла порядка 30% для каждого участка, кроме того, не обнаружено ни одного дерева только с молодыми талломами. В связи с этим требуется дальнейшее изучение условий закрепления зачатков лишайника на стволе и разработка методики по обнаружению талломов лобарии на ранних стадиях развития.

Литература

Горишков В.В., Семенова Н.А. Структура популяций *Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm. в лесах разной давности последнего нарушения в средней тайге Республики Коми / Современное состояние и пути развития популяционной биологии: материалы X Всероссийского популяционного семинара – Ижевск, 2008. С. 113-116 *Коренные темнохвойные леса южной тайги.* - Москва "Наука", 1988. 218 с. Михайлова И. Н. Анализ субпопуляционных структур эпифитных лишайников (на примере *Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm.). / Вестник Нижегородского университета им. Н.И. Лобачевского. Серия: Биология. №1. С. 124-134

ПОПУЛЯЦИОННО-ОНТОГЕНЕТИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ ПРИ ВЫДЕЛЕНИИ ОСОБО ОХРАНЯЕМЫХ ПРИРОДНЫХ ТЕРРИТОРИЙ И ИЗУЧЕНИИ ИХ РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА

Ильина В. Н.

Поволжская государственная социально-гуманитарная академия,
г. Самара, Россия, Siva@mail.ru

Ключевая ботаническая территория – это природный естественный или близкий к таковому участок, характеризующийся высоким фиторазнообразием, большим числом редких или эндемичных видов, уникальными или типичными растительными сообществами, представляющий собой характерное или же редкое для региона местообитание. Программа «Ключевые ботанические территории», направленная на поиск и охрану ценных в научном и практическом отношениях объектов живой природы, получает все большее развитие за рубежом. К сожалению, в России вышеназванной и отечественным программам по сохранению и восстановлению биоразнообразия не уделяют достаточного внимания. В последние годы выделение особо охраняемых природных территорий (ООПТ) идет искусственно замедленными темпами или же вовсе прекратилось.

По нашему мнению, совпадающему с мнением большинства исследователей, обоснование к выделению охраняемого объекта и

дальнейшая программа природоохранных мероприятий должна быть основана на данных разностороннего мониторинга. Широко распространенных флористических и геоботанических исследований при этом уже явно недостаточно. Бесспорно, что они востребованы до настоящего времени и будут необходимы в дальнейшем.

В дополнение к традиционным биологическим исследованиям следует назвать завоевывающие все большее признание популяционно-онтогенетические методы мониторинга растительного покрова, имеющие неоспоримые преимущества. Во-первых, разработанные Т.А. Работновым (1946 и др.), А.А. Урановым (1975 и др.), Е.Л. Любарским (1976) и их последователями (Ценопопуляции..., 1976; Жукова, 1995 и др.) концепции и методы популяционно-онтогенетического направления в целом не изменились, но успешно отрабатывались, совершенствовались и адаптировались. Методика уже может считаться традиционной, она понятна для исследователя, мало-мальски знакомого с проблемой. Несмотря на возникающие дополнения, «ядро» подобных работ остается неизменным, как и основные способы обработки материалов. Во-вторых, метод признан ведущими ботаниками и экологами как в нашей стране, так и за рубежом, а полученные данные сопоставимы. В-третьих, опубликованные описания онтогенеза любого модельного вида и данные по структуре популяций могут быть использованы в работе разными специалистами, через длительный промежуток времени, на любой территории.

В связи с этим считаем, что в программу мониторинга большинства ООПТ и других ценных территорий обязательно должны быть включены работы по популяционной биологии. Длительный мониторинг должен выявить основные тенденции развития особей, отдельных ценопопуляций, их совокупностей (фитоценоза) и растительного покрова в целом.

Наши исследования онтогенеза и структуры ценопопуляций некоторых видов сем. *Fabaceae*, *Ranunculaceae* и *Asteraceae* проводились на территории ООПТ, а также на неохраняемых степных участках в степях бассейна Средней Волги (Ильина, 2006 и др.). Подробно описаны стадии онтоморфогенеза некоторых видов, выявлена поливариантность большого жизненного цикла. Разработаны диагнозы онтогенетических состояний некоторых видов и определены основные типы онтогенетических спектров ценопопуляций. Получены данные о ритме сезонного и погодичного развития особей. Определена семенная

продуктивность особей и проанализирована эффективность способов преодоления твердосемянности в природе и при интродукции. Установлены закономерности пространственной и виталитетной структур ценопопуляций. Уточнены сведения по аут- и демэкологии видов. Определены жизненная стратегия и экологическая пластичность представителей в разных условиях местообитаний. Оценено современное состояние известных популяций и дан прогноз их дальнейшего развития.

Используя полученные данные по структуре и динамике популяций и жизненной стратегии некоторых видов, мы рекомендуем выделение в качестве памятников природы некоторых территорий: участок по коренному берегу р. Кондурча (окр. с. Крепость-Кондурча), урочище Черный Ключ (лесостепь по коренному берегу р. Сургут между устьями р. Черная и р. Чембулатка), гора «Пионерка» (окр. с. Сухарь-Матак), Успенская шишка, Губинские высоты и некоторые другие.

Результаты мониторинга популяций модельных видов свидетельствуют о негативном влиянии разных типов хозяйственной эксплуатации на растительный покров ООПТ Самарской и Оренбургской областей «Кутулукские яры», «Исаклинская нагорная лесостепь», «Каменный овраг», «Чубовская Красная горка», «Чубовская луговая степь», «Верховой овраг», «Гора Красная», «Гора Копейка», «Серноводский шихан», «Гора Высокая», «Подвальские оползневые террасы», «Гора Зеленая», «Султакайские утесы», «Юртаевская Красная гора», «Верхнезаглядинский Кинельский яр», «Гора Карабиетау», «Новоашировская Красная круча». Большинство обследованных популяций находятся в угнетенном состоянии, численность особей в них снижается. Структурные особенности ценопопуляций, их динамика и жизненность особей свидетельствуют об ухудшении общего состояния растительного покрова участков, хотя некоторые другие исследования (прежде всего флористические) в качестве своего результата пропагандируют его стабильность, а в некоторых случаях даже улучшение.

В настоящее время в рамках ведения Красной книги Самарской области продолжается изучение природных популяций растений в регионе, уточняются категории редкости редких представителей.

Литература

Жукова Л.А. Популяционная жизнь луговых растений. – Йошкар-Ола, 1995. – 224 с. Ильина В.Н. Эколого-биологические особенности и структура ценопопуляций редких видов рода *Hedysarum* L. в условиях бассейна Средней Волги. Автореф. дис.... канд. биол. наук. – Тольятти: ИЭВБ РАН, 2006. – 19 с. Любарский Е.Л. Ценопопуляция и фитоценоз. – Казань: Изд-во КГУ, 1976. – 156 с. Работнов Т.А. Опыт определения возраста у травянистых растений // Бот. журн. – 1946. – Т.31. – № 5. – С.24-28. Уранов А.А. Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов // Биол. науки. – 1975. – № 2. – С. 7-34. Ценопопуляции растений: Основные понятия и структура. – М.: Наука, 1976. – 216 с.

РАЗНООБРАЗИЕ ПОЛОВЫХ ТИПОВ ЦВЕТКОВЫХ РАСТЕНИЙ ПРИРОДНОЙ ФЛОРЫ РОСТОВСКОЙ ОБЛАСТИ

Карасёва Т. А., Федяева В. В., Черныш Н. М.
Южный федеральный университет, г. Ростов-на-Дону,
takaras@yandex.ru

Вопросы половой дифференциации и полового полиморфизма цветковых растений и их эволюционного значения разрабатываются исследователями свыше 150 лет. Один из аспектов исследований – разнообразие половых типов растений и их таксономическая приуроченность как в мировой флоре, так и в пределах конкретных регионов. В нашей стране одна из первых попыток была предпринята С.В. Деевым и А.Г. Сидорским (1976). Однако в их работе учитывались лишь «классические» половые типы истинной диэции и моноэции, все же прочие оставались без внимания как менее распространённые по причине недостаточного количества данных. По мере накопления информации о половом полиморфизме видов, ранее полагавшихся гермафродитными, работы по анализу полового разнообразия покрытосеменных охватывали всё новые области (Webb et al., 1999; Finkeldey, 2005; Machado et al., 2006; Abe, 2006; Попіль, 2008).

Цель данной работы – анализ разнообразия половых типов Ростовской области (далее РО) и их таксономической приуроченности. Половые типы растений выявлялись по литературным источникам, всего было охвачено более 140 работ. Список анализируемых видов и семейств растений основывается на определителе «Флора Нижнего Дона» (1984-85) с незначительными изменениями, приводящем для территории РО 1732 вида покрытосеменных растений из 115 семейств.

У видов цветковых растений природной флоры РО было выявлено 9 половых типов. Наиболее распространённым является гермафродитизм, свойственный 76,8 % видов растений. Это несколько выше данных, приводимых для мировой флоры К. и Х. Ямпольскими (1922, цит. по: Львова, 1963), однако, значительно ниже, чем показано Н.И. Попиль (2008) для флоры Украины. Класс однодольные несколько более обогащён гермафродитными видами растений по сравнению с двудольными: 80,7 % и 75,8 % соответственно. 59 семейств (51,3 %) в пределах флоры представлены исключительно гермафродитами. Однако из числа ведущих семейств флоры строго гермафродитным является только *Fabaceae*. Группа семейств, сочетающих гермафродитные виды и

виды, обладающие иными типами половости, насчитывает 31 семейство, т. е. 27,0 % от числа семейств, охватывая при этом 72,5 % видового списка. Семейств, содержащих лишь негермафродитные виды, в составе флоры 25 (21,7 %).

На втором месте по распространённости во флоре РО – гинодиэция, отмеченная у 160 видов (9,3 % флоры). Женская двудомность присуща представителям 21 семейства флоры. Гинодиэцичные виды составляют значительную долю *Caryophyllaceae* (46 видов, или 62,2 %), *Lamiaceae* (36 видов – 48,0 %), *Geraniaceae* (57,1 % видов семейства), *Campanulaceae* (41,2 %). В 10 преимущественно гермафродитных семействах из числа иных половых типов представлена только гинодиэция. Крупнейшие гинодиэцичные и преимущественно гинодиэцичные роды в состав флоры – *Silene* s. l., *Dianthus*, *Geranium*, *Campanula*. Высока доля гинодиэцичных видов в составе родов *Cerastium*, *Gypsophila*, *Stellaria*, *Valeriana*, *Scabiosa*, *Pedicularis*, *Mentha*, *Salvia*, *Thymus*. Следует отметить, что в пределах РО женская двудомность известна только у представителей класса двудольные, тогда как в мировом масштабе этот тип половости встречается также у однодольных (Демьянова, 1985).

Моноэция (истинная однодомность) среди типов половости РО занимает третье место: 107 видов (6,2 % флоры). Обращает на себя внимание резко асимметричное относительное распределение моноэции по классам цветковых: 57 видов двудольных (4,2 % от их общего числа) и 50 видов однодольных (14,0 %). Это связано с объёмом крупного рода *Carex*, включающего 32,7 % всех моноэцичных видов флоры РО. Среди двудольных ведущие роды однодомных растений – *Euphorbia* (20,6 %) и *Atriplex* (10,3 %) (Зернов, 2006). К строго моноэцичным семействам на территории области принадлежат сем. *Betulaceae*, *Lemnaceae*, *Sparganiaceae*, *Typhaceae* и др.

Истинная двудомность, или диэция, наблюдается у 57 видов (3,3 % видового списка) из 15 семейств. Относительное распределение этого полового типа по классам более равномерно, с некоторым смещением в сторону двудольных: 3,6 % против 2,5 % среди однодольных. Крупнейший двудомный род флоры – *Salix* (17 видов, или 29,8 %). За ним следует род *Orites* (10,5 % всех диэцичных видов). Таксономическое распределение истинных моноэции и диэции показывает более значительную эволюционную обособленность этих типов половости от гермафродитизма по сравнению с другими половыми типами, предполагающими наличие обоеполых цветков: 45,8 % моноэцичных и

59,6 % диэичных видов флоры принадлежат к семействам, не включающим гермафродитных видов растений.

Остальные пять типов половости покрытосеменных флоры РО являются более редкими и специфичными как по абсолютному числу, так и по охвату семейств. Так, 28 видов растений флоры (1,6 %) из 7 семейств обладают андромоноэцией. В наибольшей степени мужская однодомность характерна для семейства *Apiaceae*, включающего 64,3 % андромоноэичных видов. Женская однодомность, или гиномоноэция, в пределах флоры свойственна 11 видам из 3 семейств, ведущая роль среди которых принадлежит *Asteraceae* – 72,7 % видов данного полового типа. Во флоре РО гиномоноэция, также как и гинодиэция, наблюдается лишь у видов двудольных. Такое же число видов цветковых, составляющее 0,6 % видового списка, характеризуется андродиэцией. Мужская двудомность выявлена в 6 семействах и наиболее характерна для *Ranunculaceae*, *Rosaceae* и *Illecebraceae* в роде *Herniaria* (Попиль, 2008), среди же однодольных в пределах области известна лишь у *Fritillaria meleagroides* из *Liliaceae* (Демьянова, 1986). Наиболее редкие в пределах флоры типы половости – полигамия, отмеченная у *Celtis occidentalis* (Coder, 2008), и полигамная диэция, зарегистрированная у *Fraxinus excelsior* (Гладкова, 1981).

Анализ разнообразия половых типов ведущих семейств флоры РО показывает, что они различаются как по числу половых типов в пределах семейства, так и по соотношению гермафродитных видов и видов, обладающих иными типами половости. За исключением *Fabaceae*, все прочие семейства объединяют как гермафродитные, так и негермафродитные виды. Доля последних колеблется от 2,6 и 2,7 % соответственно у *Poaceae* и *Brassicaceae* до 61,4 % у *Cyperaceae* и 75,7 % у *Caryophyllaceae*, однако, чаще всего она варьирует от 6 до 30 %. Наибольшее число половых типов, а именно 5, установлено для *Asteraceae*. Помимо гермафродитизма, здесь выражены гиномоноэция и гинодиэция, истинные моноэция и диэция, доля же негермафродитных видов в семействе составляет 15,2 %. У 5 ведущих семейств достоверно зарегистрировано по 4 половых типа, у *Caryophyllaceae* и *Rubiaceae* – по 3 половых типа; в 6 семействах из числа ведущих отмечено по 2 типа половости. В последнем случае роль второго полового типа, как правило, играет гинодиэция (*Brassicaceae*, *Scrophulariaceae*, *Boraginaceae*, *Lamiaceae*), однако, у *Cyperaceae* – это моноэция и у *Poaceae* – андромоноэция.

Для 25 видов из числа проанализированных данные о характере полового полиморфизма по разным источникам разнились. В большинстве случаев это объясняется реальными различиями в половой структуре природных популяций. Определение типа половости таких видов для конкретной территории может осуществляться только путём исследования данной географической популяции. Кроме того, появляющиеся новые данные позволяют откорректировать представления о половом полиморфизме некоторых видов. Так, для видов рода *Nepeta*, традиционно считавшихся гинодиэичными, Ц. Даскаловой (2005) показано наличие мужских цветков в разных сочетаниях. В ряде случаев установление полового типа затрудняется терминологическими неясностями. Так, у *Euonymus europaea*, традиционно рассматриваемого как гинодиэичный вид (Демьянова, 1985), обнаружена дисфункция гинецея в морфологически обоеполых цветках некоторых особей, что подразумевает наличие функциональной триэции (Thomas et al., 2011). Однако авторы предпочитают указывать данный вид как гинодиэичный.

При анализе литературных данных по ряду видов растений преимущественно гермафродитных семейств, для которых можно было бы ожидать отклонений от гермафродитизма, достоверные указания на половой тип отсутствовали. В этом случае вид, как правило, включался в список гермафродитных. Как справедливо указывает Е.И. Демьянова (1986), установить половой тип в подобных случаях можно только путём необходимых популяционных исследований. В первую очередь в этом нуждаются виды тех родов, для которых в составе флоры известны как гермафродитные, так и негермафродитные представители. Это роды *Pulsatilla*, *Ranunculus*, *Dianthus*, *Stellaria*, *Amaranthus*, *Potentilla*, *Epilobium*, *Valeriana*, *Scabiosa*, *Inula*, *Cirsium* и др. Перспективны также исследования полового полиморфизма видов тех родов, которые в пределах РО представлены лишь негермафродитными растениями, тогда как родственные виды за пределами нашей территории обладают иными половыми типами. К таким родам относятся следующие 22: *Anemone*, *Thalictrum*, *Minuartia*, *Reseda*, *Salsola*, *Sedum*, *Cephalaria*, *Nymphoides*, *Phacelia*, *Nonea*, *Solanum*, *Veronica*, *Acinos*, *Hyssopus*, *Artemisia*, *Colchicum*, *Gagea*, *Ornithogalum*, *Allium*, *Iris*, *Juncus* и *Poa*. В спектре половых типов растений Троицкого заповедника, составленном Е.И. Демьяновой (1986) на основе длительных подробных исследований, доля всех негермафродитных половых типов равна 41 %. Можно ожидать, что детальные

популяционные исследования «проблемных» видов позволят увеличить список негермафродитных таксонов также и в составе флоры РО.

Литература

- Гладкова В. Н. Порядок Маслиновые (Oleales) // Жизнь растений. В 6-и т. Т. 5. Цветковые растения. Ч. 2. / М.: Просвещение, 1981. – С. 371 – 375. Деев С. В., Сидорский А. Г. Раздельнополые формы покрытосеменных растений во флоре европейской части СССР. – Ботанический журнал, 1976, № 4. – С. 534 – 538. Демьянова Е. И. Распространение гинодизии у цветковых растений // Ботанический журнал. – 1985, № 10. – С. 1289 – 1301. Демьянова Е. И. Спектр половых типов растений Троицкого лесостепного заповедника // Современные проблемы филогении растений / М.: Наука, 1986. – С. 58 – 60. Зернов А. С. Флора Северо-Западного Кавказа. – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2006. – 664 с. Львова И. Н. Пол у растений. – М.: Изд-во МГУ, 1963. – 56 с. Попіль Н. І. Структурно-функціональні особливості статевого диморфізму покритонасінних роздільностатевих видів флори України. Автореф. дис. канд. біол. наук. 03.00.05 – ботаніка. Київ, 2008. Флора Нижнего Дона. (Определитель). Ч.1, 2. – Р.н/Д: Изд-во РГУ, 1984 – 1985. Abe T. Threatened Pollination Systems in Native Flora of the Ogasawara (Bonin) Islands. – Annals of Botany. – 2006, vol. 98. – Pp.317 – 334. Coder K. D. Tree Sex: Gender & Reproductive Strategies / Warnell School of Forestry & Natural Resources, University of Georgia 8/2008 // Warnell Outreach Publications Tree Selection Series WSFNR08-12. Daskalova Tz. Polygamy in some species of *Nepeta* (Lamiaceae) // Phytologia Balcanica. – 2005, Vol. 11 (1). – Pp. 79 – 88. Finkeldey, R. An Introduction to Tropical Forest Genetics. – Göttingen: Georg-August-University, 2005. – 231 p. Machado, I. C., Lopes, A. V., Sazima, M. Plant Sexual Systems and a Review of the Breeding System Studies in the Caatinga, a Brazilian Tropical Dry Forest. – Annals of Botany. – 2006, vol. 97. – Pp. 277 – 287. Thomas, P. A.†, El-Barghathi, M., and Polwart, A. Biological Flora of the British Isles: *Euonymus europaeus* L. // Journal of Ecology. – 2011, vol. 99. – Pp. 345 – 365. Webb, C. J., Lloyd, D. G., Delph, L. F. Gender dimorphism in indigenous New Zealand seed plants. – New Zealand Journal of Botany. – 1999, Vol. 37. – Pp. 119 – 130.

ЦЕНОПОПУЛЯЦИИ ЖИТНЯКА ГРЕБЕНЧАТОГО (*AGROPYRON CRISTATUM* (L.) BEAUV.) В ЦЕНТРАЛЬНОЙ ЯКУТИИ

Кардашевская В. Е.

Северо-восточный федеральный университет им.М.К. Аммосова,
г.Якутск, kardashevskaya_v@inbox.ru

В Центральной Якутии встречаются уникальные очаги экстразональных реликтовых степей. В качестве объекта исследования взят многолетний злак - житняк гребенчатый (*Agropyron cristatum* (L.) Beauv.), ценопопуляции которого играют существенную роль в степных сообществах. Популяционно-онтогенетические исследования проводили по общепринятым методикам (Работнов, 1950; Уранов, 1975; Ценопопуляции растений, 1976, 1988; Жукова, 1995; Диагнозы ..., 1997; Животовский, 2001).

В 2008-2010 гг. провели популяционное изучение *Agropyron cristatum* в 22 растительных сообществах: 14 на Средней Лене и 8 в среднем течении р. Амга. Житняковые сообщества встречаются в степных склонах коренного берега р. Лена и вблизи русла на первой надпойменной террасе р. Амга. Общее проективное покрытие (ОПП) травостоя в житняковых сообществах варьирует от 20 до 100%. Густой травостой встречается во всех амгинских сообществах (ОПП=80-100%) и реже на Средней Лене (сообщества с ОПП=70-85% составляют всего 28,6%, в остальных ОПП в пределах 20-60%). С *Agropyron cristatum* содоминируют различные ксерофиты и мезоксерофиты: *Festuca lenensis* Drob., *Psathyrostachys*

caespitosa (Sukacz.) Peschkova, *Orostachys spinosa* (L.) C. A. Mey, *Artemisia frigida* Willd., *Thalictrum foetidum* L. и др. Видовое разнообразие в растительных сообществах с ценопопуляциями (ЦП) *Agropyron cristatum* варьирует от 7 до 31 видов, а всего произрастает 93 вида высших сосудистых растений из 32 семейств. Среди них 6 видов, внесенных в Красную книгу Якутии.

Изучение онтогенетической структуры особей *Agropyron cristatum* показало, что в природе встречается 8 онтогенетических состояний, не обнаружены особи в сенильном состоянии (*s*). Изменчивость большинства (90%) признаков проростков (*p*) оценивается как очень высокая (50,5-86,8%) (табл. 1). У ювенильных растений (*j*) очень высокую вариабельность имеет почти половина морфологических признаков (46,2%): число придаточных корней (CV=74,1%), длина 4-го листа (52,6%), ширина 1-го (96,0%), 3-го (55,9%) и 4-го (53,9%) листьев. Остальные признаки повышенную и высокую степень изменчивости (22,9-37,4%).

Таблица 1

Распределение признаков особей *Agropyron cristatum* разных онтогенетических состояний по уровням изменчивости, %

Онтогенетическое состояние	Число признаков	Уровни изменчивости (Мамаев, 1975)				
		очень высоки й (> 50%)	высокий (36-50%)	повышенны й (26-35%)	средний (15-25%)	низкий (7-15%)
<i>p</i>	10	90,0	10,0			
<i>j</i>	13	38,5	15,4	23,1	23,1	
<i>im</i>	16	37,5	50,0	6,3	6,2	
<i>v</i>	19	36,8	21,1	21,1	21,1	
<i>gl</i>	24	16,7	37,5	25,0	20,8	
<i>g2</i>	24	12,5	33,3	33,3	20,8	
<i>g3</i>	24	29,2	33,3	12,5	25,0	
<i>ss</i>	13	7,7	30,8	46,2	7,7	7,7

У имматурных особей (*im*) очень высокий уровень вариабельности характерен для 37,5% признаков, высокий – для 50%. Высокой вариабельностью отличаются число засохших листьев на главном побеге (CV=68,5%), число придаточных корней (64,4%), длина листовых пластинок 1-го (58,6%) и 4-го (88,5%) листьев и размеры дерновины. Самая низкая изменчивость характерна для числа листьев на главном побеге (22,5%).

У виргинильных растений (*v*) наиболее изменчивы число полурозеточных побегов (CV=99,3%), число придаточных корней (72,4%), длина пластинки 4-го листа (63,4%), размеры дерновины. Наименее

вариабельной является ширина листовой пластинки флагового листа ($CV=15,7\%$).

У молодых генеративных растений ($g1$) наиболее варьируемые признаки - число генеративных (119,6%), полурозеточных (115,3%), розеточных (65,9%) побегов и длина 1-го междоузлия генеративного побега (51,5%). У средневозрастных генеративных растений ($g2$) самыми вариабельными являются длина 1-го междоузлия ($CV=59,6\%$), ширина 1-ой (47,2%) и длина 2-ой листовых пластинок (43,4%) генеративного побега. Низкая изменчивость отмечается по числу междоузлий на генеративном побеге (19,6%). В старом генеративном состоянии ($g3$) высокая изменчивость характерна для числа генеративных ($CV=69,2\%$) и вегетативных побегов (розеточные - 70,5%; полурозеточные - 122,1%) и длины листовых пластинок (52,8-74,0%).

Сравнение уровня варьирования признаков особей разных онтогенетических состояний показывает, что сильно варьирующими являются признаки особей в прегенеративном периоде, причем наиболее изменчивы признаки p и im . Генеративный период отличается более стабильными признаками. Вместе с тем сравнение изменчивости особей в пределах генеративного периода выявляет наибольшую степень изменчивости особей $g1$, наименьшую - $g2$. Внутрипопуляционное разнообразие особей младшей группы является приспособительным свойством, обеспечивающим повышение адаптационных возможностей и устойчивости, а в результате выживание.

В Табл. 2 представлены интегральные популяционные признаки *Agropyron cristatum*. В целом плотность особей выше в амгинских ЦП. Все ЦП являются нормальными, неполночленными. Сравнение ЦП Средней Лены (ЦП 1-14) и среднего течения р. Амги (ЦП 15-22) показывает, что высокие индексы самоподдержания имеют амгинские ЦП ($I_6=0,56-0,94$; $I_3=0,55-0,69$). Это объясняется тем, что в Амге житняк гребенчатый встречается только в составе равнинно-злаковых сообществ первой надпойменной террасы р. Амги на более плодородных почвах в условиях достаточной влажности. Тогда как на Средней Лене ЦП житняка расположены на крутых, сухих, хорошо прогреваемых склонах коренного берега в составе злаковых степей. Для них, наоборот, характерны высокие показатели индекса старения - 0,02-0,77 против 0,00-0,14 амгинских ЦП. Также ЦП на Средней Лене характеризуются высоким показателем индекса возрастности (0,06-0,84). В амгинских ЦП индекс возрастности варьирует от 0,27 до 0,42.

Бимодальные спектры характерны для 40,9% ЦП, правосторонние - 36,4%, левосторонние - 18,2%. Только одна ЦП 2, произрастающая в

мартьяновопопынно-житняковом сообществе, имеет центрированный спектр (4,5%) и характеризуется как популяция с устойчивым статусом в данном сообществе. На Средней Лене преобладают правосторонние спектры (57,1% ЦП). Бимодальные спектры составляют примерно 1/3 часть изученных среднеленских ЦП с пиками на ν и g_3 (редко на ss), центрированный и левосторонний спектры единичны. Тогда как амгинские ЦП имели только бимодальные и левосторонние спектры с максимумом на ν . В целом в ЦП *Agropyron cristatum* незначительна доля или полностью отсутствуют особи младшей группы (p , j и im), совершенно не обнаружены сенильные особи. Таким образом, ЦП *Agropyron cristatum* имеют разнообразные типы спектров с преобладанием правосторонних (стареющих ЦП) и бимодальных.

Таблица 2

Популяционные признаки *Agropyron cristatum*

№ ЦП	Плотность, шт./м ²	Индекс восстанов- ления	Индекс старения	Индекс возрастности	Тип спектра*	Тип ЦП по классификации "дельта-омега"
1	2,6	0,05	0,44	0,76	П	стареющая
2	8,8	0,27	0,03	0,42	Ц	зреющая
3	5,1	0,44	0,55	0,69	Б	старая
4	34,0	0,00	0,69	0,83	П	старая
5	28,8	0,05	0,43	0,74	П	стареющая
6	6,9	0,02	0,77	0,84	П	старая
7	1,5	0,00	0,65	0,82	П	старая
8	4,1	0,40	0,03	0,42	Б	переходная
9	3,3	0,00	0,13	0,69	П	стареющая
10	8,8	0,06	0,36	0,72	П	стареющая
11	28,6	14,5	0,00	0,06	Л	молодая
12	2,2	0,13	0,54	0,77	П	Старая
13	8,0	0,42	0,02	0,44	Б	зрелая
14	3,9	0,38	0,03	0,44	Б	зрелая
15	14,8	0,78	0,14	0,42	Б	переходная
16	30,4	0,77	0,00	0,27	Л	зреющая
17	10,0	0,56	0,00	0,39	Б	переходная
18	14,0	0,67	0,00	0,35	Б	зреющая
19	12,4	0,55	0,00	0,34	Б	зреющая
20	35,6	0,74	0,10	0,36	Л	переходная
21	10,8	0,80	0,00	0,34	Б	зреющая
22	25,6	0,94	0,00	0,27	Л	зреющая

*Л – левосторонний, П – правосторонний, Ц – центрированный, Б – бимодальный.

В правосторонних спектрах абсолютный максимум приходится на g_3 или реже на ss . У некоторых ЦП численность особей g_3 и ss более или

менее равны. В бимодальных спектрах *Agropyron cristatum*, кривая имеет два четких максимума – в группе молодых виргинильных и генеративных (чаще g_3 , очень редко g_2) особях. Это позволяет оценить эти ЦП как жизнеспособные, так как доля молодых и генеративных растений высока. В левосторонних ЦП абсолютный максимум находится на v (38,2 и 48,4% от общего числа особей), причем прегенеративный период представлен только виргинильными растениями.

По классификации «дельта-омега» в растительных сообществах *Agropyron cristatum* в годы исследования встречаются все 6 типов ЦП. Для ЦП стареющего, старого и зрелого типов по классификации «дельта-омега» характерны правосторонние онтогенетические спектры, а бимодальные спектры для зрелых, молодых, переходных и зреющих ЦП.

Литература

Диагнозы и ключи возрастных состояний злаков. – М.: Прометей, 1997. – 141 с. Животовский Л. А. Онтогенетические состояния, эффективная плотность и классификация популяций растений // Экология, 2001. - №1. – С. 3-7. Жукова Л. А. Популяционная жизнь луговых растений. – Йошкар-Ола: РИИК «Ланар», 1995. – 224 с. Мамаев С.А. Основные принципы методики исследования внутривидовой изменчивости древесных растений // Индивидуальная и эколого-географическая изменчивость растений. - Свердловск: УрНИЦ АН СССР, 1975. – С. 3-14. Работнов Т.А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Тр. Бот. ин-та АН СССР. Сер. 3. Геоботаника. Вып. 6 – М. - Л.: Изд. АН СССР, 1950. – С. 7-204. Уранов А. А. Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов // Биол. науки. – 1975. - № 2. – С. 7-34. Ценопопуляции растений (основные понятия) / Смирнова О.В., Заугольнова Л.Б., Ермакова И.М. и др. – М.: Наука, 1976. – 216 с. Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии) / Заугольнова Л. Б., Жукова Л. А., Комаров А.С. и др. – М.: Наука, 1988. – 184 с.

БУФЕРНЫЕ МЕХАНИЗМЫ В ПОПУЛЯЦИЯХ ЛУКОВИЧНЫХ РАСТЕНИЙ НА ГРАНИЦАХ ИХ АРЕАЛОВ

Кобозева Е. А.¹, Шорина Н. И.²©

Государственный биологический музей им. К.А. Тимирязева,
Москва, E_kobozeva@mail.ru

Московский педагогический государственный университет, Москва
ninshor@mail.ru

Буферные механизмы, или буферность популяции, – процессы, которые сокращают потери популяции, когда условия среды ухудшаются (Уиттекер, 1980). Эти механизмы действуют около нижнего предела численности популяций, предотвращая их вымирание. К ним относятся, например, снижение плотности популяции при ухудшении среды обитания до особей генетически лучше приспособленных к суровым условиям или до особей, находящихся в более защищенных от флуктуаций среды условиях. Популяции имеют и специальные буферные механизмы.

Объекты наших исследований – два вида луковичных растений семейства Лилейные, биоморфологически значительно отличающиеся друг от друга – тюльпан Биберштейна (*Tulipa biebersteiniana* Schult. et

Schult. fil.) и лилия кудреватая (*Lilium martagon* L.): первый – вегетативный малолетник с небольшим малолистным удлинённым надземным побегом и однолетней туникатной луковицей, весенний эфемероид; второй – поликарпик с высоким густо облиственным удлинённым надземным побегом и многолетней имбрикатной луковицей, летнезеленое растение. Оба вида имеют обширные ареалы. *L. martagon* – евроазиатский континентальный вид, *T. biebersteiniana* – восточноевропейско-азиатский вид. Однако во многих регионах России и других странах оба растения – охраняемые виды (Кр. кн. Пензенской обл., 2002; Кр. кн. Респ. Мордовии, 2003; Kedra, Vach, 2005 и др.). Всю территорию, где произрастают исследованные виды, называем «голоареалом»; часть ареала, где виды встречаются в изобилии – «ценоареалом» (Куваев, 1965; Толмачев, 1974).

Исследования проведены на Приволжской возвышенности (ПВ), где проходит южная граница голоареала *L. martagon* (Баранова, 1990) и северная – *T. biebersteiniana* (Чугунов, 2003). На границе ареалов условия существования популяций могут быть неблагоприятными. В таких случаях и проявляется их буферность.

Изучены 5 ценопопуляций (ЦП) *T. biebersteiniana*, приуроченных к лесным, опушечным и луговым сообществам разных природных зон ПВ: лесная зона (республика Мордовия, национальный парк «Смольный», ЦП 1, сосново-дубняк злаково-чистотеловый); лесостепная зона (Пензенская обл.: с. Засечное, памятник природы «Присурская дубрава», ЦП 2 – разнотравно-лугомятликовый луг, ЦП 3 – пойменный дубняк); степная зона (г. Саратов, природный парк "Кумысная поляна", ЦП 4 – широколиственный липово-кленово-дубовый лес; Волгоградская обл., г. Краснослободск, природный парк «Волго-Ахтубинская пойма», ЦП 5 – пойменная разреженная дубрава).

7 ценопопуляций *L. martagon* изучены только в лесостепной зоне ПВ, т.е. на южной границе голоареала вида. ЦП приурочены преимущественно к восстановительным сериальным сообществам на местах рубок, гарей и сенокосов: к осинникам, березнякам, дубнякам, соснякам, опушкам и полянам. Один пункт исследований – в Ульяновской обл., с. Тияпино (ЦП 1, 2) и четыре – в Пензенской обл.: памятник природы «Рамзайская дубрава» (ЦП 3); с. Сосновка (ЦП 4), с. Чибирлей (ЦП 5), Кунчеровский участок заповедника «Приволжская лесостепь» (ЦП 6, 7).

Популяционные исследования проводили на основе методов школы

А. А. Уранова (Уранов, 1975; Ценопопуляции ..., 1976, 1988). У *T. biebersteiniana* в каждом онтогенетическом состоянии выделено 4 уровня жизненности; у *L. martagon* – в зависимости от онтогенетического состояния 2 (у ювенильных и имматурных особей) или 3 уровня жизненности (у виргинильных и генеративных особей) (Кобозева, 2009, Кобозева 2010). В качестве счетной единицы у обоих видов использовали особь (семенного или вегетативного происхождения).

Для изучения популяционной структуры *T. biebersteiniana* закладывали модельные трансекты шириной 1 м и длиной от 10 до 19 м и учитывали на них все особи тюльпана с указанием онтогенетического состояния и жизненности. Картирование производили однократно: в ЦП 1, 2, 3 – в 2008 году, в ЦП 4, 5 – в 2009 году. В каждой ценопопуляции изучали: плотность, онтогенетический и виталитетный спектры и пространственную (территориальную) структуру. Скопления особей классифицировали по размеру занимаемой площади и численности: крупные (от 3,5 м² и более; от 400 особей), средние (1,5–3 м²; 100–400 особей), мелкие (до 1 м²; до 100 особей).

Ценопопуляции *L. martagon* исследовали в 2005, 2006 и 2008 гг. Методы изучения варьировали в зависимости от их численности. В малочисленных ценопопуляциях картировали все особи вида с указанием их онтогенетического состояния и уровня жизненности. Исследование ценопопуляции *L. martagon* (ЦП 5), имеющей большую численность и плотность, проводили на 5 пробных площадках по 4 м², где вели учет числа особей по онтогенетическим группам с указанием их жизненности. В ценопопуляциях изучали: численность, плотность, онтогенетический и виталитетный спектры, пространственную (территориальную) структуру.

Все изученные ЦП *T. biebersteiniana* имели левосторонний онтогенетический спектр с преобладанием прегенеративных особей. Это связано с биологией вида: энергично размножаются исключительно молодые (*im* и *v*) особи; они потенциально способны к ежегодному вегетативному размножению, в результате которого образуются *j*- или *im*-особи. Доля *g*-растений во всех ЦП невысокая и значительно варьировала. Максимальное их участие (9,8%) отмечено в южной ЦП 5, т.е. в пределах ценоареала вида, минимальное – в северной ЦП 3 (0,1%), т.е. на границе голоареала вида. Наряду с географическими на долю участия *g* особей влияют и экологические факторы: *T. biebersteiniana* практически не цветет в условиях затенения, т.е. в лесах. Такие ЦП наблюдали и в южной части ПВ (ЦП 4) и в более северной (ЦП 1).

Виталитетная структура. Из-за сходства режимов увлажнения весной в разных природных зонах, в ЦП тюльпана преобладают особи нормальной жизненности. Однако 1) при низкой плотности ценопопуляции ($7,2 \text{ ос./м}^2$) доля особей нормальной жизненности значительно увеличивается (буферный механизм) (Рис. 1); 2) на остепненных лугах, где почвы менее влажные, преобладают особи пониженной жизненности.

ЦП тюльпана в разных частях ПВ отличались своей плотностью. Наибольшее значение плотности – $111,4 \text{ ос./м}^2$ отмечено в южной ЦП 5, т.е. в пределах ценоареала, минимальное – $7,2 \text{ ос./м}^2$ – в северной ЦП 3 на границе голоареала вида. Однако, как и на долю *g* особей, на плотность ЦП, кроме географических факторов, влияют экологические. В более благоприятных световых условиях луговых сообществ (ЦП 2) плотность ЦП выше, чем в лесных (ЦП 3), и составляет $49,3$ и $7,2 \text{ ос./м}^2$, соответственно.

Практически во всех ЦП *T. biebersteiniana* размещение особей диффузное, но экологическая плотность в зависимости от микроусловий варьирует. В этой связи в ЦП можно выделить скопления. В южных ЦП отмечали разноразмерные скопления особей (крупные, средние, мелкие), а в северных ЦП – только средние и мелкие. Отсутствие крупных скоплений и наличие мелких и средних, в которых преобладают особи хорошей жизненности, свидетельствуют о буферных механизмах северных ценопопуляций.

В отличие от *T. biebersteiniana* ЦП *L. martagon*, малочисленны, характеризуется малой плотностью и крайне неравномерным размещением особей в пределах местообитаний. Выявленные отличия обусловлены, прежде всего, преобладанием разного способа размножения: у тюльпана – вегетативного, у лилии – семенного.

Все онтогенетические спектры ЦП *L. martagon* условно возрастно-полночленные, поскольку в шести из семи изученных нами ЦП отсутствовали сенильные особи. Однако мы считаем их онтогенетические спектры нормальными, поскольку они соответствуют биологии вида (например, многие особи отмирают в генеративном состоянии, не переходя в сенильное). При высокой и средней численности ЦП лилии характеризуются левосторонними онтогенетическими спектрами с максимумом на *j*-растениях семенного происхождения и преобладанием особей средней и низкой жизненности (Рис. 2 поз. а, б). При крайне низкой численности, максимум в онтогенетическом спектре смещается на *v*- и *g*-

особи, а в ЦП начинают преобладать растения с высоким уровнем жизненности (Рис. 2, поз. в). Изменение характера онтогенетического и виталитетного спектров при низкой численности ЦП лилии является их буферными механизмами, сохраняющими ЦП в неблагоприятных условиях.

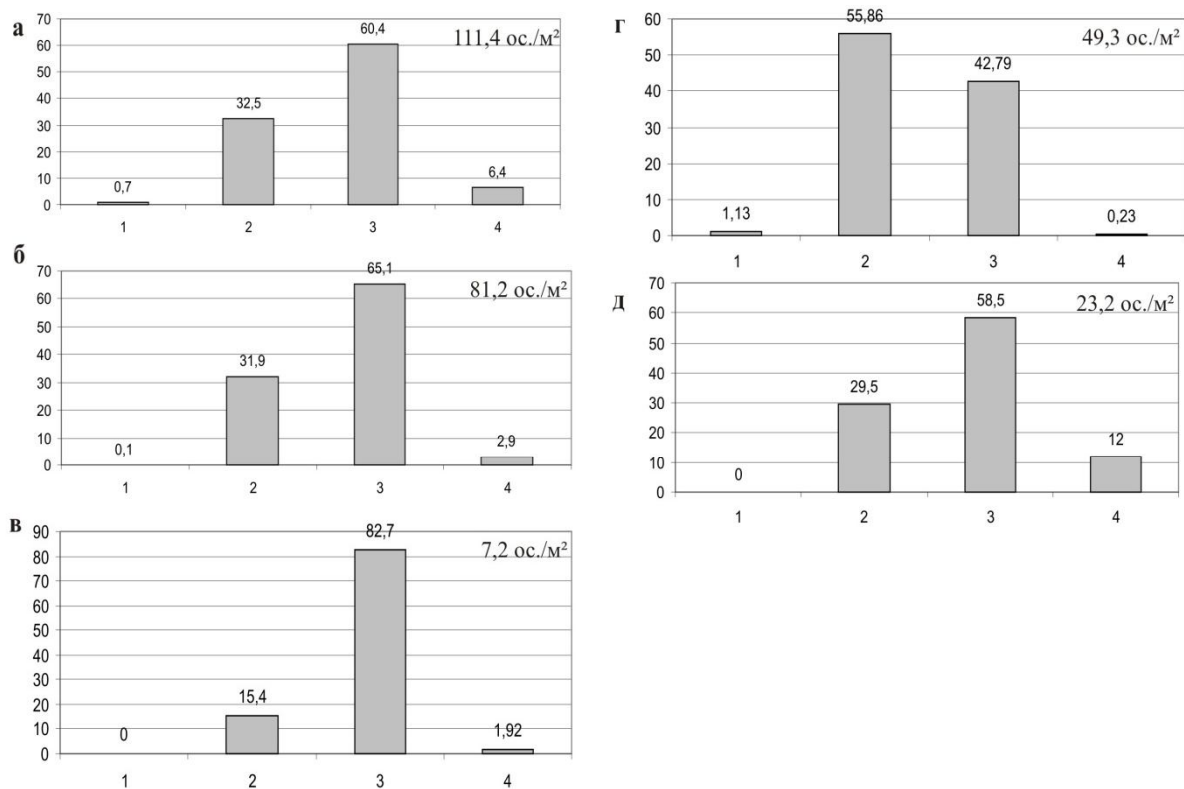


Рис. 1. Виталитетные спектры ценопопуляций *Tulipa biebersteiniana* в 2008 году в разных природных зонах: степной - а) ЦП 5, б) ЦП 4; лесостепной - в) ЦП 3, г) ЦП 2; лесной - д) ЦП 1. По оси абсцисс - жизненность особей (1 - 4 - уровни жизненности: 1 - низкий, 2 - пониженный, 3 - нормальный, 4 - повышенный); по оси ординат - доля особей, %. Цифра в правом верхнем углу каждого спектра - плотность ценопопуляции.

Таким образом, у обоих изученных видов буферные механизмы работают на популяционном уровне: у лилии кудреватой они выражены в перестройке онтогенетического и виталитетного спектров (увеличение доли виргинильных и генеративных особей с нормальным и повышенным уровнем жизненности), у тюльпана Биберштейна – в изменении характера виталитетного спектра (увеличение особей нормальной жизненности).

В отличие от тюльпана, у лилии буферные механизмы проявляются также и на организменном уровне (способность генеративных растений переходить в состояние временно нецветущих, возможность находиться в виде покоящейся луковицы, не образующей надземного побега, сокращение длительности вегетации на границе ареала). Это обусловлено тем, что лилия имеет более сложную структуру побега (у неё полиметамерный побег, многолетняя луковица), а тюльпан – более упрощённую (олигометамерный побег, однолетняя луковица).

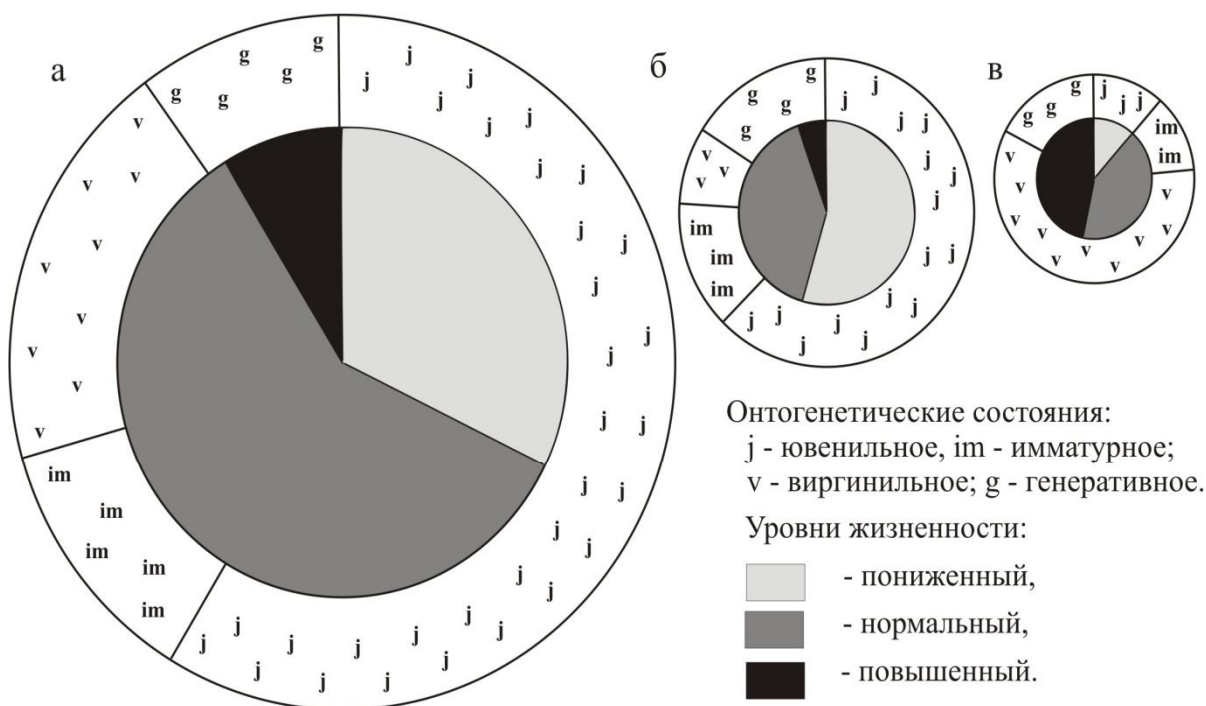


Рис. 2. Структура ценопопуляций *Lilium martagon* при разных уровнях их численности. Площадь внешнего круга соответствует численности ЦП, сектора внешнего круга соответствуют доле особей разных онтогенетических состояний в процентах, сектора внутреннего круга - процентному соотношению особей разных уровней жизненности. а - многочисленные ЦП, б - ЦП со средней численностью, в - малочисленные ЦП.

Литература

- Баранова М.В. Лилии. Л., 1990. 384 с. Кобозева Е.А. Онтогенез *Lilium martagon* (Liliaceae) // Бот. журн. 2009. Т. 94. № 2. С. 200–211. Кобозева Е.А. Биоморфология и популяционная экология луковичных растений в разных природных зонах Приволжской возвышенности (на примере *Tulipa biebersteiniana* Schult. et Schult. fil. и *Lilium martagon* L.). Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Москва, 2010. 22 с. Красная книга Пензенской области. Т. 1: Грибы и сосудистые растения / Сост. А.И. Иванов, Л.А. Новикова, А.А. Чистякова и др. Пенза, 2002. 160 с. Красная книга Республики Мордовия. В 2-х т. Т. 1: Редкие виды растений, лишайников и грибов / Сост. Т.Б. Силаева. – Саранск, 2003. 288 с. Куваев Б.В. Понятие голо- и ценоареала на примере некоторых лекарственных растений // Бот. журн. 1965. Т. 50. № 8. С. 1121–1126. Толмачев А.И. Введение в географию растений. Л., 1974. 244 с. Уиттекер Р. Сообщества и экосистемы. М., 1980. 327 с. Уранов А.А. Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов // Биол. науки. 1975. № 2. С. 17–29. Ценопопуляции растений (основные понятия и структура). М., 1976. 216 с. Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии). М., 1988. 183 с. Чугунов Г.Г. Тюльпан Биберштейна *Tulipa biebersteiniana* Schult. et Schult. fil. // Красная книга республики Мордовия. Т. 1. Редкие виды растений, лишайников и грибов. Саранск, 2003. С. 91. Kedra M., Bach A. Morphogenesis of *Lilium martagon* L. Explants in Callus Culture // Acta Biologica Cracoviensia/ Series Botanica. 2005. Vol. 47. № 1. P. 65–73.

ОНТОГЕНЕЗ ВИДОВ РОДА *THYMUS* L. (*LAMIACEAE*) И СТРУКТУРА ИХ ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ В ХАКАСИИ

Колегова Е.Б.¹, Черемушкина В.А.²

¹ Хакасский государственный университет им. Н.Ф. Катанова,
 Россия, г.Абакан, kolegoва_e@mail.ru

² Центральный сибирский ботанический сад СО РАН, г. Новосибирск,
cher.51@mail.ru

Виды рода *Thymus* являются лекарственными растениями, широко распространенными в степях Хакасии. В связи с тем, что виды активно заготавливаются местным населением, необходимо изучение особенностей онтогенеза и современного состояния их ценоотических популяций.

На указанной территории произрастает 11 видов данного рода: *Thymus altaicus* Klok. et Schost., *Thymus elegans* Serg., *Thymus iljinii* Klok. et Schost., *Thymus jensseensis* Iljin, *Thymus krylovii* Byczennikova, *T. marschallianus* Willd., *Thymus minussinensis* Serg., *Thymus mongolicus* (Ronn.) Ronn., *Thymus petraeus* Serg., *Thymus proximus* Serg., *Thymus sibiricus* (Serg.) Klok. et Schost.

Исследование проводили на протяжении 2006 - 2010 гг. в степных растительных сообществах Хакасии. При изучении онтогенеза была принята концепция дискретного описания онтогенеза, предложенная Т. А. Работновым (1950а), в дальнейшем уточненная и детально разработанная А. А. Урановым (1967, 1975) и его учениками (Ценопопуляции растений, 1976, 1988). Изучение онтогенетической структуры ценопопуляций проводили по общепринятым методикам (Работнов, 1950б; Ценопопуляции растений, 1976; 1988). Ранее онтогенез и онтогенетическая структура ценопопуляций были описаны у *T. jensseensis* и *T. petraeus* (Колева, Черемушкина, 2009, 2010, 2011). Анализ особенностей развития особей всех видов показал, что их онтогенез определяется преобладающим способом размножения, временем его возникновения и степенью омоложения партикул. На основании этого выделено 3 типа онтогенеза.

I тип онтогенеза. Характерен для *T. marschallianus*, который является вегетативно неподвижным полукустарничком. Онтогенез семенной особи полный, сложный. Длительность онтогенеза колеблется от 9 до 13 лет и зависит от длительности пребывания особей в средневозрастном генеративном состоянии. Вегетативное размножение в виде партикуляции. Самоподдержание ценопопуляций осуществляется только семенным путем. В генеративном состоянии особи находятся несколько лет, это способствует их накоплению в ценопопуляции.

II тип онтогенеза. Характерен для вегетативно полуподвижных кустарничков (*T. altaicus*, *T. elegans*, *T. iljinii*, *T. mongolicus*, *T. petraeus*, *T. proximus*, *T. sibiricus*) и полукустарничков (*T. jensseensis*). Онтогенез особей полный сложный и состоит из онтогенезов семенной особи и рамет. Вегетативное размножение начинается в молодом генеративном

(иногда виргинильном) онтогенетическом состоянии и продолжается до старого генеративного. Партикулы омоложены на одно онтогенетическое состояние. На длительность онтогенеза оказывают влияние пропуск одного из состояний и особенности жизненной формы особей видов. В нормальных условиях, когда раметы последовательно проходят все онтогенетические состояния, длительность онтогенеза у особей кустарничков составляет 9 лет, у полукустарничков 5-6. Иногда может происходить пропуск онтогенетических состояний, и образовавшиеся раметы сразу становятся субсенильными или сенильными, длительность их жизни минимальна. У образовавшихся рамет может происходить собственная партикуляция. Число рамет, которое может произвести семенное растение за время своего существования, невелико и зависит от числа придаточных корней. Партикуляция происходит в основном при нарушении целостности скелетной оси материнского растения (при отмирании скелетной оси, вытаптывании). Самоподдержание ценопопуляции смешанное, так как наряду с вегетативным размножением, в равной степени осуществляется и семенное.

III тип онтогенеза. Характерен для подвижных кустарничков (*T. elegans*, *T. iljinii*, *T. minussinensis*) и полукустарничков (*T. krylovii*). Онтогенез особей полный, сложный, состоит из онтогенезов семенной особи и рамет. Вегетативное размножение начинается в виргинильном онтогенетическом состоянии и длится до субсенильного. Раметы омоложены до имматурного состояния. Число рамет, которое может произвести семенная особь, по сравнению с особью предыдущего типа онтогенеза, значительно выше. Это связано с увеличением длины скелетных осей, наличием большого числа придаточных корней, которые появляются уже в виргинильном состоянии. Увеличение численности ценопопуляции происходит за счет большого числа молодых особей вегетативного происхождения. Наряду с вегетативным размножением самоподдержание ценопопуляций данных видов может осуществляться и семенным путем, однако роль его значительно снижена и не является определяющей.

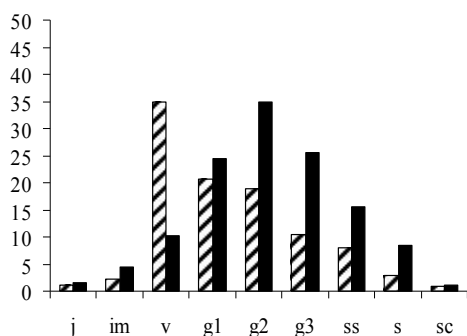
Тип онтогенеза и особенности жизненной формы влияют на структуру их ценопопуляций. На основе материала по структуре 36 ценопопуляций (ЦП) разных видов рода установлено, что тип онтогенеза также определяет характерный спектр, а признаками, влияющими на онтогенетические спектры конкретных ЦП, являются

поливариантность онтогенетического развития особей и особенности экотопа. Характерный спектр центрированного типа установлен для видов с **I типом онтогенеза**, он определяется отсутствием вегетативного разрастания и длительностью средневозрастного генеративного состояния особей до 3х лет. В конкретных ценопопуляциях возможен иной тип спектра – левосторонний, он отражает их сукцессивное состояние (Рис.).

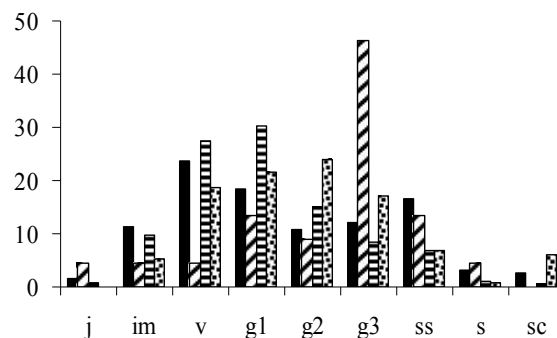
Бимодальный спектр характерен для видов со **II типом онтогенеза** и обусловлен наличием вегетативного размножения, которое начинается в молодом генеративном, реже виргинильном, состоянии; ускорением развития рамет из-за пропуска генеративных состояний вследствие угнетения молодых особей. Отклонения от типа характерного спектра связаны с несколькими факторами. Подробно данное явление рассмотрено на примере онтогенетических спектров ЦП *T. petraeus*. При расположении ЦП вида в понижениях рельефа (временные водотоки ручьев, подножия холмов) усиливается фитоценотическая конкуренция, что способствует увеличению длительности старого генеративного состояния, сокращению онтогенеза рамет и приводит к накоплению старых особей и формированию правостороннего спектра ЦП.

Левосторонний тип онтогенетического спектра формируется в сукцессивных сообществах с низким проективным покрытием травяного яруса и в сообществах, подверженных выпасу. Такие условия способствуют активному семенному и вегетативному размножению особей вида и, как следствие, накоплению особей в молодом состоянии. Спектр центрированного типа установлен для ЦП *T. petraeus*, расположенной на отвесном каменистом выходе среди петрофитного варианта настоящей степи. Вегетативное размножение особей в таких условиях затруднено. В ЦП преобладала генеративная фракция, особи которой имеют в большей степени семенное происхождение.

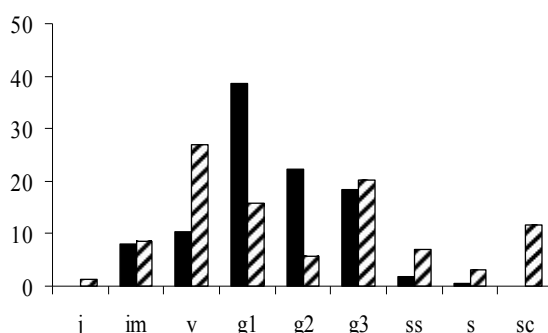
У видов с **III типом онтогенеза** характерный спектр – левосторонний. Он обусловлен интенсивным вегетативным размножением особей и образованием глубоко омоложенных рамет. Иной тип онтогенетического спектра – бимодальный - формируется в ЦП при высоком общем проективном покрытии травостоя в сообществе (до 90%), высокой экологической плотности вида (до 114 особей/м²) и антропогенном действии.



I



II



III

Рис. Онтогенетические спектры ценопопуляций видов рода *Thymus* с разным типом онтогенеза: I, II, III - тип онтогенеза; ■ - характерный онтогенетический спектр, ▨ ▩ ▦ - спектры конкретных ценопопуляций.

Литература

Колегова Е.Б., Черемушкина В.А. Онтогенез *Thymus petraeus* Serg. в степных районах Республики Хакасия // Раст. ресурсы. 2009. Т. 45. Вып. 3. С. 1-8. Колегова Е.Б., Черемушкина В.А. Онтогенез *Thymus jensseensis* Iljin // Принципы и способы сохранения биоразнообразия / Матер. IV Всеросс. научн. школы конференции. Йошкар-Ола, 2010. С. 198-200. Колегова Е.Б., Черемушкина В.А. Онтогенетическая структура ценопопуляций *Thymus petraeus* (Lamiaceae) в степных сообществах Хакасии // Раст. ресурсы. - 2011. - Т. 47. Вып. 1.- С. 16-24. Работнов Т.А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Тр. Бот. ин-та АН СССР. Сер. 3: Геоботаника. М.; Л., 1950а. Вып. 6. С. 179 – 196. Работнов Т.А. Вопросы изучения состава популяций для целей фитоценологии // Проблемы ботаники. М., 1950б. Т.1. С. 465-483. Уранов А.А. Онтогенез и возрастной состав ценопопуляций цветковых растений. М., 1967. С. 3-8. Уранов А.А. Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов // Биол. науки. 1975. №2. С. 7-34. Ценопопуляции растений: Основные понятия и структура. М., 1976. 217с. Ценопопуляции растений: Очерки популяционной биологии. М., 1988. 184с.

НЕКОТОРЫЕ АСПЕКТЫ ПОПУЛЯЦИОННОЙ СТРУКТУРЫ АГРЕССИВНОГО ЧУЖЕРОДНОГО ВИДА - КЛЕНА АМЕРИКАНСКОГО - В МОСКВЕ

Костина М. В.¹, Ясинская О. Г.², Битюгова Г. В.³

Московский гос. гуманитарный университет

¹mkostina@list.ru, ²yasinka@land.ru, ³bityugova_g@mail.ru

В Российской Федерации планомерные фундаментальные и прикладные исследования чужеродных видов начаты сравнительно недавно. В то же

время проблема проникновения чужеродных организмов имеет исключительно важное социально-экономическое значение для России. Число чужеродных древесных видов значительно меньше, чем травянистых. Среди них особенно агрессивно ведет себя клен американский (*Acer negundo* L.). Клен американский буквально заполонил собой многие улицы, скверы и дворы в Москве, на глазах меняя внешний зеленый облик города и вытесняя местные виды. Однако численность этого вида в настоящее время в городе не регулируется; их подрост не уничтожают, а вырубать выросшие деревья не разрешается. С другой стороны, полностью исключить эти виды из озеленения, по всей видимости, нельзя, поскольку только они могут произрастать в наиболее сложной экологической обстановке, выдерживая сильную загазованность воздуха, а также имеют высокий прирост биомассы.

Учитывая все это, в программы озеленения города необходимо включить вопрос о скорейшей разработке дифференцированного подхода к клену американскому, который определял бы места его посадки и регулировал численность. Для решения данной задачи необходимо всестороннее изучение биологии этого вида, в том числе особенностей формирования кроны, разнообразия жизненных форм, возрастного состава московской популяции, а поскольку клен американский - двудомное растение, то и процентного соотношения мужских и женских особей.

Формирование кроны и жизненные формы клена американского.

В благоприятных экологических условиях клен американский может длительно нарастать моноподиально, что приводит к формированию дерева с хорошо выраженным прямостоячим стволом. Однако обычно в городских условиях формирование кроны происходит иначе, что, как правило, связано с повреждением по разным причинам терминальных почек. Гибель верхушечной меристемы приводит к тому, что из одной, реже двух пар супротивно расположенных почек, находящихся непосредственно под поврежденной верхушкой материнского побега, формируются мощные боковые побеги. Чаще развивается два, реже три, и даже четыре таких побега. Последствия этого события могут быть разными. Рассмотрим два основных варианта:

1) Один из двух побегов со временем начинает преобладать в росте. Из него формируется мощная ось, которая принимает ортотропное направление роста и участвует в формировании ствола. Вторая, более слабая ось, со временем отходит в сторону и становится боковой ветвью, отличаясь от других боковых ветвей этого порядка ветвления более крупными размерами.

2) Два побега сохраняют одинаковую силу роста, при этом ствол раздваивается на равнозначные мощные оси и перестает выделяться в кроне.

По нашим наблюдениям, у большинства деревьев клена американского, выросшего самосевом, ствол в течение 5-7 лет нарастает моноподиально, затем, после гибели верхушки, на высоте 3-4 м начинает ветвиться. В процессе формирования кроны это явление может повторяться неоднократно, и в зависимости от частоты его реализации в онтогенезе, формируются деревья с разной степенью выраженности ствола - от экземпляров с четко прослеживаемым стволом до экземпляров, у которых ствол рано теряет преобладание над боковыми ветвями и не выделяется среди самых мощных из них. Последние, по классификации И.Г. Серебрякова (1962), можно отнести к «деревьям плодового типа». В городе также встречаются деревья, у которых гибель верхушечной меристемы в онтогенезе происходит очень рано, и ствол ветвится уже на высоте 0,5-1 м.

У рассматриваемого нами вида формируются и кустовидные формы. Их образование обычно связано с попытками избавиться от клена американского путем его вырубki под корень, что приводит к разворачиванию спящих почек в базальной части ствола. Образующиеся из них побеги могут за один вегетационный период вырасти более чем на 2 м в высоту.

Для клена американского также характерен оригинальный вариант кустоподобных комплексов деревьев, которые формируются в том случае, когда прорастает несколько плодов, образовавшихся на одном соцветии. Из них развивается несколько очень близко расположенных деревьев, нередко как мужских, так и женских, обычно наклоненных в разные стороны.

Клен американский также нередко внедряется и в живые изгороди, где его регулярно подстригают вместе с кустарниками. Однако, поскольку он растет очень быстро, то обычно торчит из изгороди, портя тем самым ее внешний вид.

Кроме того, в условиях сильного затенения клен американский принимает весьма необычную для дерева форму. В этом случае ствол на высоте 1-1,5 м наклоняется и начинает расти плагиотропно, при этом растения нередко цветут и плодоносят.

Таким образом, клен американский в Москве способен дать весьма широкий спектр жизненных форм.

В городских условиях при недостатке освещения и прочих неблагоприятных экологических условиях старение деревьев происходит намного быстрее, чем в природе. У сильно затененных деревьев ствол изгибается в сторону света и теряет лидирующее положение. Это вызывает образование на нем из спящих почек многочисленных побегов. Внешний вид таких экземпляров оставляет желать много лучшего. Кроме того, под тяжестью снега или при сильном ветре они могут завалиться, поэтому представляют угрозу для людей и машин.

Особенности распространения клена американского в городских посадках.

Клен американский часто использовали в озеленении, и до сих пор его еще иногда высаживают вдоль улиц. Посаженные 40-50 лет назад деревья, за которыми был обеспечен должный уход, обычно достигают в высоту 15-18 м, имеют обхват ствола более 1 м и хорошо развитую и красивую крону. Большая часть растений, произрастающих в городе, выросла из семян и имеет возраст 20-30 лет. Эти деревья высотой от 6 до 10 м нередко образуют очень густые заросли во дворах, на пустырях и вдоль дорог. У многих растений стволы сильно наклонены. В результате бесконтрольного размножения клена американского во многих дворах сформировались многоярусные заросли этого вида. В первом ярусе – посаженные высокие деревья, во втором - многочисленные более низкие, с плохо развитой кроной и зачастую наклоненные в разные стороны, и, наконец, в третьем ярусе – деревья, у которых ствол на высоте 1-1,5 м изгибаясь, начинает расти горизонтально. Вся эта картина усложняется кустовидными деревьями, а также кустоподобными комплексами. Таким образом, в результате необыкновенно высокой пластичности габитуса клен американский занимает в городе все возможные экологические ниши древесных растений, причем как деревьев, так и кустарников.

Следует отметить также, что поскольку клен американский - теневыносливое дерево, то он может расти под кроной тополей, лип и клена остролистного. Однако под его многоярусным пологом те кустарники и небольшие деревья, которые в свое время были высажены во дворах, медленно угасают.

Наиболее широко распространился клен американский в тех районах Москвы, в которых давно (двадцать лет и более) не проводились озеленительные работы, например, в Марьиной роще. Наши наблюдения показали, что в этом районе более 50 % всех древесных насаждений

составляет клен американский, а на некоторых участках его доля достигает 80 %.

Соотношение мужских и женских растений клена американского в городских посадках в Москве.

В литературе отмечается, что обычно соотношение полов составляет 1:1 без какой-либо корреляции с условиями обитания (Виноградова, Майоров, Хорун, 2010). Наши наблюдения показали, что в городе (во дворах, вдоль улиц и автострад, на пустырях, по берегам рек) преобладают мужские растения. Женских растений чуть более 40 %. Однако на отдельных небольших территориях может встречаться больше женских экземпляров. Следует отметить, что женские экземпляры отличаются от мужских более сквозистой формой кроны (Костина, 2008).

Литература

Виноградова Ю.К., Майоров С.Р., Хорун Л.В. Черная книга флоры Средней России: чужеродные виды растений в экосистемах Средней России. – М.: ГЕОС, 2010. – 512 с.; Костина М.В. Проявление полового диморфизма в строении кроны и генеративных побегов *Acer negundo* (Aceraceae) и *Fraxinus pennsylvanica* (Oleaceae)// Вестник ТвГУ. Серия «Биология и экология». – Вып. 11, 2009. – С. 108-117; Серебряков И.Г. Экологическая морфология растений. – М.: Высшая школа, 1962. – 378 с.

БИОРАЗНООБРАЗИЕ СПОРОФИТА *BOTRYCHIUM LUNARIA* (L.) SW. И ЕГО ЗНАЧЕНИЕ ДЛЯ ГЕТЕРОГЕННОСТИ ПОПУЛЯЦИЙ ВИДА

Криницын И. Г.

Костромской государственный университет им. Н. А. Некрасова,
Россия, г. Кострома, hek@rambler.ru

В популяционно-онтогенетическом направлении, одним из основоположников которого был А.А. Уранов, особо выделяется популяционная биология папоротников. В птеридологии оно развивается с появлением работ Н.И. Шориной, а затем ее учеников и других авторов. Сегодня достаточно хорошо изучены многие виды типичных папоротников.

Семейство *Botrychiaceae* Nakai, которому принадлежит *Botrychium lunaria* (L.) Sw., как и весь класс *Ophioglossopsida*, одна из наиболее архаичных групп растений, имеющая значительное количество анатомических и биологических особенностей.

Изучение механизмов устойчивости популяций и популяционного биоразнообразия редких и архаичных видов растений – первый шаг к решению проблемы сохранения биоразнообразия планеты на всех его уровнях, от организменного до биосферного. В связи с древностью, редкостью и малоизученностью вида мы исследуем его адаптационные

возможности на популяционном и организменном уровнях в меняющихся экологических условиях.

Нами описано морфологическое, в том числе возрастное биоразнообразие элементов популяции. Изучена онтогенетическая и пространственная гетерогенность популяций в разных частях ареала, прослежена их динамика, предложен базовый онтогенетический спектр, выявлены некоторые типы проявления динамической поливариантности онтогенеза, определяющие эколого-ценотическую стратегию вида.

В основе работы лежит концепция дискретного описания онтогенеза Т.А. Работнова, А.А. Уранова и его школы, адаптированная к папоротникам Н.И. Шориной и др. Изучение динамики численности, возрастной и пространственной гетерогенности популяций велись по общепринятым методикам. Исследования проводились на территории Владимирской, Вологодской, Ивановской, Кировской, Костромской, Нижегородской и Ярославской областей, Алтайском крае, республиках Горный Алтай и Марий Эл, а также на Украине, в Белоруссии и Литве.

На организменном уровне биоразнообразие спорофита выделено 3 периода и 10 онтогенетических состояний, критериями периодизации являются наличие-отсутствие спорофора, степень его разветвленности; число и размер перьев трофофора; число, состояние и степень разветвленности придаточных корней.

Среди модусов морфологических преобразований (предложенных Л.А. Жуковой для цветковых (Жукова, 1995)), проявляющихся в поливариантности вегетативной и спороносной частей *B. lunaria*, обнаружены следующие: разрастание элементов метамера (изменение формы и края пластинки листа), изменение числа элементов метамера (увеличение сегментов листа), увеличение числа элементов.

Размерная поливариантность у *B. lunaria* выражена достаточно ярко, связана с экотопом и климатическими факторами: в сухих открытых местах и в засушливые годы проявляется в миниатюризации особей. Спорофор может не развиваться и быть представлен рудиментом между филломофором и черешком трофофора. Степень рассеченности трофофора, число, размеры и тип ветвления корней у подобных особей не изменяются. В процессе онтогенеза особи меняют свой виталитет, что является важнейшим адаптационным механизмом, работающим на организменном и популяционном уровнях. Особи низкого виталитета любого онтогенетического состояния, не погибающие, а продолжающие существование, являются резервом, сохраняющим территорию и

способным перейти на высокий уровень жизненности. Неполная элиминация и сохранение слабых растений играют важную роль в поддержании генетической гетерогенности популяций.

Собственно морфологическая поливариантность проявляется, в основном, в изменении вегетативной части вайи. Дистальная часть перьев может быть цельнокрайней или тупозубчатой. По этому признаку выделяется две вариации: *B. lunaria* var. *normale* Roer. и *B. lunaria* var. *subiniscum* Roer. По нашим наблюдениям, первый характерен слабосомкнутым сообществам, второй – сообществам с более мощным растительным покровом. Встречаются особи, совмещающие эти признаки. На нижних перьях вайи часто формируются спорангии, либо все перо превращается в спорофор. К.И. Мейер считал стерилизацию важным явлением в процессе возникновения вегетативных листьев. Подобные отношения между обеими категориями листьев у современных растений подтверждают превращение спорофиллов в вегетативные листья. На одном корневище может формироваться 2–3 листа, что приводит к формированию дополнительных дочерних побегов на общем «побеге», это может быть вызвано декапитацией главной почки, либо перемещением корневища в пространстве.

Поливариантность размножения и воспроизведения у *B. lunaria* не выражена, ни у одного рассмотренного спорофита признаков вегетативного размножения не выявлено.

Ритмологическая поливариантность проявляется в сдвигах фенологических состояний у особей одной ценопопуляции и разных локальных популяций. Спорофиты начинают развивать лист через 2 недели после схода снега, к спороношению переходят через 5–6 недель после появления всходов. Первыми спороносят sr_2 -растения, через 7–10 дней – sr_1 и sr_3 . Спорангии нижних перьев вскрываются раньше верхних. Спороношение одной особи продолжается до 4 недель. В первую очередь спороносят особи, произрастающие на высоких открытых местах со слабосомкнутым травостоем, позже – в низких, влажных местах, с густым травостоем или вблизи кустарников и деревьев. В зависимости от погодных условий эти сроки сдвигаются. Сроки начала развития вайи и спороношения зависят от онтогенетического состояния спорофита и экологических факторов.

Поливариантность темпов развития - наименее изученный тип поливариантности. Выражается в различной скорости развития особей. Важнейший его параметр - длительность онтогенетических состояний. Подавляющее большинство особей имеют нормальные темпы развития, но наблюдается задержка в *im*- или *v*-состояниях до 15–20 лет. Задержка

наблюдается в локусах с высокой плотностью (20–30 особей на 0,25 м²) и на участках с густым травостоем и высокой степенью задернения.

Отмечаются случаи ускоренного развития - неотения, особенно в сухие годы, на вайях с ювенильными признаками трофофора формируется спорофор с 3-4 спорангиями (ювенильные спороносящие спорофиты sp_1 -(j)), также отмечены sp_1 -(im) и sp_1 -(v) особи. Спорофор иногда развивается на нижнем пере или даже из всего пера трофофора. Наиболее характерным динамическим процессом является временный (вторичный) покой. В обычные годы в состоянии вторичного покоя пребывает 15–20% особей. После засушливых лет в состояние покоя может уйти вся популяция. Как отмечает И.И. Науялис (Naujalis, 1995), особи вторичного покоя обязательны популяциям всех папоротниковидных.

Наиболее стабильной чертой популяций оказались их возрастные спектры. Почти все изученные популяции зрелые, полночленные с максимумом на средневозрастных спороносящих спорофитах (sp_2), за исключением 2, расположенных на вершине известковой горы и на склоне известкового карьера, максимум их спектров смещен на молодые спороносящие спорофиты (sp_1). Это вызвано следующими причинами: 1) в этих популяциях высокое количество неотенических спорофитов (sp_1 -(j), sp_1 -(im)); 2) значительное число особей имело задержку развития в sp_1 -онтогенетическом состоянии. Анализ геоботанических описаний по экологическим шкалам Д.Н. Цыганова (Цыганов, 1983) показал, что эти популяции обитают на почвах, бедных азотом, с более высокой освещенностью по сравнению с другими сообществами.

Характерный возрастной спектр популяций *B. lunaria* определяет тип их онтогенеза, а признаками, влияющими на реальные спектры, выступают поливариантность онтогенеза и особенности спорового размножения.

Изучение динамики численности и возрастной популяций выявило, что главной чертой динамики возрастного спектра являются флуктуации (переход спорофитов в состояние покоя, а репродуктивных особей еще и в состояние временного неспороношения (sp_{1-3v})). Эти явления, особенно последнее, значительно влияют на популяционные показатели. В 1996, 2001, 2011 годах в популяциях максимум спектра смещался на sp_{1-3v} -особи. Эти годы следовали за засушливыми. В годы с «нормальной» влажностью sp_1 - и sp_2 -спорофиты занимают более 60 % спектра популяции. Влажность почвы - важный фактор, влияющий на развитие симбиотического гриба и спорофита.

Наиболее малочисленной, в отдельные годы отсутствующей группой являются пререпродуктивные спорофиты (j , im и v). Отсутствие их не говорит о критическом состоянии популяции в сообществе, т.к. они наименее устойчивы к внешним условиям и более активно переходят в состояние покоя. В связи с этим для установления полночленности популяции необходим ее мониторинг.

Ювенильные микотрофные спорофиты (j_1) в популяциях довольно многочисленны; спорофиты в состоянии покоя встречаются довольно часто. При обработке дерновин из природных популяций было найдено в пробе 40 x 80 x 25 см 13 j_1 -растений и 5 взрослых в состоянии покоя, а в пяти пробах 50 x 50 x 7 см – 83 ювенильных и 11 в состоянии покоя. Количество встречающихся спорофитов j_1 -онтогенетического состояния и отмечаемых растений j_2 -состояния, говорит о том, что этот период онтогенеза наиболее подвержен элиминации, либо основная часть особей переходит во взрослые состояния (вплоть до sp_1), пребывая в состоянии временного покоя.

Наибольшее количество репродуктивных особей приходится на sp_2 -спорофиты. Несколько меньшее количество приходится на долю sp_1 -особей, самая низкая численность - у sp_3 -особей. В онтогенезе *B. lunaria* присутствует особая группа - временно неспороносящие спорофиты (sp_{1-3v}). Численность их обратно пропорциональна sp -группе. В благоприятные годы численность sp_{1-3v} составляет от 0 до нескольких процентов, в неблагоприятные (засуха) - до 80%. Присутствие их в спектре не обязательно, в некоторые годы они не отмечаются. Популяция без них скорее исключение, чем норма в жизни вида и свидетельствуют о благоприятствующих спорофиту условиях.

Вторичный покой является одним из главнейших средств адаптации растений, спасающим их от неблагоприятных воздействий, таких как пожар, сенокос и т.д. Чаще всего продолжительность покоя – год-два; но фиксировался семилетний период. Иногда период покоя гроздовников совпадает с явлением реверсии (возврат к ранним стадиям онтогенеза).

Морфологическая неустойчивость, лабильность побеговых структур и неустойчивый характер ветвления корневой системы, расположение спорангиев (на спорофоре и на трофофоре) свидетельствуют о своеобразии и древности вида. Высокая морфологическая пластичность, лежащая в основе лабильности популяционных систем, позволила этой реликтовой группе сохраниться до наших дней. Небольшие изменения климатических факторов исследуемых территорий не оказывают существенного влияния на популяционную жизнь вида. Погодичные колебания климатических

факторов, вызывают существенные изменения в возрастном спектре (переход в состояние вторичного покоя, временного неспороношения и неотения). Популяции функционируют как «пульсирующие», т.е. переходящие в состояние вторичного покоя и временного неспороношения. Растения пререпродуктивного периода онтогенеза составляют незначительную часть учитываемого спектра, т.к.: 1) его ранние этапы проходят под землей; 2) молодые спорофиты чаще переходят в состояние покоя. Отсутствие учитываемого подроста не свидетельствует о критическом состоянии, его установление возможно только после мониторинга на постоянных площадках. Количество спорофитов и локализация максимума среди репродуктивных онтогенетических групп зависят от климатических и эдафических условий. Центрированный тип спектра обусловлен наибольшей продолжительностью онтогенеза и наименьшей элиминацией sr_2 -особей. Возрастные спектры популяций, которые возможно выявить и описать, достаточно условны, так как основная часть популяции обитает под землей (*криптические* популяции), лишь периодически «появляясь на поверхности», и установить реальный спектр не нарушая целостности популяции и сообщества без мониторинга невозможно. Эколого-ценотическая стратегия *B. lunaria* сходна с короткокорневищными и тубероидными орхидными. Споровое размножение является единственным способом воспроизведения, поэтому численность и состояние sr -особей играет особенно важную роль в самоподдержании популяций на той или иной территории.

Работа выполнена при частичной поддержке Федерального агентства по образованию и в соответствии темпланом КГУ им.Н.А.Некрасова

Литература

Жукова Л.А. Популяционная жизнь луговых растений. – Йошкар-Ола: РИИК «Ланар», 1995. – 224 с. Цыганов Д.Н. Фитоиндикация экологических режимов в подзоне хвойно-широколиственных лесов. – М.: Наука, 1983. – 198 с. Naujalis J. Pteridophytes as components of plant communities. – Vilnius baltic eco, 1995. – 295 p.

ЗАЛИДОВСКИЕ ПОЙМЕННЫЕ ЛУГА КАЛУЖСКОЙ ОБЛАСТИ КАК МОДЕЛЬ ДЛЯ ИЗУЧЕНИЯ ДИНАМИКИ РАСТИТЕЛЬНОСТИ (ОСНОВНЫЕ ИТОГИ 45-ЛЕТНЕГО МОНИТОРИНГА)

Курченко Е. И., Ермакова И. М., Сугоркина Н. С., Маслов Ф. А.
Московский педагогический государственный университет, г.Москва,
kurchenko@inbox.ru

Профессор А.А. Уранов - крупный ученый и выдающийся педагог - был одним из организаторов и научных руководителей межкафедральной ПБЛ

МПГИ им. В.И. Ленина (ныне УНБЦ МГПУ). С первых дней существования лаборатории (1963г.) одним из объектов исследования стали Залидовские пойменные луга р. Угры (приток р. Оки) Калужской области. Луга превратились в полигон для разработки теоретических основ популяционной жизни растений. Ценность этих лугов для фитоценологических исследований заключается в их сохранности - они никогда не распахивались и использовались как сенокосные, сенокосно-пастбищные и пастбищные угодья. Их можно рассматривать как эталон развития естественной луговой растительности, сформировавшейся под умеренным антропогенным воздействием. В 1997 г. луга вошли в состав Национального парка «Угра», который с 2002 г. стал биосферным резерватом ЮНЕСКО.

Задачи исследования первых лет существования лаборатории были направлены на изучение онтогенеза и возрастного (онтогенетического) состава ценопопуляций (ЦП) у растений разных жизненных форм. В этом плане на Залидовских лугах были исследованы 29 видов: *Festuca pratensis* Huds., *Sanguisorba officinalis* L., *Carum carvi* L., *Heracleum sibiricum* L., *Pedicularis kaufmannii* Pinzg., *Taraxacum officinale* Wigg., *Arctium tomentosum* Mill., *Anthriscus sylvestris* (L.) Hoffm., *Eryngium planum* L.-Ермакова И.М., *Phleum pratense* L., *P. phleoides* L. – Матвеев А.Р., *Medicago falcata* L., *Thalictrum minus* L., *Galium mollugo* L., *G. verum* L., *G. boreale* L., *Phlomis tuberosa* L., *Fragaria viridis* L.-Григорьева Н.М., *Dactylis glomerata* L., *Bromopsis inermis* (Leyss.) Holub – Егорова В.Н., Бологова В.Л., *Geranium pratense* L., *G. palustre* L., *G. sylvaticum* L., *Leucanthemum vulgare* Lam., *Rhinanthus minor* L. – Сугоркина Н.С., *Bunias orientalis* L., *Rumex confertus* Willd. – Былова А. М., *Carduus crispus* L., *C. nutans* L.-Ковынева О.В. Виды занимают разные фитоценологические позиции.

Анализ возрастных спектров основных ценозообразователей лугов выявил разнообразие стратегий популяций, обеспечивающих их длительное существование и замкнутость фитоценозов. Выявлены 2 основных типа ЦП: 1)стабильные - *Festuca pratensis*, *Geranium pratense* и *G. palustre*, 2)динамичные - *Heracleum sibiricum*, *Carum carvi*, *Taraxacum officinale*, *Pedicularis kaufmannii*. Устойчивость ЦП со стабильными спектрами обеспечивается долгоживущими онтогенетически старыми особями. Например, стабильность спектров *Festuca pratensis* обусловлена длительным пребыванием растений в старом генеративном и субсенильном состояниях и эпизодическом пополнении молодыми растениями семенного происхождения. У двух видов гераний возрастные спектры имеют 2 максимума – на ювенильных-имматурных растениях и

старых генеративных-субсенильных, что объясняется ежегодным приживанием семенных растений. Для видов с динамичным типом ЦП характерно постоянное пополнение молодыми особями. Растения характеризуются высокой семенной продуктивностью, приживаемостью значительного числа проростков и большим размахом колебания численности. У этих видов в ЦП преобладают особи прегенеративного периода. I тип свойствен виолентам, пациентам, II - видам с эксплерентными чертами (Ермакова, Сугоркина, 1985, 2004, 2009).

Начиная с 90-х годов, в центре внимания оказались проблемы устойчивости и антропогенного воздействия на растительность луга. В плане этих задач И.М.Ермаковой и Н.С.Сугоркиной (1993) выполнены исследования, посвященные восстановительным процессам растительности луга после стогования. Подобные исследования ранее никем не проводились. Установлено, что оставление стогов на лугах на длительный срок приводит к обеднению флористического состава, снижению проективного покрытия и засорению луга. В зависимости от реакции растений на стогование авторами выделено 6 типов растений и 4 периода восстановительной сукцессии. Восстановление растительности обеспечивается последовательной сменой инвазионных ЦП и длится от 4 до 30 лет в зависимости от размера подстожий и местоположения участка.

С 1965 г. по настоящее время на Залидовских лугах И.М. Ермакова и Н.С. Сугоркина проводят мониторинг модельных участков, которые отражают фитоценоотическое разнообразие, положение в рельефе поймы и характер хозяйственного использования (Ермакова, Сугоркина, 2000, 2001, 2002, 2003, 2008, 2009 и др.). Мониторинг проводится на постоянных и временных площадках на фитоценоотическом, популяционном и организменном уровнях. Используется популяционно-онтогенетический метод, метод геоботанических описаний, экспресс-метод оценки состояния луга по видам индикаторам с помощью балловых шкал, ведутся учеты степени разлива реки, сроки сенокоса и других антропогенных воздействий.

В результате 45-летнего мониторинга лугов (1965-2010 гг.) выявлено сокращение флористического разнообразия на 10-30 видов. По данным 1965-1966 гг. на описаниях 100 м² встречалось до 60 видов, в настоящее время - 30-40 (50). Некоторые виды сохранили свое доминирующее положение, другие перестали быть доминантами или исчезли совсем. В центральной пойме высокого уровня перестала быть доминантом *Festuca rubra*, в прирусловой пойме – *Poa pratensis*. Уменьшилось различие между участками, отнесенными в 1965-1966 гг. Ю.Б.Королевым по

флористическому составу и доминантам к разным типам растительности (Ермакова, Сугоркина, 2000). Перевыпас в прирусловой части поймы и установка стогов на длительный срок приводили к демутационным сукцессионным изменениям растительности. Они выражались в выпадении ряда видов и внедрении других, смене доминантов, изменении жизненности особей, обилия, покрытия, численности и возрастного состава ЦП. Другие факторы – смена хозяйственного использования, сроки сенокосения, внесение удобрений – способствовали флюктуационным изменениям: обратимым изменениям численности, жизненности особей и ЦП, что вело к постоянной динамике обилия и покрытия, смене доминантов, однако основной состав видов оставался относительно постоянным. Кроме сукцессионных и флюктуационных изменений, связанных с антропогенным воздействием, на лугах выявлены естественные долгосрочные сукцессии.

Анализ данных мониторинга позволил определить основные факторы, способствующие устойчивости состава и структуры Залидовских лугов: богатство таксономического состава и видовая насыщенность, разнообразие жизненных форм, высокая сомкнутость травостоя, полидоминантность, разные фитоценотические позиции растений, сочетание конкурентно-совместимых видов, а также меньшая подверженность доминирующих видов совокупному влиянию других видов (Уранов и др., 1977). На популяционном уровне - совместное существование ЦП со стабильным и динамичным возрастными спектрами. На организменном уровне - разная продолжительность онтогенеза и отдельных возрастных состояний, способность к временно нецветущему состоянию и состоянию вторичного покоя (Ермакова, Сугоркина, 2000, 2001). Наиболее благоприятным для поддержания устойчивости луга является сенокосное использование.

Разработаны следующие методики: метод определения жизненности ценопопуляций (Ермакова, 1976); метод многобалльной оценки жизненности особи и его применение для характеристики ценопопуляции (Ермакова, 1987); оценка засоренности луга погремком малым (Сугоркина, Ермакова, 1994); методика экспресс-оценки состояния луговых ценозов (Ермакова, Сугоркина, 2000); обработка экспресс-оценки засоренности лугов (Ермакова, Сугоркина, Петросян, 2001); одуванчик лекарственный как индикатор состояния луга (Ермакова, Сугоркина, 2005); определение жизненных форм луговых растений (Ермакова, Сугоркина, 2006, 2007, 2011).

Продолжается мониторинг ЦП на постоянных площадках за *Festuca pratensis* Huds., *Heracleum sibiricum* L., *Pedicularis kaufmannii* Pinzger, *Taraxacum officinale* Wigg., *Sanguisorba officinalis* L., *Anthriscus sylvestris* (L.) Hoffm., *Eryngium planum* L. *Arctium tomentosum* Mill. (Ермакова, 2003, 2006, 2007).

Начиная с 2000 года стали привлекаться математические методы для анализа данных длительного мониторинга: анализ динамики флористического разнообразия (Воронкина и др., 2003), процесса демутиации подстожий (Воронкина и др., 2004, 2007), направленность изменения обилия конкретных видов в общей динамике растительности. С помощью метода построения нелинейных моделей регрессии выявлен циклический характер динамики флористического разнообразия, который отражает ритмы жизни участков луга, находящихся под антропогенным воздействием разной интенсивности: слабом - сенокосное использование, умеренном - сенокосно-пастбищный режим и сильном - пастбищный режим (Курченко и др., 2010). Период колебания на сенокосном участке составляет 25-26 лет, на сенокосно-пастбищном 20 лет и на пастбищном - 8-10 лет. В соответствии с волновой теорией А.А. Уранова (1975) описанные процессы в фитоценозе resultируются из элементарных волновых процессов – пространственно-временной динамики возрастных спектров ЦП.

Метод вычисления коэффициентов автокорреляции по В.И.Василевичу (1970) позволил количественно оценить участие в соседние годы десяти доминирующих видов и выявить три типа динамики: I - отражает колебания амплитуды значений коэффициентов; II - колебания с уменьшением их максимальных и минимальных значений; III - уменьшение значения коэффициентов по экспоненте. Эти типы отражают циклические (I тип) и нециклические погодичные флуктуации (II тип), а также условные сукцессии (III тип) (Маслов, 2010).

Научные результаты, полученные в течение многолетнего мониторинга, легли в основу ряда практических рекомендаций по рациональному использованию природных сенокосов и пастбищ (Ермакова, Сугоркина, 2008).

Литература

Ермакова И.М., Сугоркина Н.С. Динамичность и устойчивость видовых ЦП на естественных лугах Калужской области. В кн.: Динамика ЦП растений. М. Наука, 1985. С. 63-82. Ермакова И.М., Сугоркина Н.С. Сукцессивные процессы на пойменных лугах при стоговании //Бюлл. МОИП Отд. Биол. 1993.Т. 98. Вып. 5. С. 88-99. Ермакова И.М., Сугоркина Н.С. Мониторинг луговой растительности в пойме реки Угры // Бот. журн., 2000. Т. 85. № 12. С. 50-57. Ермакова И.М., Сугоркина Н.С. Жизненные формы растений Залидовских лугов Калужской области //Бот. журн., 2011. Т. 96. № 3. С. 316-341. Курченко Е.И., Петросян В.Г., Ермакова И.М., Сугоркина Н.С. Многолетняя динамика пойменного луга: количественная характеристика флористического разнообразия //Бот. журн., 2010. Т. 95. № 7. С. 911-923; Уранов А.А. Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов //Науч. докл. высш. школы. Биол. науки, 1975. № 2. С. 7-34.

**ОСОБЕННОСТИ ПОПУЛЯЦИИ *ZYGOPHYLLUM PINNATUM*
SUBSP. *CHAKASSICUM* PESCHKOVA НА ТЕРРИТОРИИ
ЗАПОВЕДНИКА «ХАКАССКИЙ»**

Лебедева С. А.¹, Лебедев Е. А.²

¹ФГУ ГПЗ «Хакасский»,
Россия, г. Абакан, lebedeva-1411@yandex.ru

²Хакасский государственный университет им. Н.Ф. Катанова,
г. Абакан, lebede-evgenij@yandex.ru

Мониторинг структуры ценопопуляций видов позволяет не только составить более полное представление о роли видов отдельных эколого-фитоценотических групп в тех или иных растительных сообществах, но и прогнозировать их пространственно-временное развитие.

Объектом наших исследований явилась популяция *Zygophyllum pinnatum* subsp. *chakassicum* Peschkova, который является эндемиком Алтае-Саянской флористической провинции, редким видом, внесенным в Красную книгу Республики Хакасия (2002) со статусом 3 (R).

На территории Хакасии известно всего 6 местонахождений вида (Бытотова, 2008). Основной ареал *Zygophyllum pinnatum* subsp. *chakassicum* расположен в Абаканской степи Республики Хакасия.

Цель данного исследования – изучение фитоценотической приуроченности и структуры ценопопуляции *Zygophyllum pinnatum* subsp. *chakassicum* на территории заповедника «Хакасский».

Исследования проводились на кластерном участке заповедника «Хакасский» - «Камызякская степь с озером Улук-Коль» в 2010-2011 гг. В качестве основных демографических параметров ценопопуляции были изучены: онтогенетический (возрастной) спектр и способ самоподдержания.

Zygophyllum pinnatum subsp. *chakassicum* приурочен к засоленным местообитаниям, с максимальной освещенностью и минимальным задернением почвы, произрастает на высоте 507 м над у.м., 53°48'13,8" с.ш; 90°39'08,1" в.д., на выходах третичных пестро-цветных глин, на вершине холма.

Строение и состояние ценопопуляции изучено в злаково-разнотравном каменистом степном фитоценозе с влиянием выпаса. Общее проективное покрытие составляет 35 %. Проективное покрытие вида - 2-3 %. Видовое обилие очень низкое – 6 видов. Доминантами являются

Achnatherum splendens (Trin.) Nevski, с проективным покрытием 15 %; *Artemisia frigida* Willd. – 10 %; *Koeleria cristata* (L.) Pers. – 8 %.

Ценопопуляции *Zygophyllum pinnatum* subsp. *chakassicum* характеризуются невысокой плотностью - 0,6 особи на 1 м² и контагиозным распределением особей по площади фитоценоза. Контагиозное распределение связано с особенностями распространения семян от материнских особей, в связи с чем недалеко от генеративных особей располагаются проростки и особи в прегенеративном возрастном периоде.

Проведенный анализ позволил установить, что по мощности развития и продолжительности существования преобладают молодые и средневозрастные генеративные особи, на них приходится 70,2 %, что свидетельствует об относительной устойчивости вида к антропогенным нагрузкам. Исследования возрастной структуры позволили определить преобладающие возрастные группы. В ценопопуляции доля участия особей в прегенеративном периоде развития невысока и составляет 29,3 %, из них на проростки приходится 15,8 %, на имматурные – 4,7 %, виргинильные – 8,8 %. Особи в ювенильном возрастном состоянии отсутствуют. Сенильные особи составили 0,5 % от общего количества, хотя следует отметить, что по надземным частям не всегда можно четко разделить виргинильные и сенильные особи.

В период 2010 года в ценопопуляции семенного возобновления не наблюдалось. В 2011 году отмечено появление проростков (15,8 %, от общего числа особей в популяции). Перехода особей из одной возрастной группы в другую не выявлено.

В весенний период появление всходов не наблюдалось. Прорастание семян отмечено во второй половине июня. Вторая половина вегетативного периода характеризуется элиминацией семенных проростков. При повышении плотности травянистого покрова семенное возобновление почти полностью отсутствует. Вытаптывание и недостаток влаги являются основными факторами, препятствующими появлению всходов и приживаемости проростков.

По классификации А.А. Уранова и О.В. Смирновой (1969), исследованную популяцию следует отнести к зрелым нормальным, неполночленным с преобладанием особей в средневозрастном генеративном состоянии. Таким образом, выделен одновершинный базовый спектр с максимумом на средневозрастных генеративных особях. Это указывает на длительность онтогенеза в целом и особенно

генеративного периода. Численность особей в виргинильном возрастном состоянии больше, чем сенильных.

В процессе изучения способов самоподдержания отмечено отсутствие вегетативного размножения. Самоподдержание осуществляется только семенным путем, распад особей в постгенеративном возрастном периоде не приводит к вегетативному размножению.

Умеренный выпас скота не сказывается отрицательно на существовании ценопопуляции, поскольку приводит к образованию свободных мест, пригодных для прорастания семян и закрепления проростков, снижает конкуренцию со злаками. Интенсивный выпас может иметь негативное влияние, поскольку приводит к повреждению и гибели розеточных побегов, уничтожению генеративных побегов, из-за чего значительно уменьшается образование семян, вытаптываются проростки и слабый в конкурентном отношении (по сравнению со взрослыми особями) подрост. Необходимо проводить регулярные наблюдения за состоянием ценопопуляций этого вида.

Литература

Бытотова С.В. Аннотированный список эндемиков и субэндемиков флоры Республики Хакасия // Turczaninowia 2008, 11(4). – С. 13–25. Красная книга Республики Хакасия: Редкие и исчезающие виды растений и грибов / И.М. Красноборов, Е.С. Анкипович, И.И. Вишневецкий и др. - Новосибирск: Наука, 2002. - 264 с. Уранов А. А., Смирнова О.В. Классификация и основные черты развития популяций многолетних растений // Бюл. МОИП. Отд. Биол. - 1969. - Т. 74, вып.1. - С. 119-134.

ОЦЕНКА ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ *COLURIA GEOIDES* (PALL.) LEDEB. В РАЗЛИЧНЫХ ЭКОЛОГО-ЦЕНОТИЧЕСКИХ УСЛОВИЯХ

Леонова Т. В.

Хакасский государственный университет,
г. Абакан, geoides76@mail.ru

Coluria geoides (Pall.) Ledeb. – колюрия гравилатовидная (сем. *Rosaceae*) – травянистое короткокорневищное поликарпическое растение. Основной структурной единицей побеговой части тела растения *C. geoides* является разветвляющийся из верхушечной почки моноподиально нарастающий розеточный побег. Побег полициклический, вегетативно-генеративный. Во взрослом состоянии побеговая сфера особи *C. geoides* представлена системой разветвленных побегов возобновления, нарастающих моноподиально. Взрослая особь образует от 5 до 14 вегетативных моноподиальных розеточных побегов. Вегетативно-генеративные побеги связаны с материнским побегом небольшими участками короткого эпигеогенного плагиотропного корневища.

Генеративные побеги безрозеточные, пазушные, восходящие, по длительности цикла развития являются моноциклическими (Леонова и др., 2010).

Ареал вида, по данным Р.В. Камелина (1998) - восточноказахстанско-алтае-тувинско-северохангайский, *C. geoides* является эндемиком Южной Сибири. Произрастает на северных и северо-восточных степных склонах в составе луговых степей, в горных и высокогорных степях, на щебнистых и каменистых склонах гор (Крылов, 1933; Малышев, 1988).

Произрастание *C. geoides* на территории Хакасии приурочено к широкому диапазону эколого-ценотических условий. Вид распространен в составе настоящих и луговых степей, сосновых, лиственничных и смешанных лесов (Леонова и др., 2010). Цель исследования – оценить состояние ценопопуляций *C. geoides* в различных условиях произрастания Хакасии.

Полевые исследования *C. geoides* проводились в течение 2007-2010 гг. на территории Хакасии в различных типах степных и лесных сообществ.

Для оценки состояния ценопопуляций применен метод сопоставления организменных и популяционных параметров со способом ординации конкретных ценопопуляций с помощью балловых оценок, предложенный Л.Б. Заугольной (1994). Поскольку состояние популяционной системы зависит, прежде всего, от конкретной эколого-ценотической обстановки, четыре ценопопуляции были выбраны с учетом их разнообразной эколого-ценотической приуроченности и антропогенной нагрузки. Выбор признаков был обусловлен диапазоном их варьирования и силой корреляционного взаимодействия (Злобин, 1989; Заугольная и др., 1993; Заугольная, 1994). При сравнении значений организменных признаков использовали только значения с достоверными отличиями по t-критерию Стьюдента при 95 %-ном уровне значимости.

Характеристика местообитаний изученных ценопопуляций: ЦП 1 – караганово-разнотравно-колюриево-злаковая луговая степь, общее проективное покрытие травостоя (ОПП) 70-75 %, проективное покрытие (ПП) *C. geoides* 20-25 %; ЦП 2 – кустарниковая разнотравно-злаковая каменистая луговая степь, ОПП 50-55, ПП *C. geoides* 15-20 %, изучение ценопопуляций проводили после весеннего пала степной растительности; ЦП 3 – кустарниковая колюриево-злаковая каменистая луговая степь, ОПП 50-55 %, ПП *C. geoides* 15-20; ЦП 4 – сосновый караганово-разнотравно-осоково-сухомышный лес, ОПП 75-80 %, ПП *C. geoides* 10 %.

Принимая во внимание уровень варьирования и силу корреляционных связей признаков, для оценки состояния

ценопопуляций в качестве организменных признаков нами были выбраны: число вегетативных побегов, длина листовой пластинки, длина годовичного прироста, высота генеративного побега, биомасса генеративной особи. В качестве популяционных признаков были взяты – плотность особей на $0,25 \text{ м}^2$; биомасса особей на $0,25 \text{ м}^2$; доля особей молодой фракции ($j - g_1$); доля особей генеративной фракции ($g_2 - g_3$); доля особей старой фракции ($ss - s$).

Для оценки состояния ценопопуляции диапазон каждого признака разбивался на пять классов с одинаковым объемом по равномерной шкале; затем каждому классу присваивался балл: наименьший балл соответствовал наименьшим показателям. Балловые оценки ценопопуляций *C. geoides* в разных растительных сообществах представлены в Таблице 1.

Таблица 1

Балловые оценки величины признаков *Coluria geoides*

№	Признаки	Баллы				
		I	II	III	IV	V
1	Число вегетативных побегов	< 4,0	4,1-5,0	5,1-6,0	6,1-7,0	> 7,1
2	Длина листовой пластинки, см	< 5,0	5,1-6,0	6,1-7,0	7,1-8,0	> 8,1
3	Длина годовичного прироста, см	< 0,45	0,46-0,50	0,51-0,55	0,56-0,6	> 0,61
4	Высота генеративного побега, см	< 14,0	14,1-15,5	15,6-17,0	17,1-18,5	> 18,6
5	Биомасса генеративной особи, г	< 2,5	2,6-3,5	3,6-4,5	4,6-5,5	> 5,6
6	Биомасса особей на $0,25 \text{ м}^2$, г	< 20	21-30	31-40	41-50	> 51
7	Плотность особей на $0,25 \text{ м}^2$, шт.	< 27	28-30	31-33	34-36	> 37
8	Доля $j - g_1$, %	< 34,0	34,1-36,0	36,1-38,0	38,1-40,0	> 40,1
9	Доля $g_2 - g_3$, %	< 25,0	25,1-32,0	32,1-39,0	39,1-46,0	> 46,1
10	Доля $s - ss$, %	< 15,0	15,1-20,0	20,1-25,0	25,1-30,0	> 30,1

По результатам оценки ценопопуляции максимальное совпадение суммы значений организменных и популяционных признаков (35 баллов) складываются в слабо нарушенных луговостепных фитоценозах (ЦП 1, 3).

Судя по всему, именно эти растительные сообщества являются благоприятными для роста и развития *C. geoides*, поскольку в этих условиях формируется мощная надземная и подземная части растения, наблюдается высокое содержание молодой и зрелой генеративной фракции, складываются средние и высокие показатели плотности особей на единицу площади (Рис. 1).

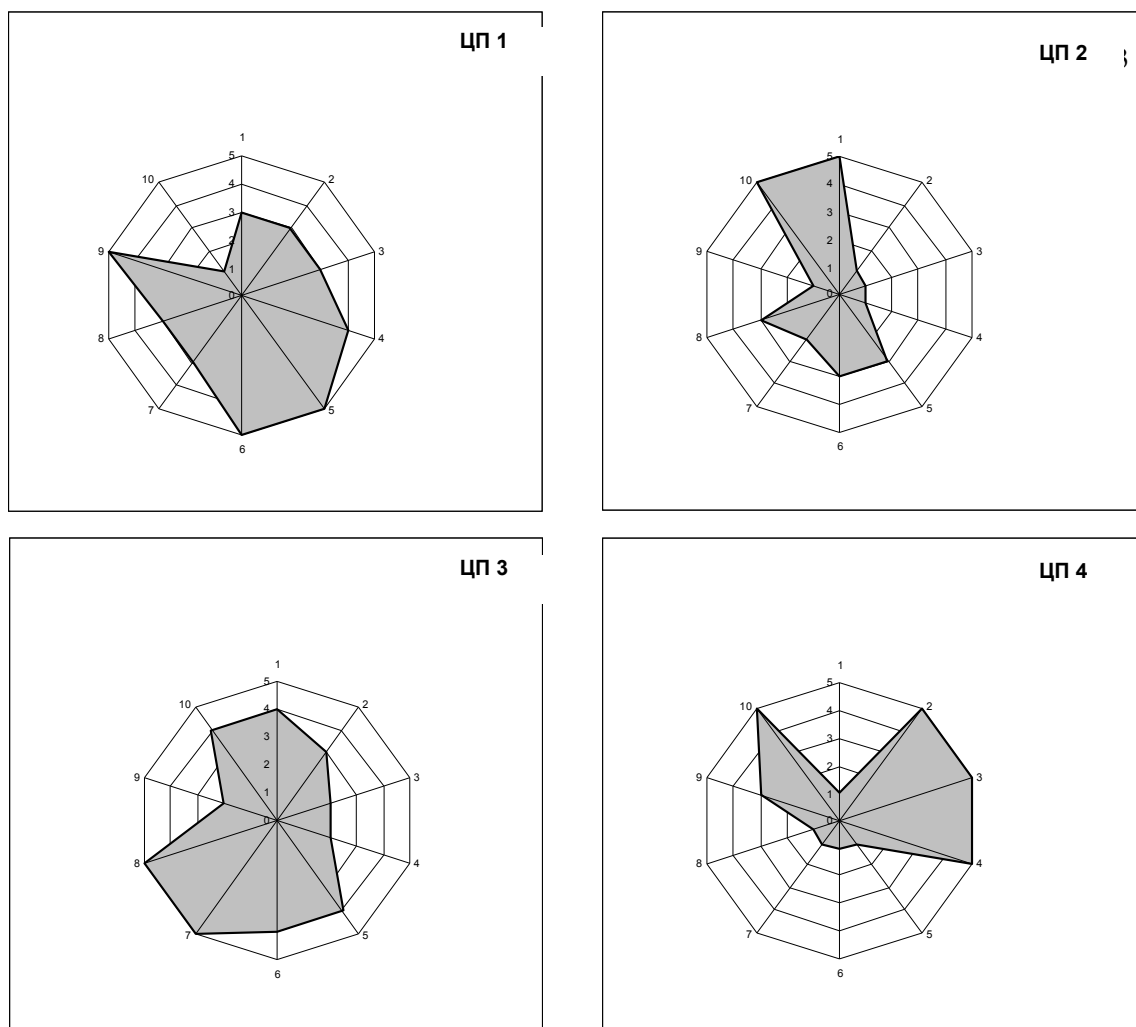


Рис. 1. Оценка состояния ценопопуляций *Coluria geoides* (в баллах)

Условные обозначения. Организменные признаки: 1 – число вегетативных побегов; 2 – длина листовой пластинки; 3 – длина годовичного прироста; 4 – высота генеративного побега; 5 – биомасса генеративной особи. *Популяционные признаки:* 6 – биомасса особей на 0,25 м²; 7 – плотность особей на 0,25 м²; 8 – доля молодой фракции ($j - g_1$); 9 – доля генеративной фракции ($g_2 - g_3$); 10 – доля старой фракции ($s - ss$).

Лесная ценопопуляция (ЦП 4) занимает промежуточное положение (28 баллов). Сумма баллов популяционных признаков в этих условиях минимальна, организменные же признаки складываются в основном из показателей «длина листовой пластинки», «длина годовичного прироста», «высота генеративного побега».

Самые низкие показатели суммы баллов (25 баллов) по организменным и популяционным признакам складываются при антропогенной нагрузке (ЦП 2).

Таким образом, наибольшее совпадение организменных и популяционных признаков оказалось в слабонарушенных луговостепных растительных сообществах. Луговые степи и петрофитные их варианты можно считать эколого-фитоценотическим оптимумом для этого вида.

Литература

Заугольнова Л.Б. Структура популяции семенных растений и проблемы их мониторинга: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. СПб., 1994. – 70 с. Заугольнова Л.Б., Денисова Л.В., Никитина С.В. Подходы к оценке состояния ценопопуляций растений // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1993. – Т. 98. Вып. 5. – С. 100-108. Злобин Ю.А. Принципы и методы изучения ценоотических популяций растений. Казань: Изд-во Казанского ун-та. 1989. – 146 с. Камелин Р.В. Материалы по истории флоры Азии (Алтайская горная страна). Барнаул, 1998. – 240 с. Крылов П.Н. Флора Западной Сибири. Томск, 1933. – Т. 7. – С. 1445-1832. Леонова Т.В., Водлазова С.В., Черемушкина В.А. Эколого-ценотическая характеристика и онтогенез *Coluria geoides* (Pall.) Ledeb. (*Rosaceae*) в Хакасии // Бот. журн. 2010. – Т. 95. № 1. – С. 48-59. Малышев Л.И. Флора Сибири. Т. 8. *Rosaceae*. Новосибирск, 1988. – 200 с.

ГЕТЕРОЭРЕМОКАРПИЯ И ПОЛИВАРИАНТНОСТЬ ОНТОГЕНЕЗА

Марков М. В.

Московский педагогический государственный университет,
Г.Москва, markovsmail@gmail.com

В литературе неоднократно появлялись данные о том, насколько существенна даже та наблюдаемая очень малая изменчивость массы семени (гетероспермия) или односеменных диаспор – семян (гетерокарпия), эремов в ценобиях (гетероэремокарпия) и популяциях ряда видов (Black, 1958; Hendrix, 1984; Stanton, 1985; Michaels et al., 1988 и др.) для роста и развития растений, и о том, как сказываются первоначальные различия на разных этапах онтогенеза вплоть до плодоношения. Анализ литературы убеждает в том, что кроме как в морфологическом аспекте, варьированию массы семени как на внутри-, так и на межпопуляционном уровнях в отечественных исследованиях было уделено крайне мало внимания. За рубежом серия работ, затрагивающих изучение закономерностей варьирования массы семени (эрема) в пределах популяции чернойголовки обыкновенной *Prunella vulgaris* L., и на межпопуляционном уровне была выполнена А. Winn (1988, 1991). При сопоставлении данных о массе семени и ее варьировании у этого вида, приведенных в названных работах, с данными, которые были получены нами в Тверской области, выявлены существенные расхождения. Поэтому целью настоящей работы было изучение варьирования массы и формы эремов у чернойголовки на уровне

ценобия, соцветия, особи (гетероэремокарпия), популяции и межпопуляционном уровне на основе данных по 15-ти природным популяциям этого вида в Тверской области и анализ связи изменчивости с прорастанием, как одним из параметров приспособленности и поливариантностью развития.

Материал собирали в окрестностях г. Твери, Лихославльском и Торжокском районах Тверской области. Сбор материала для изучения популяций проводили выборочным методом в период с 20 по 27 августа (окрестности Твери) и 15-19 сентября (Лихославльский и Торжокский районы) 1996 года.

Случайные выборки состояли из плодоносящих особей. Особь несла от одного до семи компактных и отличающихся по размерам соцветий, и это отражало ее жизненное состояние. На выборке свежих растений с фотографированием и зарисовкой проводили изучение вариантов относительного развития эремов в ценобиях. В воздушно-сухом состоянии растения подвергались обработке, в ходе которой из каждого цветка каждого соцветия (уровень соцветия был зафиксирован) извлекали четырехэремный (в типе) ценобий, распадающийся на эремы (далее – для удобства изложения – семена). Иногда семян в цветке было меньше четырех, но причины этого явления не ясны. Все семена, извлеченные из цветков одного соцветия, пересчитывали и взвешивали с точностью до 0.1 мг. По этим данным вычисляли среднюю массу одного семени для каждого соцветия. Ниже для краткости такой метод анализа назван “посоцветным”. Жизнеспособность и энергию прорастания свежесобранных семян проверяли методом проращивания. Варианты онтогенеза выявляли, наблюдая растения на постоянных площадках.

На фото 1 приведены ценобии, преимущественно гетероэремокарпные, для ряда видов семейства Губоцветных. Спектр вариантов относительного развития и расположения эремов в ценобиях у *P. vulgaris* представлен на Рис.1.

Масса семени варьировала в пределах объединенной выборки по нормальному закону, но, несмотря на большой объем объединенной выборки (общее число обработанных соцветий $N = 485$), кривая распределения была многовершинна. Причину, вероятно, надо искать в закономерностях варьирования массы семени в каждом соцветии. В качестве параметров плодovitости были использованы число семян на одно соцветие и масса семян одного соцветия, с учетом расположения соцветия на растении (уровня соцветия). По данным Табл. 1 можно

видеть, что побеги разного уровня могли статистически достоверно различаться по величине семенной продуктивности их соцветий, причем максимальный вклад в плодовитость вносили терминальные соцветия. Все 15 популяций сравнивали по средней массе одного семени, используя объединенные выборки и t-критерий как критерий достоверности различий.

Таблица 1.

Плодовитость (Ns) соцветий разного уровня (данные для 15 популяций)

Уровни соцветий	Среднее число семян на соцветие	Объем выборки (N)	ln Ns
Главные соцветия	28,1 ± 1,7	211	2,87
Соцветия 1 уровня	18,6 ± 1,3	175	2,44
Соцветия 2 уровня	5,7 ± 2,2	81	2,84

В зависимости от того, насколько отлична была та или иная популяция по названному показателю от всех остальных, ей присваивали соответствующий ранг по числу популяций, от которых данная популяция достоверно отличалась.

По рангу изученные популяции образовали ряд от 3 до 14 - от популяции, которая демонстрировала достоверные отличия всего лишь с тремя другими, до популяции, которая была уникальна, достоверно отличаясь по средней величине массы одного семени от всех остальных. В таблице 2 фигурируют данные о средней массе одного семени для 15-ти изученных популяций. Значения коэффициента вариации указывают на довольно высокий уровень изменчивости (до 0,50) показателя в некоторых популяциях. Прорастание отмечено у семян из соцветий всех уровней, но энергия прорастания и конечная всхожесть различались.

Таблица 2

Статистические параметры массы одного семени для каждой из изученных популяций

Ранг	Номер популяции	Количество соцветий	Средняя масса и ошибка	Коэффициент вариации CV
14	8	17	0.72±0.02	0.13
10	2	10	0.34±0.04	0.38
9	14	7	0.36±0.05	0.33
8	6	14	0.62±0.05	0.18
8	9	14	0.52±0.02	0.12
7	11	18	0.61±0.03	0.22
7	13	17	0.60±0.03	0.18
7	15	18	0.60±0.26	0.18
6	3	15	0.45±0.05	0.40
6	4	8	0.44±0.05	0.32
6	7	25	0.59±0.03	0.29
5	1	3	0.36±0.10	0.50
5	12	20	0.56±0.03	0.25
4	10	11	0.52±0.04	0.23
3	5	14	0.57±0.04	0.28

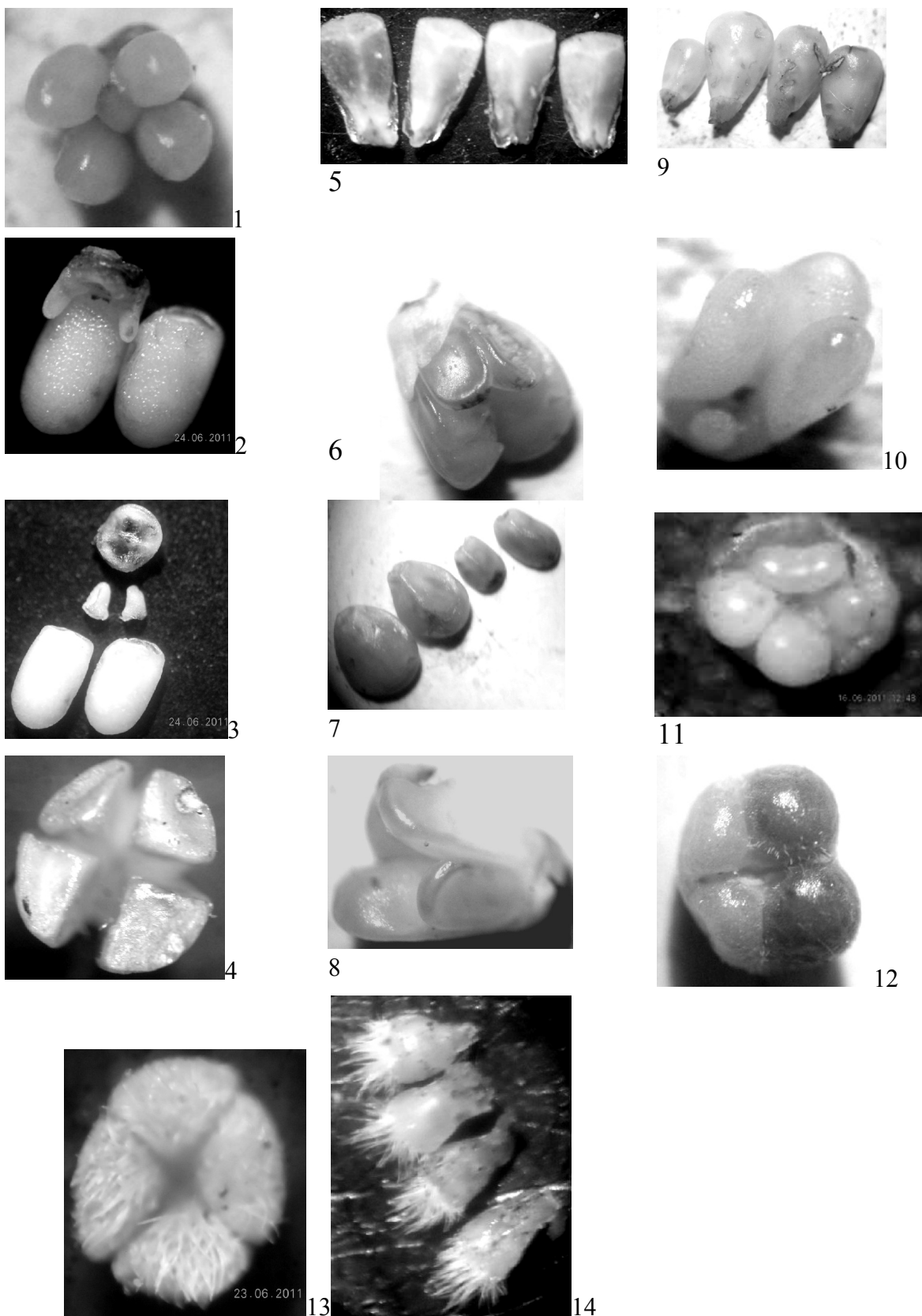


Фото 1. Эремы: 1. черноголовки обыкновенной; 2 - 3 будры плющевидной; 4 - 5 зеленчука желтого; 6-7 пикульника красивого; 8-9 пикульника ладанникового; 10 - щабрушки полевой; 11 чистеца лесного; 12 живучки ползучей; 13-14 пустырника пятилопастного.

В зависимости от сроков прорастания семян и продолжительности вегетационного периода у черноголовки прослеживаются два варианта онтогенеза. 1. **Развитие растения на раннем этапе прерывается неблагоприятным периодом, например, при осеннем прорастании семян.** На следующий вегетационный сезон формируется побег с ярко выраженным апикальным доминированием и развитыми междоузлиями, т.е. из розеточного образуется настоящий удлиненный побег, который в таком состоянии сохраняется в течение всего благоприятного периода. 2. **На ранних этапах развитие растения не прерывается неблагоприятным периодом.** Это бывает при весеннем прорастании семян, а также в случае искусственного удлинения вегетационного сезона. В нашем опыте проростки из постепенно прораставших семян были высажены в январе – феврале в вегетационные сосуды. Наблюдения в природной среде и условиях опыта показали, что при продолжительном периоде вегетации в розеточном побеге апикальное доминирование снимается и образуются боковые вегетативные побеги. Эти побеги легко укореняются, в результате чего формируется плотный клон, состоящий из розеточных побегов с хорошо развитой, мощной системой придаточных корней. Препарирование терминальной почки показало, что к концу осеннего сезона соцветие у таких растений еще не сформировано, почка сложена крестообразно расположенными парами зачаточных листьев, а соцветие закладывается только после перезимовки.

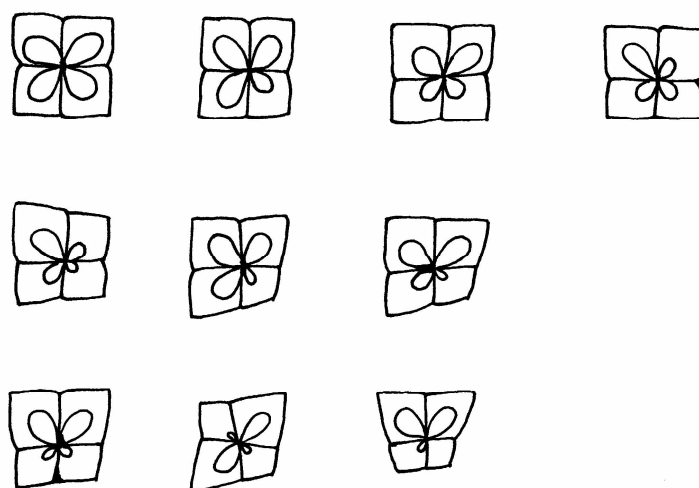


Рис. 1. Спектр вариантов относительного развития эремов в ценобиях



вариант 1



вариант 2

Литература

Black J.N. Competition between plants of different initial seed sizes in swards of subterranean clover (*Trifolium subterraneum* L.) with particular reference to leaf area and the light microclimate // Australian J. Agr. Res., 1958, 9, 2, P. 299-318. Hendrix S.D. Variation in seed weight and its effects on germination in *Pastinaca sativa* L. (Umbelliferae) // Am.J.Bot., 1984, 71, 4, P. 795-802; Michaels H.J., Benner B., Hartgerink A.P. et al. Seed size variation: magnitude, distribution and ecological correlates // Evolutionary Ecology, 1988, 2, P. 157-166. Stanton M.L. Seed size and emergence time within a stand of wild radish (*Raphanus raphanistrum* L.): the establishment of a fitness hierarchy // Oecologia, 1985, 67, 4, P. 524-531. Winn Alice A., Werner P. Regulation of seed yield within and among populations of *Prunella vulgaris* // Ecology, 1987, 68, 4, P. 1224-1233. Winn Alice A. Ecological and evolutionary consequences of seed size in *Prunella vulgaris* // Ecology, 1988, 69, 5, P. 1537-1544. Winn Alice A. Proximate and ultimate sources of within-individual variation in seed mass in *Prunella vulgaris* (Lamiaceae) // Am. J. Bot., 1991, 78, P. 838-844.

НАБЛЮДЕНИЯ НАД ПОЛОВЫМ ДИМОРФИЗМОМ ПОПУЛЯЦИЙ *GLECHOMA HEDERACEA* L. (LAMIACEAE) В УДМУРТИИ

Мельников Д. Г.

ГОУ ВПО Удмуртский государственный университет, г. Ижевск,
denisteplo@gmail.com

Явление полового диморфизма у растений известно людям очень давно, и особенно наглядное его проявление в виде двудомности у культурных растений. Знание о нем очень важно для правильной агротехники, так как при отсутствии даже небольшого количества особей с тычиночными цветками, женские не дадут урожая. Во времена К. Линнея

уже отчетливо различали «растения с обоеполыми, однодомными, двудомными и многобрачными цветками» (Кернер фон-Марилаун, 1902, С. 278). Ч. Дарвин (Darwin, 1877) существенно расширил представление о половом полиморфизме цветковых растений. И с тех пор интерес к проблеме пола у растений не ослабевает.

В семействе *Lamiaceae* проявление полового диморфизма широко распространено (Демьянова, 1975, 1982; Пономарев, Демьянова, 1975). Нами начато изучение половой структуры популяции будры плющевидной (*Glechoma hederacea* L.) в г. Ижевске (Мельников, 2011). У этого вида в популяции присутствуют особи с пестичными и особи с обоеполыми цветками. Такое распределение полов называется женской двудомностью, или гинодиэцией. В данной популяции (№1), расположенной в парковой зоне на юго-востоке г. Ижевска, была сделана выборка цветков (конец мая 2003 г.), которая показала соотношение особей с пестичными и обоеполыми цветками близкое к 1:1. Литературные данные как подтверждали это соотношение (Демьянова, 1997), либо говорили о других пропорциях (Widen, Widen, 1999). В 2010-11 гг. мы расширили наблюдения над изменчивостью признаков в популяциях будры плющевидной в Удмуртии.

В изучаемой популяции¹ осуществлялся сбор цветущих рамет по маршруту, покрывающему всю занимаемую ею площадь и максимально полно охватывающему все биотопы, где встречается вид. Раметы собирались в отдалении друг от друга не менее 2-3 метров, чтобы максимально исключить присутствие рамет одного клона в выборке. Подсчет мерных признаков осуществлялся на свежих, не потерявших тургора органах. Если объем работы был большой, то для хранения раметы увлажнялись и помещались в полиэтиленовый пакет, который хранился в холодильнике при температуре +7°C. Измерения проводились мерной линейкой с делением 0,5 мм под бинокулярной лупой МБС-10 с увеличением в 3,6–12 раз. В каждой рамете визуально выбирали один средний (типичный) по размерам цветок, измеряли длину венчика и определяли его половой тип (пестичные, обоеполые цветки и цветки с частичной мужской стерильностью (ЧМС) – из 4-х недоразвиты 1–3 пыльника). Развитость пыльников определяли визуально, по степени выполненности тек и наличия развитой пыльцы. По результатам измерений заполнялась матрица данных. Всю выборку разделяли на три группы, согласно половому типу цветка. В каждой из этих групп

¹ Под популяцией здесь мы понимаем несколько примыкающих друг к другу ценопопуляций.

подсчитывалась общее количество цветков и встречаемость каждого размерного признака (в нашем случае длина венчика с шагом в 0,5 мм). По этим данным были построены гистограммы распределения частот встречаемости признака с применением полиномиальной регрессии (со степенью 2). Также был определен процент каждого полового типа в популяции. Достоверность различий по длине венчика между половыми группами подтверждена критерием Стьюдента. Для построения диаграмм использовался пакет программ Microsoft® Office Excel 2003.

30 мая 2010 г. была изучена популяция (№ 2) будры в окрестностях д. Дуброво Завьяловского района Удмуртии. Популяция простирается от поймы до коренного берега р. Гольянки и ее притоков, принимая участие в сложении пойменных, суходольных лугов, зарослей пойменных ивняков и рудеральной растительности. Травянистый покров ценозов в фазе прорастания. Для каждого типа цветка были составлены спектры длин венчиков, которые отражены на Рис. 2 Соотношение пестичных и обоеполых форм в популяции показано на Рис.1 и в таблице, что отличается от результатов исследования популяции в г. Ижевске в 2003 г.

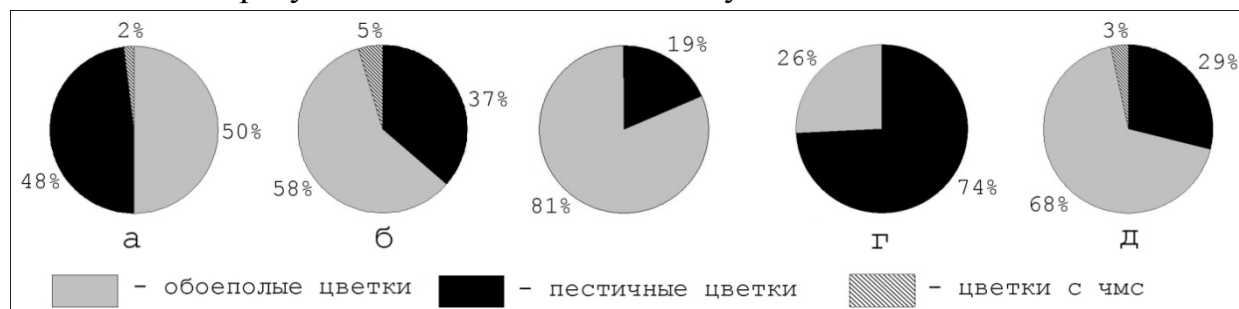


Рис. 1. Соотношение половых форм цветков в популяциях *Glechoma hederacea* в Удмуртии.

а – популяция № 1, б – популяция № 2, в – популяция № 4, г – популяция № 3 (19 мая), д – популяция № 3 (9 июня).

Таблица

Показатели выборок изученных популяций в 2010-2011 гг.

Популяция	общее кол-во рамет	кол-во пестичных цветков	кол-во обоеполых цветков	кол-во цветков с чмс	критерий Стьюдента м/у длинами венчиков пестичных и обоеполых цветков
№ 2	63	23	38	2	14,1
№ 3 (19 мая)	70	52	18	–	7,5
№3 (9 июня)	59	17	40	2	8,4
№ 4	52	10	44	–	6,9

В 2011 г. было заложено исследование еще двух популяций. Популяция № 3 находится на восточной окраине г. Ижевске на правом берегу р. Чемошурки, охватывает опушки ельника травяного, окаймляющие его мезофитные луга по склонам коренного берега реки. Сбор материала проводился 19 мая. Травяной покров в ценозах находится в фазе отрастания, высотой около 5 см. Визуально, еще без математической обработки результатов, было заметно, что в популяции преобладают пестичные цветки. Еще одна изученная популяция (№4) находится в Каракулинском районе, в окрестностях д. Заборье в пойме р. Кильмезь. Она простирается по опушкам липняков, зарослям черемухи и опушечным участкам мезофитных лугов. Сбор материала проводился 4 июня. Травяной покров ценозов высокий, 30–40 см высотой, довольно густой. При сборе рамет из этой популяции бросилось в глаза преобладание в ней крупных венчиков (Рис. 1в), характерных для обоеполых цветков (Мельников, 2011). Это наблюдение заинтересовало меня, т.к. наблюдалась совершенно другая картина, по сравнению с ранее обследованной популяцией № 2.

Нами была выдвинута гипотеза, что в популяции будры плющевидной существуют две временные фазы цветения. В первую фазу происходит преимущественное развитие пестичных цветков, затем картина меняется на противоположную и в популяции начинают преобладать обоеполые цветки. Для проверки этой гипотезы было решено повторно провести учет в популяции № 2, но в конце цветения.

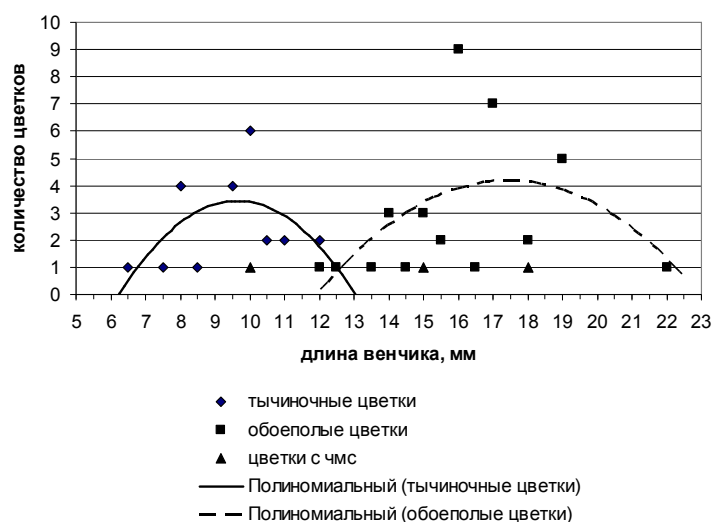


Рис. 2. Распределение длин венчика внутри половых форм рамет в популяции № 2.

Изучение соотношения полов в популяции № 2 было повторно проведено 9 июня, т.е. спустя три недели. На этот раз даже визуально было

заметно преобладание в популяции длинноцветковых рамет. Это также было отражено и в количественном отношении (Рис. 1 з, д; 4). В это время травостой в сообществах, где находилась популяция будры, значительно погрост (до 50 см высотой) и стал довольно густым. Сами растения будры оказались в нижнем, приземном ярусе, листья увеличились в размерах и теперь цветки с коротким венчиком практически не были заметны. В то же время длинные цветки далеко выставлялись наружу из-под листьев будры и были хорошо заметны сверху опылителям. Соцветия, образующие рисунок, воспринимаемый опылителями в полете как отдельный крупный цветок, называются антоидными. Данное изменение длин венчиков можно объяснить заглушением травостоем первого яруса, из-за которого мелкие пестичные цветки будры были не заметны опылителям, а также развитием собственных крупных листовых пластинок.

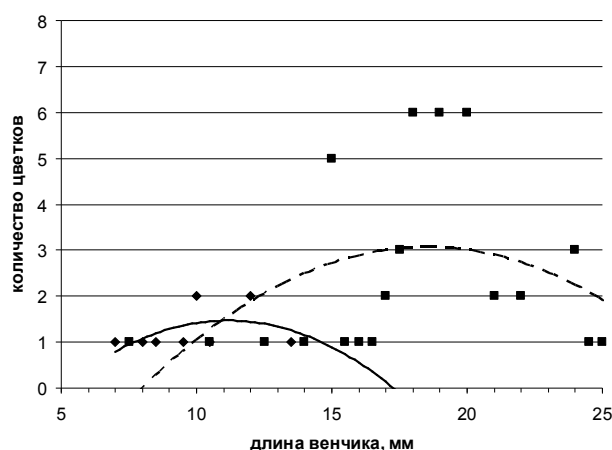


Рис. 3. Распределение длин венчика внутри половых форм рамет в популяции № 4 (обозначения такие же как на Рис. 2).

Таким образом, для привлечения опылителей у будры плющелистной выработалась стратегия в увеличении размера антоидного соцветия за счет удлинения длины венчика вслед за меняющимися условиями произрастания в ценозе. Кроме того, цветки с крупным венчиком становятся гермафродитными, что, возможно, повышает вероятность их опыления. Но возможность самоопыления у гермафродитных цветков нами пока не изучалась. Эта гипотеза нами была выдвинута после полевых наблюдений, поэтому во время исследования не был исследован другой вопрос, а именно, каким образом происходит смена фаз коротковенчиковых на длинновенчиковые соцветия. Происходит ли эта смена на одной рамете, что кажется более вероятным, или вначале цветут коротковенчиковые раметы, а потом вступают в период цветения

длинновенчиковые? На эти вопросы мы намерены получить ответы в следующем сезоне.

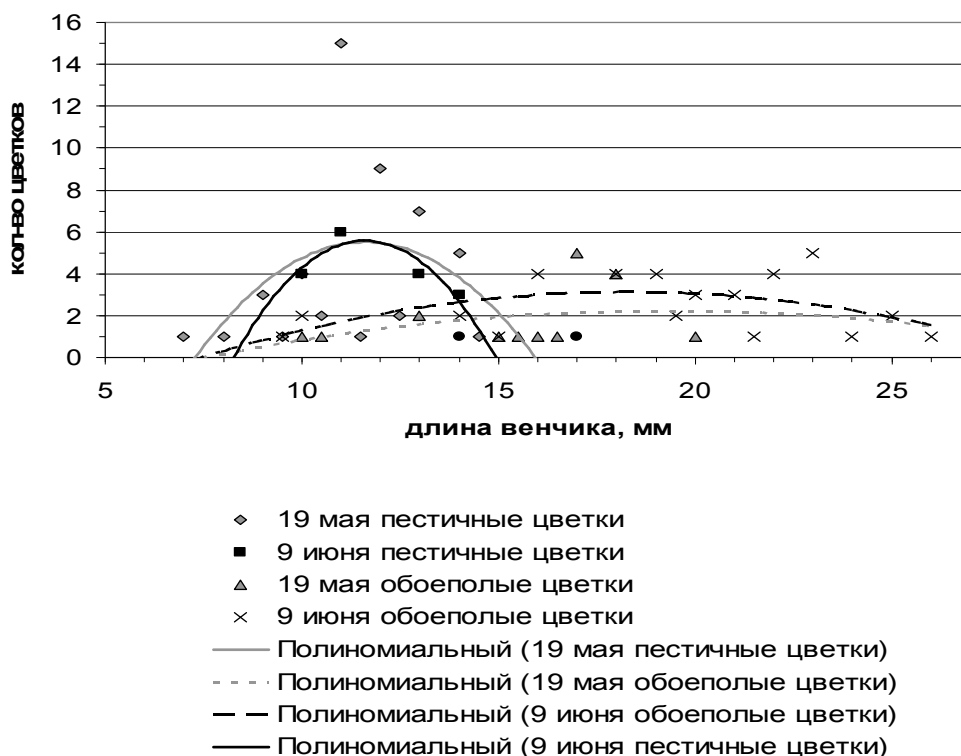


Рис. 4. Распределение длин венчика внутри половых форм рамет в популяции № 3.

Выводы:

1. Соотношение полов, точнее - половых типов цветков в популяциях будры плющевидной не постоянны: они могут меняться как в пространстве, так и во времени.

2. В начале цветения (конец апреля – начало мая, будра относится к первоцветам) в популяции образуются преимущественно мелкие пестичные цветки. В это время соседние растения в ценозе и листья на раметах будры довольно мелкие, и цветки, даже с коротким венчиком, хорошо заметны и доступны опылителям.

3. После бурного развития травянистой растительности в ценозе растения будры оказываются в нижнем ярусе, заслонены травостоем верхних ярусов, кроме того, в ответ на затенение образуются крупные листья на раметах. Всё это маскирует мелковетчикоцветки. В это время растению выгодно развивать длинновенчиковые цветки, чтобы образованные ими крупные антоидные соцветия заметно выставлялись из-под собственных листьев и были хорошо заметны в травостое опылителям.

4. Развитие во второй фазе цветения преимущественно обоеполых цветков, вероятно, способствует повышению эффективности опыления.

Литература

- Демьянова Е.И. Распространение гинодизии у цветковых растений // Ботан. журн., 1975, Т.60, № 10. – С. 1289-1301.
Демьянова Е.И. О распространении гинодизии в семействах цветковых растений // Филогения высших растений. М.: Наука, 1982. – С. 48-50. Демьянова Е.И. Половая структура природных популяций сексуально полиморфных растений Предуралья // Вестник Перм. ун-та. Сер. Биология. 1997, вып. 3. – С. 9-19. Кернер фон-Марилаун А. Жизнь растений. В двух томах. Т.2 — СПб.: Книгоиздат. т-во «Просвещение», 1902. 838 с. Мельников Д.Г. Половая структура популяции *Glechoma hederacea* L. (Lamiaceae) в г. Ижевске // Экологический сборник 3: Труды молодых ученых Поволжья / Под. ред. проф. С.В. Саксонова. Тольятти: Кассандра, 2011. С. 134-136. Пономарева А.Н., Демьянова Е.И. К изучению гинодизии у растений // Ботан. журн., 1975, Т.60, № 1. – С. 3-15. Darwin C. The different forms of flowers on the plants the same species. – L.: Murray, 1877. – 307p. Widen M., Widen B. Sex expression in the clonal gynodioecious herb *Glechoma hederacea* (Lamiaceae) // Can. J. Bot., 1999, Vol. 77. – P. 1689-1698.

ОСОБЕННОСТИ ДИНАМИКИ ПОПУЛЯЦИОННЫХ ПОКАЗАТЕЛЕЙ ПОДЛЕСКА ПОЙМЕННЫХ ЛЕСОВ ПРИХОПЁРЬЯ

Овчаренко А. А.

Балашовский институт Саратовского государственного университета
им. Н.Г.Чернышевского, г. Балашов, Саратовская область, Россия,
alevtina-ovcharenko@yandex.ru

Из-за сильного антропогенного влияния и наблюдавшегося в прошлом веке массового усыхания дуба черешчатого (*Quercus robur* L.) сформировалась необходимость исследования современного состояния лесных экосистем поймы Хопра, их структурной организации. Как наиболее динамичный компонент, для исследования региональных дубрав был использован подлесок. Его характеристика проводилась в наиболее распространенных типах леса Балашовского и Романовского лесхозов с разной степенью лесопатологической деградации IV-VIII классов возраста. На 48 учётных площадках Балашовского и Романовского лесхозов размером 10x10 м произведён пересчёт кустарников клёна татарского (*Acer tataricum* L.) как основного подлесочного вида, участвующего в сукцессионном процессе трансформации фитоценозов Прихопёрья в периоды, следующие за частичным усыханием дуба; учитывалась высота и площадь поперечного сечения по категориям жизненного состояния. Возрастные группы особей выделены на основе признанной периодизации возрастных состояний (Восточноевропейские..., 1994).

Разнообразие путей развития (поливариантность онтогенеза) растений проявляется, в первую очередь, в дифференциации растений одних и тех же возрастных состояний по уровням жизненности (Ценопопуляции растений, 1988; Восточноевропейские..., 1994). Для лиственных деревьев обычно выделяется четыре уровня жизненности: нормальный,

пониженный, низкий и сублетальный (квазисенильные (Работнов, 1985) или «торчки» в практике лесоводства). В связи с разными темпами развития длительность пребывания особей в одном онтогенетическом состоянии колеблется в значительных пределах (Восточноевропейские..., 1994). Подробный анализ онтогенеза деревьев показал, что в каждом онтогенетическом состоянии можно выделить растения разных уровней жизненности (Ценопопуляции..., 1976, 1988; Воронцова и др., 1987; Махатков, 1991). Наиболее часто при исследованиях онтогенеза деревьев выделяют три уровня жизненности: 1) нормальная жизненность; 2) пониженная жизненность; 3) низкая жизненность.

Разнообразие жизненных форм лиственных деревьев по необходимости ставит вопрос, что является в каждом конкретном случае единицей онтогенетического развития. Для одноствольных деревьев такой единицей служит особь семенного происхождения (генета), для всех других жизненных форм (компактных или диффузных): парциальное образование (рамета) – структурный элемент физически единой системы субпопуляционного уровня, получивший название «клональная колония» (Muller, 1951, цит. по: Восточноевропейские..., 1994). В пределах клональной колонии одновременно существуют раметы разного возрастного состояния и абсолютного возраста. Для возможности сравнения основных особенностей популяционного поведения растений в качестве счетной единицы в данной работе используется или особь семенного происхождения (генета) или одноствольное парциальное образование (рамета).

Гелеоморфологический статус растений определялся по шкале А.Д. Булохова (Булохов, 1996). Для характеристики сходства-различия списков применялась мера экзотичности (Андреев, 1980) – доля в каждом списке видов, отсутствующих в другом списке, с которым проводится сравнение. Для экологического анализа флоры использовались оценки видов в шкалах Элленберга по освещенности и влажности почвы.

Одна из задач стационарных биогеоценологических исследований – систематическое изучение явлений и процессов в природных комплексах: погоды, гидрологического режима территории, состояния почв – и их влияния на растительность и животный мир. При этом первостепенное значение имеет оценка погодных и гидрологических условий, так как они оказывают существенное воздействие на состояние живой природы – ее состав, структуру, продуктивность и т. д. (Бирюков, Ланьшин, Степин, 1976).

Известно, что показатели погоды и связанного с ней гидрологического режима территории зависят от множества факторов, варьируют во времени и пространстве и подчиняются статистическим законам. Поэтому количественная оценка погодных и гидрологических явлений возможна лишь на основе применения методов математической статистики (Бирюков, Ланьшин, Степин, 1976).

Оценка погоды какого-либо периода времени – года, сезона, месяца – может проводиться лишь путем сопоставления ее показателей с данными о климате того же периода изучаемой местности. Поэтому для оценки погоды необходимы данные о климате местности (Бирюков, Ланьшин, Степин, 1976).

Показатели климата местности получают на основе статистической обработки материалов длительных наблюдений над погодой. Так данные о каком-либо факторе погоды за ряд лет представляют собой статистическую совокупность, которая характеризуется двумя основными величинами: средним значением признака и среднеквадратическим отклонением отдельных наблюдений от среднего значения. Эти показатели являются главными при характеристике климата местности. Они вычисляются по основным показателям погоды за год, сезон и месяц. Аналогичным образом получают статистические показатели погодных и гидрологических явлений. При этом даты приводятся к условной шкале отсчетов. Например, если встречаются даты марта и апреля, то даты апреля записываются в днях марта. Так 10 апреля записывается цифрой 41, т. е. 31 день марта плюс 10 дней апреля (Бирюков, Ланьшин, Степин, 1976).

Происходившие в лесах лесопатологические изменения сказываются не только на составе и сложении лесного фитоценоза, но и на окружающей среде через изменение экологических факторов. Поэтому изучение их является крайне желательным, с тем, чтобы лучше понять особенности сукцессионных процессов в очагах патологии дуба прошлых лет.

Подлесок во многих случаях достигает высоты 5 м. Преобладает *Acer tataricum*, который причисляют к числу более подходящих спутников для дуба черешчатого. Участие других видов не превышает 6,1% и приурочено к более разреженным участкам (табл.). Поросль *Euonymus verrucosa* Scop. распространена повсеместно, до 40 см высотой, встречается на всех пробных площадях с тем или иным обилием, чаще комплексными парцеллами. Рассеянно попадают всходы *Viburnum opulus* L., также имеют высоту не более 0,3 м, везде не выходя за пределы травяного покрова. На территории лесов поймы Хопра в составе подлеска дубрав

полностью отсутствуют *Corylus avellana* L., *Sorbus aucuparia* L., а во многих случаях и *Padus avium* Mill. Сравнительно бедный видовой состав кустарников ограничивается фактором поемности и часто связан с недостаточно благоприятной световой обстановкой под пологом леса. Изреженные насаждения в пригородных лесах заполняются густыми зарослями интродуцентов – *Acer negundo* L., *Fraxinus pennsylvanica* Marsh L.

Таблица

Сводная таксационная характеристика подлеска дубрав поймы р. Хопер

Вид	<i>Acer tataricum</i> L.	<i>Frangula ainus</i> Mill.	<i>Rhamnus cathartica</i> L.
Доля участия, %	92,7	6,1	1,2
Встречаемость, %	94,9	15,4	5,1
Число стволов, экз./га	3791,1±13,1	0,21±0,1	0,04±0,1
Здоровых	2018,9±11,3	100,0	100,0
Больных и сухих	1772,5±8,5	0,0	0,0
Возраст, лет	23,8	12,3	10,1
Средняя высота, м	5,2±0,5	1,4±0,3	0,9±0,2
Средний диаметр, см	9,6±0,9	5,9±1,4	4,5±0,1

Выявлено, что на состоянии подлеска сказывается влияние эдификаторного яруса. В высокополнотных насаждениях *Acer tataricum* практически отсутствует, распределен био группами, испытывая конкурентное влияние со стороны древостоя. Основные биометрические показатели и плотность популяций здесь меньше, чем в других насаждениях, общее число не превышает 165 экз./га. Клен татарский в ненарушенных лесах не образует чистых по составу сообществ, а существует как примесь к другим породам в пределах 1-2 единиц, являясь с экологической точки зрения фитоценотическим пациентом.

Горизонтальная мозаичность низкополнотных участков представлена группировками кустарников разных состояний, которые чередуются с окнами луговой растительности. Подобные фитоценозы довольно характерны для лесов поймы Хопра. Возрастной спектр полночленный (Рис.), центрированный. Кустарники немногочисленны, располагаются куртинами, представлены в основном разными категориями генеративной группы. Виргинильных, имматурных и сенильных особей здесь меньше, чем в других вариантах. Подлесок местами сильно загущен, за счет чего создается иллюзия леса. Здесь наблюдается частичный переход биоценоза в подлесочное сообщество, так как до 65% дуба черешчатого вырублено. Его замещает густой ярус *Acer tataricum*, высотой 5-7 м, в среднем 20-тилетнего возраста. Общая сомкнутость крон близка к 1,0. Густой

подлесок часто совпадает с понижениями нанорельефа. Присутствуют также *Euonymus verrucosa*, *Viburnum opulus*, единично – *Frangula alnus* Mill.

Аналогичный подлесок образуется на среднеполнотных участках из генеративного клена татарского, высотой до 5-6 м, диаметром до 10-15 см, который местами создает непроходимые заросли, общая полнота доходит до 0,9-1,0. Он подавляет рост травяного покрова и светолюбивого подроста, образовав довольно устойчивые сообщества как особый тип растительности.

Спустя 2 года на таких стационарах обнаружено усыхание кустарника старше 23-летнего возраста. Отмирающие стволы клена татарского сразу не падают на землю, а находятся продолжительное время в наклонном положении, потому что сукцессионный процесс проходит на разных участках неодновременно. Отпад кустарников влияет на подстилку, характер её разложения, создаёт особый световой и гидротермический режим в приземном слое, меняется видовой состав напочвенного покрова. Маршрутным обследованием выявлено, что основной причиной массового усыхания клена татарского являются возбудители корневых гнилей – опенок осенний (*Armillariella mellea* Quel.), образующий очаги в менее устойчивых частях пойменной дубравы - во влажноватых (Д₂₋₃) и влажных (Д₃) позициях. Допустимо, что при длительном существовании олигодоминантных ценозов из клена татарского имеется вероятность аллелопатического утомления почвы и отрицательного влияния этого фактора, т.к. *Acer tataricum* обладает высокой биохимической активностью (Золотухин, 2001).

На территории, где ранее ярус подлеска был выпилен (рис., группа pg), в интенсивной форме наблюдалось вегетативное отращивание *Acer tataricum*, в онтогенетическом спектре имеется два максимума за счет генеративных растений до 5 м высотой и имматурными порослевыми особями до 1 м, образующими густые заросли на участке. При увеличении освещения дубрава зарастает порослью черноклена и разнотравьем - этот лесотехнический приём не способствует развитию подроста дуба черешчатого.

Таким образом, ценопопуляции наиболее распространенного компонента пойменных лесов клена татарского имеют непостоянную возрастную структуру. Это связано со свойствами экотопов и степенью лесопатологической деградации древостоев. Этот вид имеет свой фитоценотический оптимум и наибольшее развитие в среднеполнотных

древостоях, но неустойчивую возрастную структуру. В разных по составу и полноте насаждениях клен татарский меняет свою экологическую стратегию. В высокополнотных древостоях он ведет себя как фитоценотический пациент, при ослаблении конкуренции основного эдификатора проявляет свойства эксплорента, на открытых участках превращается в виолента, становясь субэдификатором постпатологических лесных сообществ.

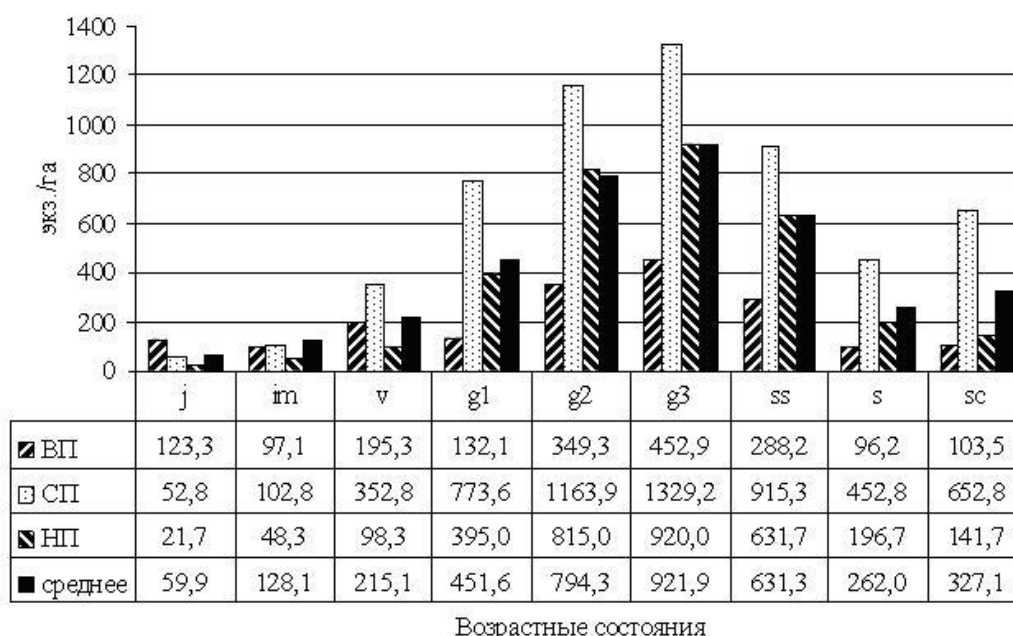


Рис. Онтогенетические спектры ценопопуляций *Acer tataricum* L. на участках с разной сомкнутостью древостоя

Возрастные состояния: *pg* - прегенеративные (*j* - ювенильные; *im* - имматурные; *v* - виргинильные); *g* - генеративные; *ss* - субсенильные; *s* - сенильные; *sc* - отмирающие

Исследование выполнено при финансовой поддержке Совета по грантам Президента Российской Федерации (МК-1316.2011.4)

Литература

Восточноевропейские широколиственные леса / Под ред. О.В.Смирновой. – М.: Наука, 1994. – 362 с. Золотухин А.И. Лесная растительность и эколого-биологическая характеристика наиболее распространенных растений окрестностей Балашова // Балашовский край. Краеведческий альманах. – 2001. – №1 (2). – С. 49-58.

ОНТОМОРФОГЕНЕЗ И ОНТОГЕНЕТИЧЕСКИЕ СОСТОЯНИЯ МОНОКАРПИЧЕСКИХ СТЕРЖНЕКОРНЕВЫХ ТРАВЯНИСТЫХ РАСТЕНИЙ

Олейникова Е. М.

Воронежский государственный аграрный университет, г. Воронеж,
cichor@agronomy.vsau.ru

В современных условиях группу травянистых монокарпических видов по праву можно считать одной из наиболее пластичных и адаптированных, способной заполнять «пустоты» в растительном покрове, возникающие повсеместно под влиянием мощного антропогенного

фактора. Последнее звено редуccionного ряда – травянистые многолетники → однолетники – можно представить более плавным переходом (Марков, 1989, 1991): травянистые многолетники – двулетники – озимые однолетники – зимующие однолетники – незимующие однолетники.

Данная работа выполнена в рамках масштабного исследования стержнекорневых травянистых растений, проводимого на территории Воронежской области в 1993-2010 гг. В качестве объектов работы выступали монокарпические одно-, двух- и малолетние виды из семейств *Cruciferae*, *Apiaceae*, *Chenopodiaceae*, *Fabaceae*, *Solanaceae*, *Polygonaceae*, *Caryophyllaceae*, *Papaveraceae*, *Cucurbitaceae*, *Amaranthaceae* и др. Подробное описание онтогенеза и измерение биометрических параметров было проведено для *Cyclachaena xanthiifolia* (Nutt.) Fresen., *Melilotus albus* (L.) Medik., *Arctium lappa* L., *Angelica archangelica* L., *Bidens tripartita* L., *Diplotaxis cretacea* Kotov., *Erophila verna* (L.) Bess.

В онтогенезе указанных видов нами были выделены три периода и восемь онтогенетических состояний: эмбриональный (покоящиеся семена – *se*); прегенеративный (проростки – *p*, ювенильное – *j*, имматурное – *im* и виргинильное – *v*); генеративный (молодое – g_1 , средневозрастное – g_2 и старое генеративное – g_3). Субсеньные и сеньные растения обнаружены не были, поэтому, вслед за М.В. Марковым (1986), считаем необоснованным выделение у монокарпиков постгенеративного периода, так как после плодоношения растения отмирают без накопления отмерших частей – засыхают, во многих случаях плоды остаются на растениях, не опадая.

Массовый многолетний мониторинг типов развития стержнекорневых растений в природных условиях позволил классифицировать виды по особенностям прохождения ими большого жизненного цикла, выделив 6 основных типов хода онтоморфогенеза. На долю монокарпических видов приходится два первых варианта развития.

I тип. 1) Первичный побег ($p-v$) – от начала прорастания до закладки генеративных зачатков. Нарастание моноподиальное, тип биоморфы – моноцентрический. 2) Главная ось (g_1-g_3) от начала генерации до старения и гибели растения. В течение всей жизни сохраняется моноподиальное нарастание и моноцентрический тип биоморфы. Дезинтеграция отсутствует. Это основной тип развития монокарпических однолетних и двулетних растений, способных формировать тонкий конодий и один или несколько ортотропных побегов.

II тип. 1) Первичный побег ($p-v$) – от начала прорастания до закладки генеративных зачатков. 2) Главная ось (g_1) – начало генерации. Обе фазы представлены однопобеговыми особями с моноподиальным типом нарастания, тип биоморфы – моноцентрический. 3) Первичный куст (g_2-g_3) – от начала симподиального нарастания до старения и гибели. Особи двух и более побеговые с симподиальным типом нарастания, тип биоморфы –

моноцентрический. Каудекс расположен компактно. Особи низшего уровня жизненности развиваются по I типу онтогенеза. Характерен для двулетников, в том числе факультативных, и малолетников без постгенеративного периода.

Литература

Марков М.В. Популяционная биология растений. – Казань: КазГУ, 1986. – 110 с. Марков М.В. Алгоритм популяционно-ботанического анализа малолетних растений: архитектурная модель – жизненная форма – эколого-ценотическая стратегия // Биол. науки. – 1989. – № 11. – С. 90-104. Марков М.В. Жизненный цикл двулетних растений с общебиологических позиций // Бюл. МОИП. Отд. биол. – 1991. – Т. 96. Вып. 4. – С. 51-67.

***PAPAVER LAPPONICUM* SSP. *JUGORICUM* В СЕВЕРНОЙ ЧАСТИ НАЦИОНАЛЬНОГО ПАРКА “ЮГЫД ВА”**

Полетаева И. И.

Институт биологии Коми научного центра УрО РАН, г. Сыктывкар,
Россия,
poletaeva@ib.komisc.ru

Крупнейшая ООПТ Республики Коми – национальный парк “Югид Ва” расположен на западных склонах Северного и Приполярного Урала и прилегающих участках Печорской низменности. В северной части национального парка, в бассейне р. Кожим выявлен 371 вид сосудистых растений, из которых 75 относятся к числу редких и охраняемых (Мартыненко, Дегтева, 2003, Биоразнообразие водных и наземных экосистем..., 2010). Среди них эндемичные и реликтовые растения, а также виды, находящиеся на границе своего распространения.

В северной части резервата имеются значительные площади, где в процессе добычи полезных ископаемых (до организации парка) растительный покров был уничтожен, образовались промышленные полигоны с крупно-валунными, галечно-гравийными и песчаными отвалами. В связи с неблагоприятными для роста растений экологическими условиями естественное возобновление растительности на этих участках происходит низкими темпами.

В национальном парке “Югид ва” редкие и охраняемые сосудистые растения образуют, как правило, небольшие по численности популяции, чрезвычайно чувствительные к действию различных антропогенных факторов (Лавренко, 1994; Мартыненко, Дегтева, 2003). Большинство видов редких растений негативно относится к воздействию антропогенных факторов, однако, есть и такие, которые сохраняются и даже расселяются в пределах техногенных участков, среди них мак югорский (*Papaver lapponicum* ssp. *jugoricum* (Tolm.) Tolm. (Мартыненко, 1986, 2001).

На территории резервата были изучены ценопопуляции (ЦП) мака югорского – *Papaver lapponicum* ssp. *jugoricum* (сем. Маковые – Papaveraceae) - редкого вида, включенного в Красную книгу Республики Коми (2009) (категория 2). *P. lapponicum* ssp. *jugoricum* – одна из географических рас *P. lapponicum* (Tolm.) Nordh. Эндемичный подвид, распространен в Арктике и Субарктике Сибири: восточной окраине Большеземельской тундры, Полярном Урале, Пай-Хое, Вайгаче (южная часть), берегах Обской губы, Гыданской тундре. Изолированно встречается на Среднем Тимане, у берегов Печорской Пижмы (Ребристая, 1977). На Приполярном Урале отмечен в бассейне р. Кожим.

Произрастает на известняковых обнажениях, каменисто-мелкоземистых и песчаных осыпях, на слабо задерненных галечниках вдоль горных рек, обочинах старых дорог, на хорошо дренируемых субстратах. В районах, где растительный покров нарушен человеком, особи мака югорского могут успешно размножаться и распространяться.

Мак югорский – многолетнее стержнекорневое растение, бесстебельное, образует рыхлые дерновинки, листья 4-12 см длины, на длинных тонких черешках, серо-зеленые, перисторассеченные, с 3-4 парами цельнокрайних или слабо надрезанных сегментов. Цветоносы многочисленные, 10-30 см высотой. Бутоны маленькие, покрытые короткими темными волосками; венчик сернисто-желтый, лепестки 1,3-2,3 см длиной, быстро опадающие, тычинки немногочисленные. Коробочка 1,3 см длиной. Размножается семенами.

В бассейне р. Кожим исследовано четыре ценопопуляции *P. lapponicum* ssp. *jugoricum*. Все ценопопуляции отмечены на антропогенно нарушенных территориях. В двух ценопопуляциях растения мака югорского растут на каменистых бечевниках (ЦП 1, ЦП 4). Две ценопопуляции обнаружены на антропогенно нарушенных полигонах после горно-технической рекультивации (ЦП 2, ЦП 3). Площадь исследованных ценопопуляций составляла от 40 до 600 м², численность изменялась от 50 до 500 особей, распределение растений случайное (Табл.).

Исследования онтогенетической структуры ценопопуляций показали, что все ценопопуляции нормальные, но неполночленные. По онтогенетическому спектру ценопопуляции значительно отличаются (рис.). В составе ценопопуляций доля растений ювенильной группы составляла 10,6 – 55,9 %, виргинильных растений – 10,6 – 28,9 %, генеративных растений – 22,1 – 76,6 %, доля особей постгенеративного периода – 2,1 – 4,4 %. По классификации Л.А. Животовского (2001) две

ценопопуляции (ЦП 1, 2) характеризуются как «молодые», ЦП 3 – как «зрелая», ЦП 4 – «зреющая». Видимо, онтогенетический состав ценопопуляций *P. lapponicum ssp. jugoricum* не зависит от экологическо-ценотических условий, а определяется длительностью существования ценопопуляции в ценозе.

Таблица

Показатели состояния ценопопуляций *Papaver lapponicum ssp. jugoricum*

Показатели	ЦП 1	ЦП 2	ЦП 3	ЦП 4
Площадь ценопопуляции, м ²	50	600	40	50
Частота встречаемости, %	77,5	86,3	62,5	60,0
Численность, экз.	<200	300 – 500	<100	50
Средняя плотность популяций, экз./м ²	16,1	16,9	4,7	3,8
Степень генеративности, %	28,6	22,1	76,6	55,3

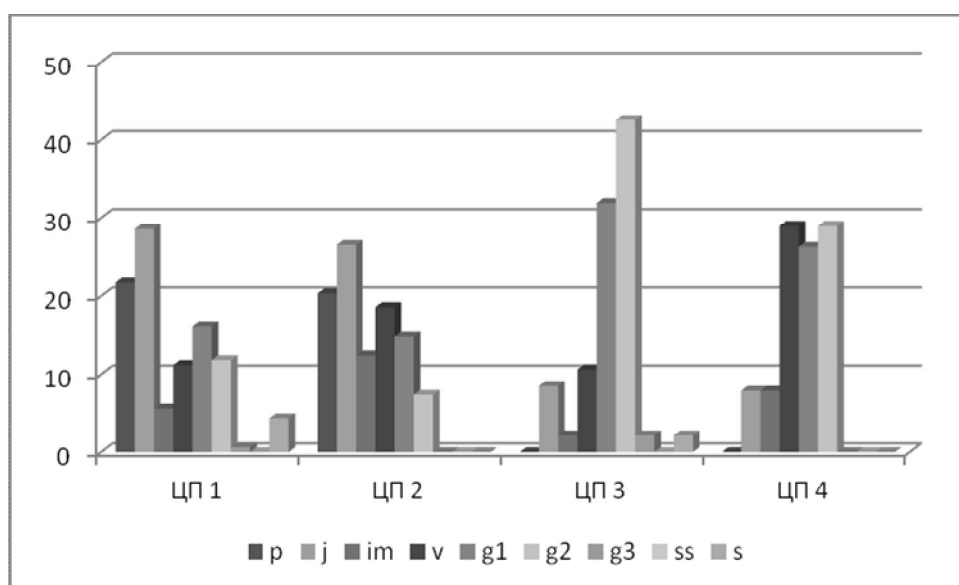


Рис. Онтогенетические спектры ценопопуляций *Papaver lapponicum ssp. jugoricum* в северной части национального парка «Югыд ва».

Условные обозначения: j – ювенильные, im – имматурные, v – вегетативные, g1 – молодые генеративные, g2 – зрелые генеративные, g3 – старые генеративные, ss – субсенильные, s – сенильные растения. ЦП 1 – ЦП 4 – номера ценопопуляций.

В северной части национального парка «Югыд ва» *P. lapponicum ssp. jugoricum* тяготеет к антропогенно-нарушенным местообитаниям, где ослаблена конкуренция с другими видами. В популяциях мака югорского наблюдается интенсивное семенное возобновление, расширение занимаемой площади.

В целом, на территории резервата состояние популяции *P. lapponicum ssp. jugoricum* устойчивое.

Работа выполнена при частичной финансовой поддержке проекта «Биологическое разнообразие наземных и водных экосистем Приполярного Урала: механизмы формирования, современное состояние, прогноз естественной и антропогенной динамики» Программы Президиума РАН № 23 «Биологическое разнообразие».

Литература

Биоразнообразие водных и наземных экосистем бассейна реки Кожим (северная часть национального парка «Югид ва» Сыктывкар, 2010. 192 с. Животовский Л.А. Онтогенетическое состояние, эффективная плотность и классификация популяций // Экология, 2001. № 1. С. 3-7. Красная книга Республики Коми. Сыктывкар, 2009. 721 с. Лавренко А.Н. Флора Малдинского участка р. Кожим // Влияние разработки россыпных месторождений Приполярного Урала на природную среду. Сыктывкар: Коми НЦ УрО РАН, 1994. С. 41-66. Мартыненко В.А. Естественное зарастание техногенных участков на Приполярном Урале // Бот. журн., 1986. Т.71, № 12. С. 1663-1668. Мартыненко В.А. Редкие виды сосудистых растений национального парка "Югид Ва" // Ботанические исследования на охраняемых природных территориях европейского Северо-Востока. Сыктывкар, 2001. С. 9-19. (Тр. Коми научного центра УрО РАН, № 165). Мартыненко В.А., Дегтева С.В. Конспект флоры национального парка "Югид-Ва" (Республика Коми). Екатеринбург: УрО РАН, 2003. 108 с. Ребристая О.В. Флора Большеземельской тундры. Л.: Наука, 1977. 334 с.

ЭКОЛОГИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ ПОДМАРЕННИКА ТРЕХЦВЕТКОВОГО (*GALIUM TRIFLORUM* MICHX.)

Полянская М. А.

Марийский государственный университет,
г. Йошкар-Ола, zamnayki@mail.ru

Подмаренник трехцветковый (*Galium triflorum* Michx.) – редкое, исчезающее растение, включено в региональные Красные Книги (Красная Книга Республики Беларусь, 2005; Красная Книга Нижегородской области, 2005 и др.).

Цель работы: выявление экологических особенностей многолетнего, длиннокорневищного растения – подмаренника трехцветкового – в разных частях ареала (Архангельской, Нижегородской областях, в Республике Марий Эл).

В России этот вид произрастает в европейской части, в Сибири, на Дальнем Востоке (Победимова, 1978). *G. triflorum* распространен в сырых тенистых местах в хвойных, смешанных и березовых лесах.

Геоботанические описания были обработаны с использованием компьютерной программы «EcoScaleWine» (Грохлина, Ханина, 2006). Оценка экологических режимов лесных фитоценозов производилась с помощью метода средневзвешенной середины интервала (Компьютерная обработка..., 2008) по 10 амплитудным шкалам Д.Н. Цыганова (Цыганов, 1983): Тm – термоклиматической, Кn – континентальности климата, Om – омброклиматической, Cr – криоклиматической, Hd – увлажнения почв, Tr – солевого режима почв, Nt – богатства почв азотом, Rc – кислотности почв, fH – переменности увлажнения, Lc – освещенности-затенения. Экологическое разнообразие оценивалось с помощью фракций экологической валентности (стенувалентные – СВ, гемистеновалентные – ГСВ, мезовалентные – МВ, гемизэвривалентные – ГЭВ, эвривалентные – ЭВ), предложенных д.б.н., проф. Л.А. Жуковой (Жукова, 2004).

По шкале Tm этот вид занимает MB позицию ($PEV = 0,41$). Наибольшие показатели коэффициента экологической эффективности ($K_{ec.ef}$) получены для РМЭ (21). Для **шкалы Kn**, показывающей преобладание определенных воздушных масс, *G.triflorum* эвривалентен с довольно широкой амплитудой по данному фактору ($PEV = 0,73$). $K_{ec.ef}$ равен 42. **По шкале Om**, показывающей соотношение осадков и испарения, данный вид стеновалентен с $PEV = 0,33$. Наименьший балл (7,73 - субаридный/субгумидный) получен нами в Архангельской области. $K_{ec.ef}$ равен 30. **По шкале Cr** подмаренник трехцветковый гемизвривалентен с $PEV = 0,60$. Наибольшие экологические возможности реализованы у данного вида в РМЭ: $K_{ec.ef} = 19$. **По шкале Hd** этот вид стеновалентен ($PEV = 0,22$). Следовательно, данный фактор является лимитирующим. $K_{ec.ef} = 74$. **По шкале Tr** *G.triflorum* также стеновалентен ($PEV = 0,21$). В большинстве исследованных районов ЦП модельного вида распространены в местообитаниях при одинаковых типах экологических режимов: от 4,0 (бедных/небогатых почв) до 6,0 (довольно богатых почв). $K_{ec.ef} = 19$. **По шкале Nt** и **Rc** позиции данного вида не установлены. Нами впервые определены экологические позиции: по шкале Nt (от 4,0 – очень бедных/бедных азотом почв до 7,0 – достаточно обеспеченных азотом почв); по шкале Rc (от 4,0 – промежуточных между сильно кислыми и кислыми почвами до 6,9 – слабо кислых почв). Особо стоит **шкала Lc**, по которой *G.triflorum* является ГЭВ видом и занимает широкие экологические позиции. $K_{ec.ef} = 62$.

Таким образом, распространение ЦП *G.triflorum* зависит от почвенных факторов, по которым этот вид занимает узкие экологические позиции.

Литература

Грохлина Т.И., Ханина Л.Г. Автоматизация обработки геоботанических описаний по экологическим шкалам // Принципы и способы сохранения биоразнообразия: сб. материалов II Всероссийской научной конференции / Мар. гос. ун-т. – Йошкар-Ола, 2006. – С. 87-89. Жукова Л.А. Оценка экологической валентности основных эколого-ценотических групп: подходы и методы // Восточноевропейские леса: история в голоцене и современность. – М.: Наука, 2004. – Кн.1. – С. 256-259. Компьютерная обработка геоботанических описаний по экологическим шкалам с помощью программы EcoScaleWine / Е.В. Зубкова, Л.Г. Ханина, Т.И. Грохлина, Ю.А. Дорогова. – Йошкар-Ола, 2008. – 96 с. Победимова, Е.Г. Род Подмаренник – *Galium* L. // Флора Европейской части СССР. – Л.: Наука, 1978. – Т.III. – С.100-115. Цыганов Д.Н. Фитоиндикация экологических режимов в подзоне хвойно-широколиственных лесов. – М.: Наука, 1983. – 198 с. Красная книга Республики Беларусь. – Минск: БерЭн, 2006. – 456 с. Красная книга Нижегородской области. Т.2. Сосудистые растения, водоросли, лишайники, грибы. – Нижний Новгород, 2005. – 328 с.

ЭКОЛОГИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ НЕКОТОРЫХ БОРЕАЛЬНЫХ ВИДОВ РАСТЕНИЙ

Полянская Т. А.

Федеральное государственное бюджетное учреждение
«Национальный парк «Марий Чодра», zamnauki@mail.ru

Цель данной работы: выявить экологическое разнообразие кустарничка – черники (*Vaccinium myrtillus* L.), травянистых

многолетников: длиннокорне-вищного – майника двулистного (*Maianthemum bifolium* (L.) F.W. Schmidt), короткокорневищного – кислицы обыкновенной (*Oxalis acetosella* L.), рыхлодерновинного – ожики волосистой (*Luzula pilosa* (L.) Willd.), подземно-столоноклубнеобразующего – седмичника европейского (*Trientalis europaea* L.) и однолетника – марьянника лугового (*Melampyrum pratense* L.), представителей бореальной эколого-ценотической группы с помощью амплитудных экологических шкал Д.Н.Цыганова (Цыганов, 1983) в Республике Марий Эл.

Для получения экологических параметров местообитаний ценопопуляций (ЦП) модельных видов флористические списки сосудистых растений соответствующих геоботанических описаний обработаны нами с использованием компьютерной программы EcoScaleWin (Грохлина и др., 2006). Оценка экологических режимов лесных фитоценозов произведена с помощью метода средневзвешенной середины интервала (Компьютерная обработка..., 2008) по 9-ти амплитудным шкалам Д.Н. Цыганова: термоклиматической (Tm), континентальности климата (Kn), омброклиматической (Om), криоклиматической (Cr), увлажнения почвы (Nd), солевого режима почв (Tr), богатства почв азотом (Nt), кислотности почв (Rc), освещенности-затенения (Lc). Экологическое разнообразие модельных бореальных видов оценивалось с помощью фракций экологической валентности (стеновалентные (CB), гемистеновалентные (ГCB), мезовалентные (MB), гемизэвивалентные (ГЭВ), эвивалентные (ЭВ), предложенных д.б.н., проф. Л.А. Жуковой (Жукова, 2004).

По шкале Tm модельные таежные виды занимают MB позиции (PEV = 0,47-0,59). Наибольшие показатели коэффициента экологической эффективности (Kec.ef) получены для *V. myrtillus* (42) и *Tr. europaea* (30). Для **шкалы Kn**, показывающей преобладание определенных воздушных масс, характерно доминирование ЭВ фракции (PEV = 0,73-0,90). У большинства модельных видов наблюдается максимальный диапазон значений по данной шкале: от 3 до 15 баллов. Это свидетельствует о достаточной приспособленности большинства исследованных таежных видов к континентальному климату Европейской России. **По шкале Om**, показывающей соотношение осадков и испарения, у модельных растений преобладают ГCB растения с PEV = 0,38-0,40. Особенно узки позиции у *L. pilosa* (PEV = 0,33). Наибольшие значения Kec.ef получены для *L. pilosa* (40). **По шкале Cr** большинство исследуемых видов гемизэвивалентны с

$PEV = 0,60-0,67$. Низкие значения PEV у мезовалента *L. pilosa* (0,47). Наибольшие экологические возможности реализованы у ойки волосистой: $Kec.ef = 43$. По шкале **Nd** среди модельных таежных растений преобладают СВ виды. Следовательно, для многих объектов исследования данный фактор является лимитирующим. Нами расширена **Nd** в сторону увеличения действия фактора у *M. bifolium* (до балла 16,0 – сыро-лесолугового/болотно-лесолугового увлажнения) и *L. pilosa* – в сторону уменьшения действия фактора (до балла 10,0 – лугово-степное/сухо-лесолугвое увлажнение. Показатели $Kec.ef$ наибольшие у *M. bifolium* (86) и *L. pilosa* (73). По шкале **Tr** наблюдается явное преобладание фракции ГСВ видов ($PEV = 0,37$). По данной шкале, насчитывающей 19 баллов, наиболее часто встречается диапазон значений от 1-го (особо бедных почв) до 7-го (довольно богатых почв) баллов. В правой части шкалы на более богатых почвах эти виды встречаются крайне редко. Нами уточнены экологические позиции по этой шкале для *Tr. europaea* в сторону увеличения действия фактора до 6,89 (довольно богатых почв) баллов и для *M. pratense* - до 7,05 (довольно богатых/богатых почв) баллов. Наибольшие экологические возможности реализованы у *Tr. europaea*: $Kec.ef = 0,49$. По шкале **Nt** представлены МВ и ГЭВ виды ($PEV = 0,45-0,64$). Нами уточнены балловые диапазоны по шкале богатства почв азотом в сторону увеличения действия фактора для *L. pilosa*, *M. bifolium* и *Tr. europaea*, а в сторону уменьшения действия фактора – для *O. acetosella*. Наибольшие экологические возможности реализованы у *Tr. europaea* и *L. pilosa* ($Kec.ef = 86$ и 82 соответственно). Большинству модельных видов свойственен широкий диапазон адаптаций как к бедным, так и к богатым азотом почвам. По шкале **Rc** преобладают МВ растения (0,46-0,54). Таежные виды встречаются в условиях от очень сильно кислых до слабощелочных почв с обобщенными балловыми диапазонами 1-11. Нашими исследованиями показано, что *L. pilosa*, *M. bifolium*, *M. pratense*, *T. europaea*, *V. myrtillus* могут встречаться в более широких экологических диапазонах кислотности почв, по сравнению с указанными Д.Н. Цыгановым. Для *L. pilosa* реальный экологический диапазон составил от 3,0 (сильно кислых почв) до 7,75 баллов (слабо кислых/нейтральных почв). Особо стоит шкала **Lc**, по которой в бореальной ЭЦГ преобладают ЭВ виды с $PEV = 0,78-0,89$. В условиях Республики Марий Эл нами выявлено увеличение потенциального диапазона в сторону уменьшения освещенности до 2,0 балла (открытых/полуоткрытых пространств).

Таким образом, принадлежность модельных бореальных видов растений к различным жизненным формам не определяет степени их экологических адаптаций. Почвенные условия являются лимитирующими экологическими факторами. По шкале увлажнения почв – (Hd), богатства почв азотом (Nt) и кислотности почв (Rc) бореальные виды занимают более широкие экологические диапазоны, чем предложенные Д.Н.Цыгановым.

Литература

Грохлина Т.И., Ханина Л.Г. Автоматизация обработки геоботанических описаний по экологическим шкалам // Принципы и способы сохранения биоразнообразия: сб. материалов II Всероссийской научной конференции / Мар. гос. ун-т. – Йошкар-Ола, 2006. – С. 87-89. Жукова Л.А. Оценка экологической валентности основных эколого-ценотических групп: подходы и методы // Восточноевропейские леса: история в голоцене и современность. – М.: Наука, 2004. – Кн.1. – С. 256-259. Компьютерная обработка геоботанических описаний по экологическим шкалам с помощью программы EcoScaleWine / Е.В.Зубкова, Л.Г.Ханина, Т.И.Грохлина, Ю.А.Дорогова. - Йошкар-Ола, 2008. - 96 с. Цыганов Д.Н. Фитоиндикация экологических режимов в подзоне хвойно-широколиственных лесов. – М.: Наука, 1983. – 198 с.

БИОГЕОХИМИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ ТРАВЯНИСТЫХ РАСТЕНИЙ ЛЕСОСТЕПНОГО И СТЕПНОГО ПОВОЛЖЬЯ

Прохорова Н. В.

Самарский государственный университет, г. Самара,

ecology@ssu.samara.ru

Ценопопуляции растений – открытые биологические системы, которые в процессе своего существования и развития испытывают воздействие внешних факторов, что вызывает изменение присущих им параметров во времени и в пространстве (Заугольнова, 1976; Ценопопуляции растений, 1976; Жукова, 1995). Одной из важнейших характеристик взаимодействия ценопопуляции со средой может быть ее биогеохимический статус, в значительной степени определяемый средним химическим составом фитомассы. До настоящего времени биогеохимические особенности видовых ценопопуляций травянистых растений в пределах лесостепного и степного Поволжья остаются практически неизученными, что и определило направленность наших исследований.

В качестве объектов исследования были выбраны ценопопуляции ландыша майского (*Convallaria majalis* L.) и клевера лугового (*Trifolium pratense* L.), при изучении которых решались две разные эколого-биогеохимические задачи. Первая из них заключалась в оценке роли естественных условий произрастания в формировании химического состава надземной фитомассы ценопопуляций травянистого растения на примере ландыша майского. В анализе использовали данные о 6-ти его

локальных ценопопуляциях, произрастающих в элементарных ландшафтах одной геохимической катены, отличающихся по положению в рельефе и связанных общим направлением миграции химических элементов от выравненного участка второй надпойменной террасы по склону до поймы р. Самары. (Прохорова и др., 2004). Возрастная структура ценопопуляций ландыша в этом случае нами не рассматривалась. Для элементного анализа из каждой локальной ценопопуляции отбирали среднюю пробу надземной фитомассы и анализировали ее на содержание 16 химических элементов (Mn, Fe, Ti, V, Cr, Co, Ni, Cu, Zn, Rb, Sr, Y, Zr, Nb, Mo, Pb).

Вторая задача состояла в изучении влияния урбосреды на биогеохимический статус разных возрастных стадий ценопопуляций травянистого растения на примере клевера лугового. Исследования производились на территории г. Самары в 2-х парках: Загородный парк, расположенный на берегу р. Волги в пределах Волжского склона, и парк «Дружба», удаленный от реки и находящийся в зоне плотной городской застройки. Сравниваемые ценопопуляции клевера имели сходную возрастную структуру, характеризующуюся практически полным возрастным спектром (j, im, v, g1, g2). Для эколого-биогеохимического анализа на территории обоих парков отбирали образцы надземной фитомассы всех выявленных возрастных групп клевера, в которых определяли содержание Cu, Zn, Ni, Pb, V, Cr, Co, представленных в геохимической ассоциации, отражающей особенности техногенеза на территории г. Самары.

Количественное определение тяжелых металлов в фитомассе ландыша и клевера осуществляли ядерно-физическим методом по характеристическому рентгеновскому излучению (PIXE).

На Рис. 1 представлены геохимические спектры распределения металлов в фитомассе изучаемых локальных ценопопуляций ландыша. Элементарные ландшафты 1 и 2 располагались на выровненном участке второй надпойменной террасы и были отнесены нами к условно-автономным ландшафтам. Привнос геохимического материала здесь ограничен, а вынос достаточно выражен. Трансэлювиальные ландшафты располагались в верхней (3), средней (4) и нижней (5) частях склона от второй надпойменной террасы к пойме. Аккумулятивный ландшафт (6) располагался в пойме реки Самары.

Исследуемый сложный геохимический ландшафт можно считать фоновым, так как он достаточно удален от промышленных центров, крупных автомагистралей и железных дорог. Анализ полученных данных

показал, что и в отсутствии выраженного техногенного пресса условия произрастания, в том числе и геохимическое сопряжение, существенно влияют на формирование химического состава фитомассы ландыша.

Максимальные концентрации химических элементов, в том числе и токсичных тяжелых металлов, характерны для надземной фитомассы ландыша из аккумулятивных ландшафтов. Для изученных ценопопуляций не выражены слишком высокие концентрации всех изученных элементов ($K_k < 1$), но на фоне этой закономерности они характеризуются более активным накоплением Cu, Y, Nb, Mo, Sr, Mn, максимальным в аккумулятивном ландшафте поймы.

Полученный материал достаточно убедительно показывает роль условий произрастания в формировании химического состава ценопопуляций травянистых растений. Этот аспект важен для хозяйственного использования растительного сырья, например, лекарственных трав, сбор которых должен осуществляться с учетом места их произрастания, особенно в условиях техногенного загрязнения. Заливаемые в паводок участки пойм должны исключаться при сборе лекарственного сырья.

На Рис. 2 представлены геохимические спектры изучаемых ценопопуляций клевера лугового.

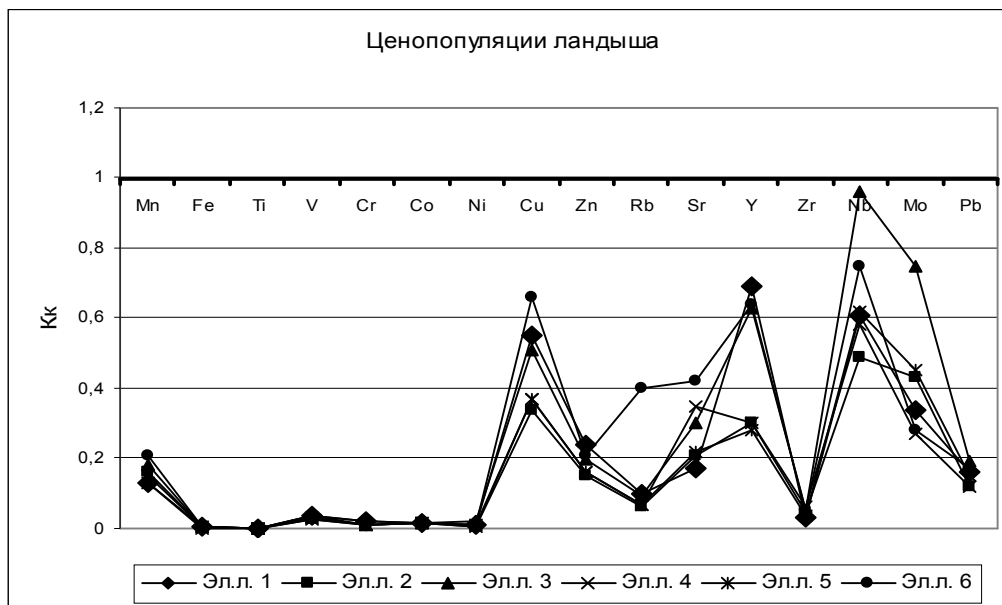


Рис. 1. Геохимические спектры распределения металлов в фитомассе ценопопуляций ландыша майского

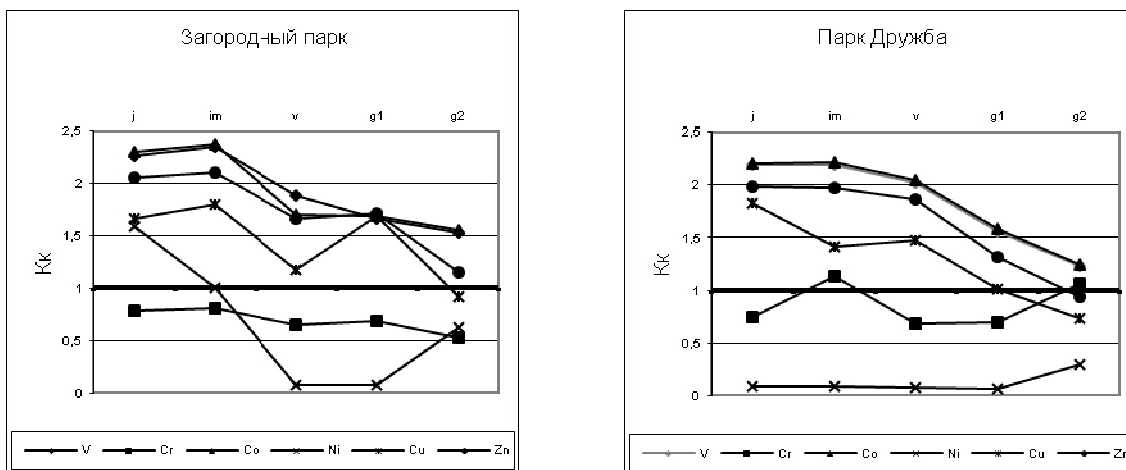


Рис. 2. Геохимические спектры V, Cr, Co, Ni, Cu, Zn для ценопопуляций клевера лугового из парков г.Самары

Концентрации Co и Cr в фитомассе всех возрастных стадий клевера из обоих парков в основном уступали региональным кларкам ($K_k < 1$). Исключение составляют ювенильные особи из Загородного парка, накапливающие больше Co, и имматурные особи из парка «Дружба», отличающиеся более высокой концентрацией Cr. По содержанию остальных элементов (V, Ni, Cu, Zn, Pb) обе ценопопуляции превосходят региональные кларки, но в фитомассе конкретных возрастных групп их концентрации существенно различаются, проявляя четкую закономерность. Максимальные концентрации всех перечисленных элементов характерны для ювенильных и имматурных особей. Начиная с виргинильных особей, концентрации всех элементов постепенно снижаются, достигая минимума у старых генеративных особей. При этом концентрации Ni в старых генеративных особях клевера из Загородного парка, Ni и Zn – из парка «Дружба» несколько уступают показателям регионального фона. Особенно высокими концентрациями в фитомассе всех возрастных групп ценопопуляций клевера отличается Pb, не указанный на рис. 2 из-за несовпадения масштаба с другими элементами. Его концентрации в фитомассе городских растений выше регионального кларка в 8-24 раза и даже у старых генеративных особей превышают кларк в 8-11 раз. Следует отметить, что при таких высоких уровнях накопления Pb обе ценопопуляции сохраняют выявленную для других элементов закономерность: максимальные его концентрации характерны для молодых особей, а минимальные – для старых.

Сравнительный анализ показал, что накопление тяжелых металлов в фитомассе всех возрастных групп ценопопуляций клевера практически не коррелирует с их концентрациями в почвенном покрове парков. Очевидно,

основным регулятором химического состава надземной фитомассы клевера являются физиологические механизмы, отражающие как потребность растения в определенных микроэлементах, так и его способность сдерживать их избыточное поступление в ткани на всех этапах развития особей. Соответствующие физиологические механизмы описаны в литературе (Серегин, 2001). Этот вывод подтверждается и тем обстоятельством, что региональные кларки анализируемых элементов определяли для полновозрастных генеративных растений клевера. В составе городских ценопопуляций клевера в ряду их возрастных групп наиболее близки к региональным кларкам концентрации соответствующих элементов в фитомассе генеративных особей. Выявленные закономерности сохраняется и для Pb, физиологическая потребность в котором для растений достоверно не выявлена. В значительной степени на химический состав растений в условиях города влияет атмосферное загрязнение среды, на что указывают результаты наших гистохимических исследований, выявивших повышенные концентрации металлов в кутикуле и покровных тканях стебля у всех изученных видов.

Таким образом, проведенные исследования показали, что в условиях лесостепного и степного Поволжья при формировании биогеохимического статуса ценопопуляций травянистых растений важны эколого-геохимическая структура ландшафтов, выраженность техногенеза и возрастность особей, слагающих эти ценопопуляции. Просматривается фитоиндикационная ценность использованных подходов, но этот аспект требует более масштабных исследований.

Литература

- Жукова Л.А. Популяционная жизнь луговых растений. – Йошкар-Ола: РИИК «Ланар», 1995. – 224 с.; Заугольнова Л.Б. Соотношение эндогенных и экзогенных факторов в динамике ценопопуляций степных растений // Динамика ценопопуляций травянистых растений. – Киев: Наукова думка, 1987. – С.19-25; Прохорова Н.В., Ненашева Е.В., Козлов А.Н. Элементный состав ландыша майского (*Convallaria majalis* L.) в условиях сложного геохимического ландшафта // Самарская Лука: Бюлл. – 2004. – № 14. – С.190-200; Серегин И.В. Фитохелатины и их роль в детоксикации кадмия у высших растений // Успехи биологической химии. – 2001. – Т. 21. – С.283-300; Ценопопуляции растений (основные понятия и структура). – М.: Наука, 1976. – 217 с.

ОНТОГЕНЕТИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА ЦП ЗОЛОТАРНИКА ОБЫКНОВЕННОГО (*SOLIDAGO VIRGAUREA* L.) В ПРИРОДНЫХ СООБЩЕСТВАХ НП «МАРИЙ ЧОДРА»

Самоукова Д. Ю., Ведерникова О. П.

Марийский государственный университет, г. Йошкар-Ола

Одной из актуальных проблем современной биологии является изучение и сохранение биологического разнообразия планеты.

Применение популяционно-онтогенетического (Работнов, Уранов, Жукова) и геоботанического методов при изучении биоразнообразия позволяет быстро и эффективно оценить состояние возобновляемых ресурсов, провести экологический мониторинг, а также предложить рекомендации по рациональной эксплуатации ценопопуляций (ЦП) растений.

Важнейшей характеристикой на уровне внутривидового разнообразия является онтогенетическая структура ЦП, от которой зависит самоподдержание и устойчивость популяционной системы. В то же время, структура ЦП подчинена биологическим особенностям вида и зависит от условий произрастания (Заугольнова, Жукова, 1988).

Цель работы – изучение онтогенетической структуры ценопопуляций золотарника обыкновенного (*Solidago virgaurea* L.) в различных фитоценозах национального парка (НП) «Марий Чодра» Республики Марий Эл.

Золотарник обыкновенный, золотая розга – многолетний, короткорневищный травянистый поликарпник, гемикриптофит из семейства астровые (*Asteraceae*). Золотая розга является лекарственным растением, которое широко применяют в народной медицине различных стран, официально используют в гомеопатии и ветеринарии. *S. virgaurea* обладает антисептическим, болеутоляющим, вяжущим, гипотензивным, гипотензивным, диуретическим, противовоспалительным, противогрибковым, ранозаживляющим, стимулирующим обмен веществ, успокаивающим действием (Батюк, 1999).

Сбор полевого материала проводился в 2007-2010 гг. в различных сосняках и березняках на территории НП «Марий Чодра». В изученных фитоценозах сделаны стандартные геоботанические описания с учетом полного флористического состава, покрытия и обилия ЦП видов, которые были обработаны по программе «EcoScaleWin» (Грохлина, 2006). Определяли потенциальную и реализованную экологические валентности, плотность, индексы толерантности, восстановления, замещения, старения, коэффициенты возрастности и экологической эффективности ЦП (Животовский, 2001).

Оценка экологических режимов лесных фитоценозов произведена с помощью метода средневзвешенной середины интервала по 10-ти амплитудным шкалам Д.Н. Цыганова (1983).

Анализ геоботанических описаний, проведенных на территории НП «Марий Чодра» показал, что ЦП *S. virgaurea* по климатическим шкалам

произрастали в достаточно узких диапазонах: по термоклиматической шкале – в промежуточных условиях суббореального/неморального климата (7,32-8,00); по шкале континентальности климата – в местообитаниях от промежуточного между субматериковым/материковым климатом и материковым климатом (7,00-8,46); по омброклиматической шкале – от субаридного/субгумидного до субгумидного климата (7,97-8,52); по криоклиматической шкале – от умеренных зим до пограничных между умеренными и мягкими зимами (6,77-8,0); по шкале освещенности – от полуоткрытых пространств до светлых лесов (3,63-5,0). Особое значение в распространении бореальных видов имеют почвенные факторы. По шкале увлажнения почв изученные ЦП находились в условиях увлажнения от сухо-лесолугового до промежуточного от влажно-лесолугового/сыро-лесолугового увлажнения (12,30-13,37); по шкале богатства почв азотом – от небогатых почв до богатых почв (4,86-7,0); по шкале кислотности почв – от промежуточных между кислыми слабокислыми почвами до нейтральных почв (5,97-9,0); по шкале переменности увлажнения – относительно устойчивого/слабо переменного увлажнения (4,23-5,21). Результаты проведенных нами исследований показали, что шкала солевого режима почв (Tr) может быть расширена на 1 балл. Результаты определения экологической валентности и коэффициента экологической эффективности ЦП золотарника обыкновенного представлены в таблице 1.

По отношению к климатическим условиям *S. virgaurea* является гемизэвивалентным по 3 шкалам – термоклиматической (Tm), омброклиматической (Om) и криоклиматической (Cr); эвивалентным по 2 шкалам – континентальности климата (Kn) и освещенности – затенения (Lc). По отношению к почвенным факторам *S. virgaurea* относится к гемистеновалентной фракции по увлажнению почв (Hd) и солевому режиму почв (Tr); мезовалентной – по переменности увлажнения (fH); гемизэвивалентной – по богатству почв азотом (Nt); эвивалентной – по кислотности почв (Rc).

Онтогенетическая структура ЦП *S. virgaurea* представлена на Рисунке. Анализ онтогенетической структуры показал, что по классификациям (Работнов, Уранов, Животовский) все ЦП были нормальными: ЦП 1, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10 – молодыми, ЦП 2 и 3 – переходными.

Демографические показатели ЦП *S. virgaurea* представлены в Таблице 2.

Таблица 1

Экологическая валентность и коэффициент экологической эффективности *S. virgaurea*

Диапазон Шкалы	Экологическая позиция вида по шкале фактора	Потенциальная экологическая валентность	Реализованная экологическая ниша	Реализованная экологическая валентность	Коэффициент экологической эффективности И. %
TM (1-17)	4-13	0,59	7,32-8,00	0,04	7
KN (1-15)	3-12	0,67	7,00-8,46	0,1	15
OM (1-15)	4-12	0,33	7,97-8,52	0,04	12
CR (1-15)	4-13	0,60	6,77-8,00	0,08	12
HD (1-23)	7-15	0,67	12,30-13,37	0,05	8
TR (1-19)	1-8	0,42	4,32-9,00	0,25	59
NT (1-11)	3-9	0,64	4,86-7,00	0,18	28
RC (1-13)	1-11	0,85	5,97-9,00	0,25	29
FH (1-11)	3-8	0,55	4,23-5,21	0,09	16
LC (1-9)	1-9	0,89	3,63-5,00	0,14	16

Таким образом, общая плотность особей в изученных ЦП высокая и изменяется от 9,2 (ЦП 7) до 32,0 шт./ м² (ЦП 2). Коэффициенты возрастности и индекса эффективности достаточно высокие: Δ – от 0,267 (ЦП 10) до 0,350 (ЦП 3), ω – от 0,406 (ЦП 4) до 0,546 (ЦП 6), что свидетельствует о хорошем и устойчивом состоянии этих ЦП. Наибольшие индексы восстановления и замещения обнаружены в ЦП 1, 4 (больше 100%) и показывают, что в данных ЦП хорошее самоподдержание. Индексы старения во всех ЦП, кроме ЦП 1, невысокие (0-0,180), что подтверждает относительную молодость изученных ЦП *S. virgaurea*.

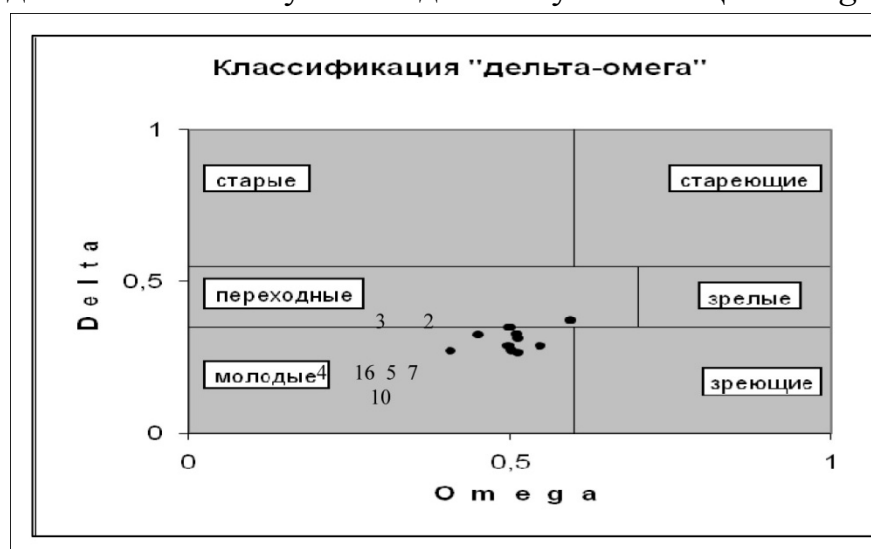


Рисунок. Распределение исследованных ЦП *S. virgaurea* по классификации «дельта-омега» Л.А. Животовского (2002)

Таблица 2

Демографические показатели ЦП *S. virgaurea*

Показатели	ЦП1	ЦП2	ЦП3	ЦП4	ЦП5	ЦП6	ЦП7	ЦП8	ЦП9	ЦП10
Плотность растений на 0,25 м ²	26,8	34,4	23,6	25,6	28,4	21,2	17,2	24,0	18,8	28,4
Коэффициент возрастности, (Δ)	0,327	0,371	0,350	0,274	0,272	0,290	0,290	0,315	0,328	0,267
Индекс эффективности (ω)	0,450	0,478	0,500	0,406	0,501	0,498	0,546	0,511	0,509	0,512
Индекс восстановления (I _в)	2,375	0,773	1,273	2,438	1,345	1,381	1,048	1,304	1,278	1,393
Индекс замещения (I _з)	1,310	0,654	0,903	1,560	1,219	1,208	1,048	1,000	0,958	1,219
Индекс старения (I _с)	0,241	0,103	0,180	0,164	0,044	0,060	0	0,132	0,146	0,060

Выражаем огромную благодарность заслуженному деятелю науки РФ, д.б.н., проф. – Л.А. Жуковой за ценные советы и консультации, к.б.н. Ю.А. Дороговой – за помощь при обработке геоботанических описаний, д.б.н., проф. Г.О. Османовой – за консультацию при работе с программой «дельта-омега».

Литература

Батюк В.С., Василенко Е.А., Ковалева С.Н. Флавоноиды *Solidago virgaurea* L. и *S. canadensis* L. и их фармакологические свойства // Раст. ресурсы. – 1988. – Е. 24 (1). – 92-99с. Готов Н.В. Об оценке параметров возрастной структуры популяций растений // Жизнь популяций в гетерогенной среде. – Йошкар-Ола: Периодика Марий Эл, 1998. – Ч. 1. – С. 146-149. Грохлина Т.И., Ханина Л.Г. Автоматизация обработки геоботанических описаний по экологическим шкалам // Принципы и способы сохранения биоразнообразия. Сборник материалов II Всероссийской научной конференции. – Йошкар-Ола, 2006. – С. 87-89. Животовский Л.А. Онтогенетические состояния, эффективность и классификация популяции растений // Экология, 2001. – №1. С 3-7. Жукова Л.А. Популяционная жизнь луговых растений. – Йошкар – Ола: РИИК «Ланар», 1995. – 224 с. Минаева В.Г. Лекарственные растения Сибири. – Новосибирск, 1991. – 432 с. Палов М. Энциклопедия лекарственных растений. – М.: Мир, 1998. – 467 с. Полевой экологический практикум. Учебное пособие. – Йошкар-Ола, 2000. – Ч. 1. – 112 с. Работнов Т.А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Тр. БИН АН СССР. Сер.3. Геоботаника. – М.; Л., 1950. – Вып. 6. – С. 7-204. Уранов А.А. Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов // Биол. науки. – 1975. – №2. – С. 7-34. Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии) / Л.Б. Заугольнова, Л.А. Жукова, А.С. Комаров, О.В. Смирнова. – М: Наука, 1988. – 184 с. Цыганов Д.Н. Фитоиндикация режимов в подзоне хвойно-широколиственных лесов. – М.: Наука, 1983. – 198 с. Wagenet H.N. Zur Pharmacologic eines *Solidago*-Extract-haltigen Venenmittels // Arzneimittel-Forschund. – 1966. – Bd 16, № 7.

СИНТАКСОНОМИЯ И ЦЕНОПОПУЛЯЦИОННАЯ СТРУКТУРА ЛУГОВЫХ ЭКОСИСТЕМ В ПОЙМЕ НИЖНЕГО ТЕЧЕНИЯ Р. СОЖ

Сапегин Л. М., Дайнеко С. Ф., Тимофеев С. Ф.

Гомельский государственный университет им. Ф. Скорины

Луговые экосистемы пойм рек являются важным источником дешевых травянистых кормов, поэтому актуальным является выявление и поддержание тех ассоциаций, которые высоко продуктивны и отзывчивы на внесение минеральных удобрений.

На основе многолетних полевых исследований луговых и польдерных экосистем в пойме нижнего течения реки Сож (КСУП им. Ленина Гомель-

ского района Гомельской области Республики Беларусь), разработана их синтаксономическая структура. Ниже приводим синтаксономию луговых экосистем в пойме нижнего течения реки Сож.

Геоботанические описания луговых экосистем поймы нижнего течения р. Сож в весенне-летний период 2006 – 2010 гг. позволили разработать их эколого-флористическую классификацию и составить продромус синтаксонов, который представлен ниже.

Класс : *Molinio-Arrhenatheretea* R. Tx. 1937 em. R. Tx. 1970

Порядок: *Galietalia veri* Mirk. et Naum. 1986

Союз: *Agrostion vinealis* Sipajlova et al. 1985

Асс. : *Poo angustifoliae – Festucetum valesiacae* Sapegin 2009

Порядок : *Arrhenatheretalia* Pawl. 1928

Д. с. : *Bromopsis inermis* [*Arrhenatheretalia*]

Союз: *Festucion pratensis* Sipajlova et al. 1985

Асс. : *Poo- Festucetum pratensis* Sapegin 1986 *typica* var.

Alopecurus pratensis var.

Deschampsia cespitosa var.

Порядок: *Molinietalia* W. Koch 1926

Д. с. *Bromopsis inermis + Alopecurus pratensis* [*Molinietalia*]

Союз : *Alopecurion pratensis* Passarge 1964

Асс. : *Poo palustris–Alopecuretum pratensis* Shelyag et al. 1985

Carex vulpine var.

Класс : *Phragmito-Magnocaricetea* Klika in Klika et Novak 1941

Порядок : *Magnocaricetalia* Pign. 1953

Союз : *Magnocaricion elatae* W. Koch 1926

Асс. : *Carici vulpinae – Glycerietum maximae* Sapegin 2009

Асс: *Glycerio maximae-Caricetum acutae* Sapegin 1986

Из продромуса видно, что синтаксономическое разнообразие изученных луговых экосистем поймы нижнего течения р. Сож в условиях юго-востока Беларуси представлено 5 ассоциациями, 2 дериватными сообществами из 4 союзов, 4 порядков и 2 классов системы синтаксонов Браун-Бланке.

На этих луговых экосистемах в пойме р. Сож нами проводились полевые исследования по изучению их продуктивности и ценопопуляционной структуры. Ниже приводим данные по урожайности травостоя луговой экосистемы ассоциации *Poo Festucetum pratensis typica* var. на плоской равнине правобережной центральной поймы р. Сож (Таблица).

Таблица

Средняя урожайность луговой экосистемы ассоциации *Poo-Festucetum pratensis typica* var. первого опытного участка под влиянием минеральных удобрений за 2006-2010 гг.

Виды растений	Урожайность, ц/га сухой массы					
	I укос		II укос		Всего	
	контроль (без удобре- ний)	N ₃₀ P ₄₅ K ₆₀ кг/га	контроль (без удобре- ний)	N ₃₀ кг/га	Контроль (без удобрений)	с удоб- рением
Овсяница луговая	9,6	26,6	4,3	9,1	13,9	35,7
Мятлик луговой	7,9	10,6	2,9	4,6	10,8	15,2
Прочие виды	3,8	4,6	2,1	2,2	5,9	6,8
Всего	21,3	41,8	9,3	15,9	30,6	57,7

Из таблицы видно, что наибольшая урожайность отмечена у овсяницы луговой как в контроле, так и при внесении удобрений. В удобренном варианте урожайность овсяницы луговой оказалась на 20,2 ц/га меньше, по сравнению с мятликом луговым, тогда как в контроле только на 3,1 ц/га. Также в обоих вариантах вклад в урожайность прочих видов был невысоким, по сравнению с овсяницей луговой и мятликом луговым. В среднем за пять лет в этой ассоциации при двуукосном использовании получено с 1 га в варианте контроль – обменной энергии, ГДж – 29, кормовых единиц – 2400, сырого протеина, кг/га – 428, в удобренном варианте соответственно: обменной энергии, ГДж – 56, кормовых единиц – 4700, сырого протеина, кг/га – 865 кг/га.

Изучение динамики онтогенетического состава и плотности особей ценопопуляции овсяницы луговой данной ассоциации показало, что в ее онтогенетическом составе в среднем за пять лет в контроле преобладали средневозрастные генеративные растения (g_2) – 41,7 %, старые генеративные (g_3) – 30,6 %, молодые генеративные – (g_1) – 26,5 %; в варианте с удобрением – (g_2) – 41,0 %, (g_1) – 32,0 %, (g_3) – 21,3 %.

У ценопопуляции мятлика лугового этой же ассоциации в варианте контроль также преобладали (g_2) – 33,9 %, (g_3) – 24,2 %, (g_1) – 23,8 %; в варианте с удобрением: (g_2) – 37,2 %, (g_1) – 25,9 %, (g_3) – 15,5 %. Как видно из приведенных данных, в онтогенетическом составе изучаемых ценопопуляций овсяницы луговой и мятлика лугового основную роль играли особи генеративного периода, и популяции находились в хорошо развитом состоянии.

Плотность особей овсяницы луговой в I укосе 2006 г. в контроле составила 62,3 особь/м², а во II укосе 2010 г. уже стала 38,2 особь/м², и за пять лет она уменьшилась на 24,1 особь/м². При внесении удобрений величина плотности за этот период изменилась с 64,3 особь/м² до 45,3

особь/м² и снизилась на 19,0 особь/м². У особей мятлика лугового в контроле плотность за это время уменьшилась на 10,7 особь/м², а в удобренном варианте – на 18,9 особь/м². Таким образом, синтаксономический и ценопопуляционный анализ луговых экосистем позволяет целенаправленно регулировать структуру и качество травостоя.

МОДЕЛЬ ПОБЕГООБРАЗОВАНИЯ *PULSATILLA FLAVESCENS* (ZUCC.) JUZ. И *PULSATILLA MULTIFIDA* (G. PRITZEL) JUZ..

Сафонова Е. А.¹, Скобелева А. А.², Андреева С. Н.², Черосов М. М.²

¹ Северо-Восточный Федеральный Университет им. М.К. Аммосова,
г. Якутск, SE-26@yandex.ru

² Институт биологических проблем криолитозоны СО РАН,
г. Якутск, scanark@mail.ru, Sandren_1601@mail.ru, cherosov@mail.ru

Pulsatilla flavescens (Zucc.) Juz. (прострел желтеющий) и *Pulsatilla multifida* (G. Pritzel) Juz. (прострел многонадрезанный) из семейства *Ranunculaceae* – ранневесеннецветущие многолетние травянистые растения с толстыми вертикальными многоглавыми корневищами, с розеткой прикорневых листьев. В Якутии это самое первое вегетирующее растение, в начале мая уже цветет и в конце мая формируются плоды. Стебли 7-15 (до 45) см высоты. Стеблевые листья собраны в мутовку, редуцированные, сросшиеся своими основаниями и образующие обертку колокольчатой формы, разделенную на узколинейные доли (Никитина, Денисова, Вахрамеева, 1978). Листья развиваются после или во время цветения. Листовые пластинки округло-почковидные, рассеченные на 3 доли; каждая доля рассечена на 2 или 3 доли второго порядка, которые, в свою очередь, надрезаны на многочисленные острые дольки и зубцы (Флора Сибири, 1993). Цветок прострела состоит из простого околоцветника (перигония) и большого количества тычинок и пестиков, гинецей апокарпный (Юзепчук, 1937).

Имеются самые различные определения жизненной формы прострелов: полурозеточные моноподиальные каудексовые стержнекорневые травянистые поликарпики (Зиман, 1985), кистекарпные короткокорневищные растения (Казанцева, 1975), короткостержневые поликарпические растения (Борисова, 1960) или переходная форма от стержнекорневых к кистекарпным растениям (Цибанова, 1975).

P. flavescens – эндемик Сибири, заходит за пределы европейской части и на север Монголии. В Якутии встречается в бассейнах рр. Лены, Алдана, Оленька, Яны, в степях, на щебнистых и каменистых склонах, в лиственничных, сосновых и березовых лесах и их опушках. *P. multifida* встречается в азиатской части России, в Монголии. В Якутии встречается в бассейнах рр. Лены (от верховьев до устья), Алдана, Вилюя, Индигирки и Колымы. Экологически он занимает те же позиции, что и прострел желтеющий, но чаще забирается на крутые щебнистые склоны, встречается в горных степях, изредка входит в состав высокогорных степей (Флора Сибири, 1993; Декоративные растения Якутии, 2008). Растения имеют лекарственное и декоративное значение, относятся к числу ядовитых растений Якутии.

Некоторые авторы объединяют *P. flavescens* и *P. multifida* в один полиморфный вид – *P. patens* (L.) Mill. (Павлова, 1990), а также имеются синонимы вида *P. multifida* = *P. nuttaliana* (DC.) Bercht. Et Presl. (Флора Сибири, 1993). Онтогенез видов одинаков. Ряд аспектов популяционной биологии *P. patens* ранее изучил О.Е. Сушенцов (2008).

Сообщества, в которых были изучены ценопопуляции (ЦП) объектов исследования, в Якутии представляли собой ряд от гемибореальных лесов, представляющих собой леса с большой ролью степного разнотравья (*P. multifida*, *Helictotrichon schellianum*, *Poa transbaicalica*) до луговых и настоящих степей с доминированием или участием практически тех же видов степного разнотравья (*Artemisia commutata*, *Carex pediformis*, *Helictotrichon schellianum*, *P. multifida*, *Carex pediformis*, *Poa transbaicalica*).

По ранее проведенным нами исследованиям в Юго-Западной, Западной, Центральной и Северо-Восточной Якутии были получены следующие результаты (Сафонова, Скрыбина, 2009; Сафонова, Скрыбин, 2009).

При изучении онтогенеза *P. flavescens* и *P. multifida* нами было выделено 3 периода и описано 9 онтогенетических состояний по А.А. Уранову (1975) (рис.1): р – проростки, j – ювенильные, im – имматурные, v – виргинильные, g1 – молодые генеративные, g2 – средние генеративные, g3 – старые генеративные, ss – субсенильные и s – сенильные растения.

Изученные возрастные (онтогенетические) спектры ЦП прострелов в большинстве случаев полночленные. Базовые спектры прострелов многонадрезанного и желтеющего имеют бимодальный характер с двумя пиками численности в v- и g-особях, что связано с быстрым прорастанием семян и более продолжительным генеративным

периодом, чем у других растений региона. По классификации «дельта(Δ) – омега(ω)» (Животовский, 2001) ЦП являются молодыми и переходными. В ЦП *P. multifida* плотность особей варьирует от 5 до 30 особей на 1 м², в ЦП *P. flavescens* – от 4 до 34 особей. Популяционные индексы ЦП *P. multifida*: 0,37 – 9,6 (индекс возрастности - I_v) и 0,25 – 7,27 (индекс замещения - I_3), ЦП *P. flavescens*: 0,47 – 2,42 (I_v) и 0,4 – 2,42 (I_3). В таблице 1 представлены результаты исследований возрастной (онтогенетической) структуры ЦП *Pulsatilla multifida* и *Pulsatilla flavescens*.

Нами в данном сообщении приводятся результаты изучения модульной организации и моделей побегообразования 2 видов прострелов Якутии по общепринятым методикам (Серебрякова, 1981; Савиных, 2000), терминология приводится по П.И.Жмылеву и др. (2005).

Элементарный модуль (далее ЭМ) представлен элементарным метамером: участком побега с листом, пазушной почкой и междоузлием (Рис.1, Ia).

Универсальный модуль (далее УМ) – это одноосный розеточный вегетативный или розеточный генеративный побег, состоящий из системы элементарных модулей. Каждая отдельная УМ состоит из 2-4 ЭМ (Рис.1, Ib).

Таблица 1

Демографические показатели ЦП изученных видов

Показатели		Pulsatilla multifida			Pulsatilla flavescens		
		Мин.зн.	Сред.зн.	Макс.зн.	Мин.зн.	Сред.зн.	Макс.зн.
Возрастные группы, %	j	0	6,9	15,2	0	5,3	23,8
	im	0	12	20	0	6,9	21,3
	v	10	27,1	52,2	0,07	8,9	33,3
	g ₁	0	8,6	25,9	0,04	8,49	24,2
	g ₂	0	12,9	36,7	0	8,5	41,7
	g ₃	0	9,9	37,8	0,07	6,5	25,6
	ss	0	11,4	26,7	0	2,9	15,2
	s	0	0,2	1,5	0	0,7	7,5
Популяционные индексы	I_v^*	0,4	3,8	9,6	0,4	1,1	2,4
	I_3^*	0,3	3,1	7,3	0,34	0,9	2,4
	Δ^*	0,1	0,3	0,5	0,19	0,3	0,5
	ω^*	0,2	0,5	0,7	0,41	0,5	0,8
	Пл [*]	5	16	30	4	17,3	34

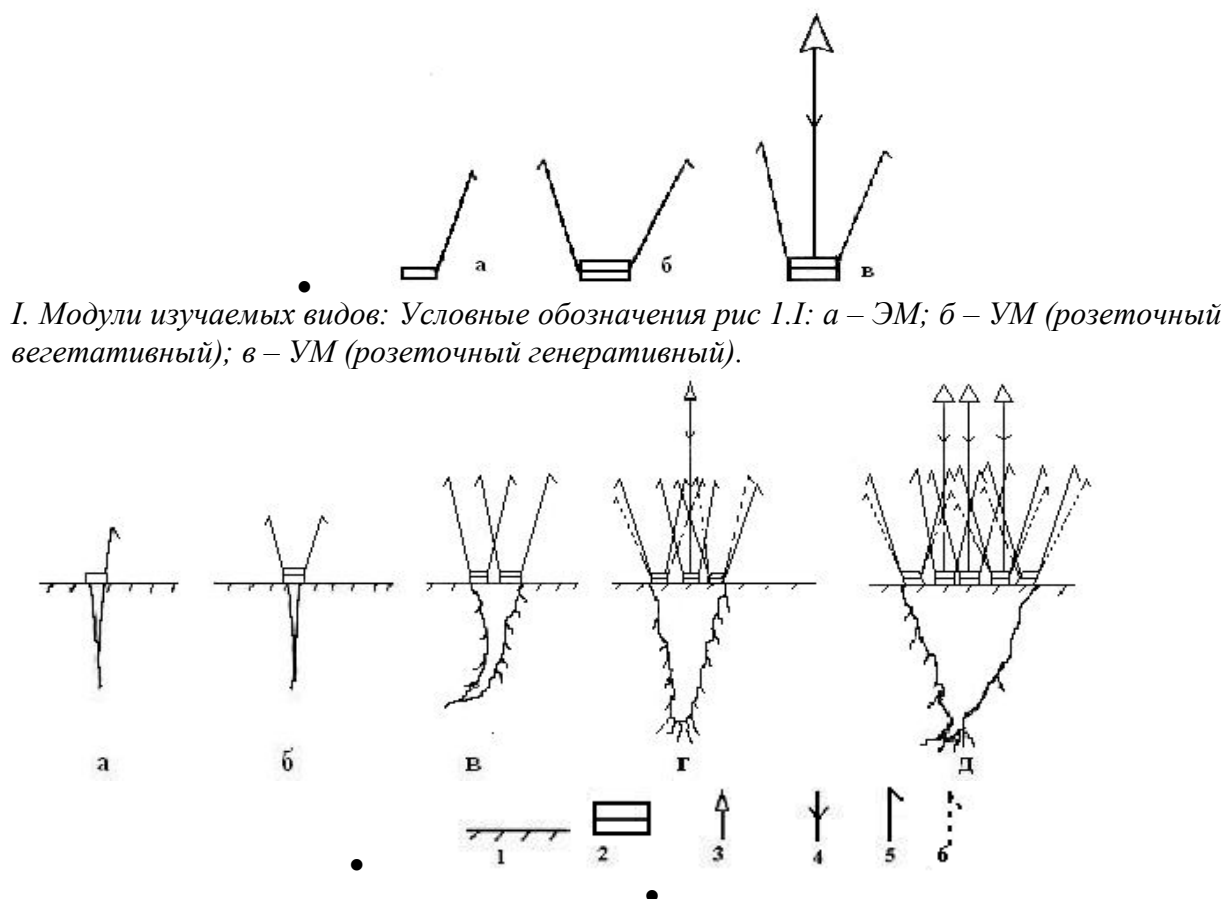
I_v^* - индекс восстановления, I_3^* - индекс замещения, Δ^* - индекс возрастности, ω^* - индекс эффективности, Пл^{*} - плотность, шт. на м².

Основной модуль (далее ОМ) сложен совокупностью УМ, т.е. системой розеточных генеративных и вегетативных побегов. ОМ изучаемых видов может состоять до 10 УМ.

Соотношения модулей (Рис.1, II) разного ранга в онтогенезе *P. flavescens* и *P. multifida* следующие:

Проросток и ювенильное растение являются особями, состоящими из 1 ЭМ (Рис.1, IIа). Имматурная особь представляет собой уже более сложно организованное растение – УМ, состоящий из 2 ЭМ (Рис. 1, IIб). Представляет собой клиноапогеотропный розеточный побег. Виргинильную особь образует система УМ, система розеточных вегетативных побегов (Рис. 1, IIв), числом вплоть до 4 УМ.

Генеративные особи из ортотропных розеточных генеративных и вегетативных побегов образует ОМ, состоящий из системы УМ (Рис.1, II г, д), числом вплоть до 10 УМ. Цветок на своем цветоносе формирует так называемый стеблевой лист, который является частью цветоноса, который «выбрасывается» после формирования у особи большого количества (до 40) розеточных вегетирующих листьев.



II. Модели побегообразования

Рис. 1. Модульная организация *Pulsatilla flavescens* и *P. multifida*.

Условные обозначения рис.1, I и II: а – проросток, ювенильная особь; б – имматурная особь; в – виргинильная особь; г – молодая генеративная особь; д – среднегенеративная особь.

1 – уровень грунта; 2 – метамеры побегов; 3 – цветок; 4 – стеблевой лист; 5 – вегетативный побег; 6 – отмершие листья.

Субсенильные и сенильные особи представлены ОМ с розеточными вегетативными побегами в количестве 6 – 8 УМ.

Модель побегообразования *P. flavescens* и *P. multifida* по Т.И.Серебряковой (1981) - моноподиальная розеточная (Рис. 1,II).

Литература

Борисова И.В. Основные жизненные формы двудольных многолетних травянистых растений степных фитоценозов Северного Казахстана / И.В. Борисова // Ботан. журн.-1960.-Т.60, №1.-С.19-33. Декоративные растения Якутии/ Данилова Н.С., Петрова А.Е. и др. Изд-во ЯГУ, 2008.-200 с. Животовский Л.А. Онтогенетические состояния, эффективная плотность и классификация популяций растений // Экология, 2001. № 1. С. 3-7. Жмылев П.И., Алексеев Ю.Е., Карпухина Е.А., Баландин С.А. Биоморфология растений: иллюстрационный словарь. Уч.пособие.Изд.2-е, испр.и доп.-М.:2005.-256с. Зиман С.Н. Морфология и филогения семейства лютиковых / С.Н. Зиман.-Киев: Наук. Думка, 1985.-248 с.Никитина С.В. Прострел раскрытый /С.В. Никитина, Л.В. Денисова, М.Г. Вахрамеева // Биол. флора Моск. области.-М., 1978.-Вып.4 С.79-85. Павлова Т.А. Прострел раскрытый (*Pulsatilla patens* (L.) Mill.) в природе и культуре. Новосибирск, 1990. 80 с. Савиных Н. П. Биоморфология вероник России и сопредельных государств: Автореф. дис. д-ра биол. наук. М., 2000. 32 с. Сафонова Е.А., Скрыбина Р.Н., Скрыбин В.С. Онтогенетические состояния и возрастные спектры прострелов многонадрезанного и желтеющего в Якутии // Журнал «Бюллетень Московского общества испытателей природы» Отд. Биологии, т. 114, выпуск 3, прил. 1, ч. 3, 2009.- С. 175-180. Сафонова Е.А., Скрыбина Р.Н. Возрастные спектры прострелов многонадрезанного и желтеющего в Якутии. «Эрэл-2009»: материалы конф. науч. молодежи. – Якутск: Изд-во ООО РИА «Феникс», 2009.-С.192-195. Серебрякова Т.И. Жизненные формы и модели побегообразования наземно-ползучих многолетних трав // Жизненные формы: структура, спектры и эволюция.-М.: Наука, 1981.-С.161-179. Сушенцов О. Е. Систематический состав, хорология и структура популяций видов рода *Pulsatilla* Mill. (Ranunculaceae Juss.) в Уральском регионе: канд.дис. канд. биол. наук. Екатеринбург. 2008. 107 с. Уранов А.А. Возрастной спектр фитоценопопуляции как функция времени и энергетических волновых процессов // Биол. Науки. 1975. № 2 С. 7-33. Флора Сибири, Т. 6: Portulacaceae – Ranunculaceae. В 14 т. Новосибирск: ВО «Наука». Сибирская издательская фирма, 1993. 310 с. Юзепчук С.В. Род *Pulsatilla* Adans // Флора СССР. М.-Л.: АН СССР, 1937. Т.7. С.285-307. Цибанова Н.А. Жизненный цикл и возрастная структура ценопопуляций *Pulsatilla patens* (L.) Mill. (*Ranunculaceae*) в северной степи / Н.А. Цибанова // Ботан. журн.-1967-Т.61, № 9.-С.1272-1277.

ХАРАКТЕРИСТИКА ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ *PULSATILLA PATENS* (L.) MILL. НА ТЕРРИТОРИИ БЕЛОМОРСКО-КУЛОЙСКОГО ПЛАТО (АРХАНГЕЛЬСКАЯ ОБЛАСТЬ)

Сидорова О. В.

Северный Арктический федеральный университет им. М.В. Ломоносова,
г. Архангельск, ovsidorova@yandex.ru

Прострел раскрытый, сон-трава (*Pulsatilla patens* (L.) Mill.) – лесостепной европейский вид, ареал которого охватывает юг Скандинавии и Прибалтики до среднего течения Днепра и Дона, Европейскую Россию, Урал и прилегающие к нему территории Западной Сибири (Флора северо-востока, 1976). В пределах основной части своего ареала вид растет в светлых сосновых, преимущественно лишайниковых, борах, иногда на вырубках, по известняковым речным склонам.

На территории Архангельской области проходит северная граница распространения *Pulsatilla patens*. Он является одним из редких видов флоры региона, включенных в Красную книгу Архангельской области (2008) с категорией редкости III (R) – редкий вид.

Исследования проведены в центральной части Беломорско-Кулойского плато. Изученная территория представляет закарстованную равнину. Растительный покров в пределах данной территории достаточно разнородный. Значительные площади занимают еловые леса с высокой

примесью лиственницы (*Larix sibirica* Ledeb.). На речных террасах и хорошо дренированных участках водоразделов развиты сосновые леса. Широко распространены березовые леса, которые представляют собой сообщества разных стадий пирогенной сукцессии. Карстовые формы рельефа на данной территории представляют ложбины (лога), часто с воронками, различной глубины. По пологим склонам логов формируются березовые редколесья (из *Betula tortuosa* Ledeb. s.l.) различных типов, на крутых склонах – лишайниковые, злаково-лишайниковые, ксерофильно-разнотравные сообщества. По дну логов распространены сфагновые болота, разнотравные гигрофильные луга, злаково-мохово-лишайниковые сообщества.

Pulsatilla patens – многолетнее травянистое растение с дициклическими побегами, коротким вертикальным многоглавым корневищем. Побеги прямостоячие, высотой 7–45 см, густоопушенные, оканчиваются крупным сине-фиолетовым цветком. Околоцветник простой, венчиковидный, снаружи волосистый, в начале цветения широко-колокольчатый, позднее – звездчато-раскрытый. Ниже цветка располагается покрывало в виде мутовки небольших опушенных листьев, разделенных на узколинейные доли. Основные листья длинночерешковые, собраны в прикорневую розетку и появляются после цветения. Листовые пластинки трижды рассеченные, молодые – опушенные, позднее оголяются. Цветет в мае – июне, плодоносит в июне – июле. Плод – многоорешек, каждый орешек снабжен перисто-волосистой остью длиной до 5 см (Никитина, Денисова, Вахрамеева, 1978).

Нами были изучены 11 ценопопуляций (ЦП) *Pulsatilla patens* в разных эколого-ценотических условиях. Исследования проведены в мае 2010 г. и 2011 г. В сообществах с прострелом раскрытым выполнены стандартные геоботанические описания. Исследования ценопопуляций вида проведены на трансектах шириной 1 м и длиной 20 м, разделенных на учетные площадки размером 1м². При выделении онтогенетических состояний у особей использована шкала Т.Н. Казанцевой (1975) с собственными дополнениями. Для ценопопуляций оценивали: плотность экологическую (Одум, 1986) и эффективную (Животовский, 2001), характер онтогенетического спектра (Уранов, Смирнова, 1969), индекс возрастности (Уранов, 1975), индекс эффективности (Животовский, 2001). Тип ценопопуляции определяли по Т.А. Работнову (1950) и классификации «дельта-омега» Л.А. Животовского (2001).

На обследованной территории прострел раскрытый встречается по дну и юго-западным и южным склонам карстовых логов и воронок (Табл. 1), редко в пойменных местообитаниях (по южным склонам) и отсутствует в плакорных лишайниковых сосняках.

Таблица 1

Характеристика сообществ с *Pulsatilla patens*

Сообщества	Положение сообщества в рельефе	Доминирующие виды травяно-кустарничкового и мохово-лишайникового ярусов
Сосняк бруснично-лишайниково-зеленомошный	Верхняя часть склона карстового лога	<i>Vaccinium vitis-idea</i> L., <i>Cladonia rangiferina</i> (L.) Web., <i>C. sylvatica</i> (L.) Hoffm., <i>Pleurozium shreberi</i> (Brid.) Mitt
Березняк кустарничково-зеленомошный	Склон неглубокого карстового лога	<i>Vaccinium vitis-idea</i> , <i>Pleurozium shreberi</i>
Березняк лишайниковый	Склон неглубокого карстового лога	<i>Arctostaphylos uva-ursi</i> (L.) Spreng., <i>Cladonia rangiferina</i> (L.) Web., <i>C. stellaris</i> (Opiz) Brodo
Березовое разнотравно-лишайниковое редколесье	Крутой склон воронки в карстовом логу	<i>Antennaria dioica</i> (L.) Gaerth, <i>Avenella flexuosa</i> (L.) Parl, <i>Festuca ovina</i> L., <i>Dracocephalum ruyschiana</i> L., <i>Gymnadenia conopsea</i> (L.) R. Br., <i>Trollius europaeus</i> L., <i>Cladonia rangiferina</i> , <i>C. sylvatica</i> (L.) Hoffm.
Вересково-лишайниково-зеленомошное	Дно карстового лога	<i>Calluna vulgaris</i> (L.) Hill, <i>Festuca ovina</i> , <i>Cladonia rangiferina</i> , <i>Pleurozium shreberi</i>
Злаково-лишайниковое	Склон воронки в карстовом логу	<i>Avenella flexuosa</i> , <i>Festuca ovina</i> , <i>Cladonia sylvatica</i> , <i>C. stellaris</i>
Злаково-мохово-лишайниковое	Дно карстового лога	<i>Avenella flexuosa</i> , <i>Cladonia sylvatica</i> , <i>Polytrichum commune</i> Hedw.
Разнотравно-лишайниковое	Дно карстового лога	<i>Avenella flexuosa</i> , <i>Hieracium pilosella</i> L., <i>Pulsatilla patens</i> , <i>Trollius europaeus</i> , <i>Cladonia rangiferina</i> , <i>C. Sylvatica</i>
Злаковое	Дно неглубокого карстового лога	<i>Avenella flexuosa</i> , <i>Trollius europaeus</i>
Разнотравно-злаковое	Крутой склон глубокого карстового лога	<i>Avenella flexuosa</i> , <i>Festuca ovina</i> , <i>Dracocephalum ruyschiana</i> , <i>Pulsatilla patens</i> , <i>Gymnadenia conopsea</i> , <i>Viola rupestris</i> F. W. Schmidt
Пойменный разнотравный луг	Склон южной экспозиции	<i>Avenella flexuosa</i> , <i>Ranunculus auricomus</i> L., <i>Trollius europaeus</i>

Все исследованные популяции *Pulsatilla patens* были нормальными неполночленными, в них отсутствовали проростки. Из 11 изученных ценопопуляций четыре были молодыми нормальными (Табл. 2), из них в онтогенетическом спектре двух ЦП (березовом разнотравно-лишайниковом редколесье и разнотравно-злаковом сообществе) максимум приходился на группу особей в виргинильном состоянии (56,2% и 43,7% соответственно) и в двух (злаково-мохово-лишайниковом и разнотравно-лишайниковом фитоценозах) – на группу особей молодого генеративного состояния (33,2% и

46,9%). Значительное число экземпляров прегенеративной группы обусловлено семенным возобновлением прострела по нарушенным участкам напочвенного покрова, образующихся в результате склоновых процессов в карстовых логах. Пять ценопопуляций были зреющими нормальными, с максимумом на молодых генеративных экземплярах (35,2-75%). Доля особей прегенеративной фракции в них не превышала 40%. При этом в сосняке бруснично-лишайниково-зеленомошном они вовсе отсутствовали. Две ценопопуляции (вересково-лишайниково-зеленомошном и злаково-лишайниковом ценозах) были зрелыми, о чем свидетельствуют высокие показатели индекса эффективности ($\omega = 0,773$ и $0,884$ соответственно) и возрастности ($\Delta = 0,351$ и $0,371$). Несмотря на преобладание молодых генеративных особей в онтогенетическом спектре этих ценопопуляций (56,4% и 40% соответственно), в них низка доля особей прегенеративной фракции (14,1% и 1,6%) и значительна доля средневозрастных и старых генеративных экземпляров (28,2% и 58,2%).

Экологическая плотность ценопопуляций варьировала от 0,3 особей/м² (в сосняке бруснично-лишайниково-зеленомошном и злаковом сообществе) до 12,4 особей/м² (в склоновом ксерофильном разнотравно-злаковом фитоценозе). Значительная плотность (10,4 особей/м²) также отмечена в березовом разнотравном редколесье по южному склону карстового лога. Эффективная плотность в зрелых ценопопуляциях приближалась к экологической, а в молодых и зрелых была меньше. Особенно значительные различия в показателях плотности характерны для молодых ценопопуляций с левосторонним онтогенетическим спектром: в них эффективная плотность была в два-три раза ниже экологической.

Таким образом, все исследованные ценопопуляции *Pulsatilla patens* на территории Беломорско-Кулойского плато относятся к нормальным неполночленным, по классификации «дельта-омега», – молодым, зреющим и зрелым, типы онтогенетических спектров одновершинные центрированные, реже левосторонние.

Таблица 2

Некоторые характеристики ценопопуляций *Pulsatilla patens* в разных фитоценозах
на территории Беломорско-Кулойского плато

Сообщества	Тип онтогенетического спектра	Тип ЦП	Доля участия фракций, %			Плотность ЦП, ос./м ²		Индекс возраст- ности	Индекс эффектив- ности
			j-v	g1-g3	ss-s	экологи- ческая	эффек- тивная		
Сосняк бруснично- лишайниково- зеленомошный	одновершинный центрированный	зреющая нормальная	0	100	0	0,3	0,2	0,269	0,786
Березняк кустарничково- зеленомошный	то же	то же	23,0	67,5	9,5	1,2	0,8	0,328	0,659
Березняк лишайниковый	то же	зреющая нормальная	18,8	81,0	0,2	1,5	1,1	0,255	0,729
Березовое разнотравно- лишайниковое редколесье	одновершинный левосторонний	молодая нормальная	89,9	9,2	0,9	10,4	3,8	0,279	0,366
Вересково-лишайниково- Зеленомошное	одновершинный центрированный	зрелая нормальная	14,1	84,6	1,3	3,9	3,1	0,351	0,773
Злаково-лишайниковое	то же	то же	1,6	98,2	0,2	4,1	3,6	0,371	0,884
Злаково-мохово- Лишайниковое	то же	молодая нормальная	43,5	53,5	3,0	3,4	1,9	0,205	0,568
Разнотравно- Лишайниковое	то же	то же	48,8	50,2	1,0	3,3	1,9	0,194	0,562
Злаковое	то же	зреющая нормальная	32,1	67,2	0,7	0,3	0,2	0,183	0,649
Разнотравно-злаковое	одновершинный левосторонний	молодая нормальная	68,1	26,5	5,4	12,4	5,8	0,206	0,464
Пойменный разнотравный луг	одновершинный центрированный	зреющая нормальная	40,2	58,8	1,0	0,7	0,4	0,213	0,627

Литература

- Животовский Л.А. Онтогенетические состояния, эффективная плотность и классификация популяций растений // Экология. – 2001. – № 1. – С. 3-7. Казанцева Т.Н. Возрастные спектры ценопопуляций *Solidago virgaurea* и *Pulsatilla patens* в сосновых лесах юго-западной части Мещерской низменности // Биологические науки. – 1975. – № 2. Красная книга Архангельской области. / Администрация Архангельской области / Отв. ред. А.П. Новоселов. – Архангельск: Комитет по экологии Архангельской области, 2008. – 351 с. Никитина С.В., Денисова Л.В., Вахрамеева М.Г. Прострел раскрытый // Биологическая флора Московской области. Вып. 4. – М.: Изд-во Моск. ун-та, 1978. – С. 79-85. Одум Ю. Экология. Т. 2. – М., 1986. – 376 с. Работнов Т.А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Труды БИН АН СССР. Сер. 3. Геоботаника. – М., 1950. – С. 7-204. Уранов А.А., Смирнова О.В. Классификация и основные черты развития популяций многолетних растений // Бюл. МОИП. Отд. биол. – 1969. – Т. 74. – Вып. 2. – С. 119–134. Уранов А.А. Возрастной спектр фитоценопопуляции как функция времени и энергетических волновых процессов // Биологические науки. – 1975. – № 2. – С. 7-33. Флора Северо-востока Европейской части СССР. Т. 3. / Под ред. А. И. Толмачева. – Л.: Изд-во Наука, 1977. – 292 с.

СТРУКТУРА ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ СПОРОФИТОВ *POLYPODIUM VULGARE* L.

Силаева Ж. Г., Державина Н. М.

ФГБОУ ВПО «Орловский государственный университет», г. Орел,
silaevazhanna@rambler.ru

В наши дни достигнуты значительные успехи в изучении популяционной биологии спорофитов папоротников в пределах разнообразных таксонов, но эти работы посвящены преимущественно лесным наземным видам (Лацинский, Шорина, 1985; Шорина, 1994; Гуреева, 2001; Криницын, 2004 и др.). Исследования ценопопуляций (ЦП) эпифитных папоротников единичны (Державина, Шорина, 1992, Державина, 2006). Целью работы явилось изучение структуры ЦП спорофитов равноспорового папоротника *Polypodium vulgare* L. многоножки обыкновенной. Анализ экологической приуроченности позволяет говорить, что *P. vulgare*, как достаточно влаголюбивый и теневыносливый папоротник, предпочитает затененные и влажные каменистые россыпи склонов, валуны, трещины и расселины скал, комли, стволы и развилки ветвей деревьев, т.е. ведет эпилитный или эпифитный образ жизни. Особенность этих скоплений - обитание в моховых синузиях, в которых практически отсутствуют цветковые растения. Бриофилия способствуют накоплению и удержанию гумуса и влаги и, следовательно, толерантности к десикации, уходу от конкуренции с цветковыми растениями и тем самым снижает абиотический и биотический стресс, испытываемый папоротником.

Ценопопуляционные скопления папоротника были изучены в период с 2008 по 2011 гг. в разных частях ареала: в урочище «Чертово городище» (Калужская область) (ЦП №1); в урочище «Чертов стул» (г. Петрозаводск) (ЦП №2); в окрестностях г. Лыткарино (Московская область) (ЦП №3); в окрестностях поселка Красная Поляна (Краснодарский край) (ЦП №4); на берегу озера Рица (Абхазия) (ЦП №5).

В исследованиях был использован эколого-демографический подход. Под ценопопуляцией понимали совокупность особей данного вида в пределах одного ценоза (Работнов, 1950а). Основными элементами структуры ЦП явились ценопопуляционные локусы (субпопуляции в понимании А.А. Уранова, 1977). В качестве локусов (скоплений, поселений) выступали камни, комли и стволы деревьев, на которых произрастали исследуемые растения. Счетной единицей на начальных этапах онтогенеза выступала единичная особь (генета), затем - латка (генеративная особь или клон) и, наконец, - партикула (рамета). Периодизацию онтогенеза проводили по общепринятым методикам (Работнов, 1950а; Уранов, 1975; Ценопопуляции..., 1988), уточненным применительно к папоротникам Н.Н. Лещинским, Н.И. Шориной (1985) и другими авторами (Державина, Шорина, 1992; Гуреева, 2001 и др.). Возрастную принадлежность особей определяли по признакам-маркерам надземной части: форме и размерам вайий, числу пар их сегментов, способности к спороношению. Для выявления численности и характера пространственного размещения особей в ценозе закладывали площадки размером 1 м². У эпифитных особей численность определяли в пределах отдельных локусов. Процентное соотношение онтогенетических групп каждого локуса отражали в возрастных спектрах. Для интегральной оценки состояния ЦП использовали демографические показатели: индекс возрастности (Δ) (Уранов, 1975), индекс эффективности (ω) (Животовский, 2001), индекс восстановления (I_v), индекс замещения (I_z) (Жукова, 1995). Тип популяции определяли по классификации А.А. Уранова и О.В. Смирновой (1969) с использованием классификации «дельта-омега» (Δ - ω) Л.А. Животовского (2001). Виталитет ЦП оценивали по методике Ю.А. Злобина (1989), используя двумерное ранжирование, по результатам которого строили виталитетные спектры. На основе расчета коэффициента качества Q делали вывод об уровне жизненности ЦП. Статистические расчеты проводили в компьютерной программе MS Excel 2007.

Двойственность популяционной жизни исследуемого папоротника в понимании Н.И. Шориной (1994) выразилась во взаимном существовании поселений спорофитов и гаметофитов в одной микронше ценоза. Для изученных ЦП характерно контагиозное размещение особей с четкой агрегированностью скоплений, уровень которой зависит от размеров каменистых россыпей, валунов, и расселин, а у эпифитов - от диаметра стволов и ветвей деревьев. Каждое скопление развивается асинхронно и обладает своим набором популяционных

параметров, напрямую зависящих от экотопических и фитоценологических условий. В этой связи в пределах каждой ЦП можно наблюдать все этапы развития локусов: от инвазии до регрессии.

Таблица 1

Основные демографические показатели ЦП *P. vulgare*

№ ЦП	Соотношение онтогенетических групп j:im:v:sp:ss:s (%)	М шт/м ²	Δ	ω	I _B	I ₃	Тип популяции «дельта-омега»	Тип популяции и полночленность	Тип популяции по жизненному состоянию (класс «а»: класс «в»: класс «с»)
№1	21,8:31:14,1:32:1,3:0	9,3	0,51	0,46	5,07	4,35	Переходная	Нормальная, дефинитивная, зрелая, полночленная	Прорастающая (0,69:0,01:0,30)
№2	1,3:2,6:13:44:30:7,8	7,6	0,7	0,76	0,58	0,5	Стареющая	Нормальная, дефинитивная, стареющая, полночленная	Равновесная (0,3:0,36:0,33)
№3	37:11:6:43:3:0	11,2	0,47	0,50	2,1	1,8	Переходная	Нормальная, дефинитивная, зрелая, полночленная	Прорастающая (0,42:0,27:0,3)
№4	22:15:21:33:8:1	9,0	0,54	0,50	1,4	1,0	Переходная	Нормальная, дефинитивная, зрелая, полночленная	Прорастающая (0,56:0,22:0,22)
№5	13:12:26,4:42,3:4,3:2	13,0	0,54	0,59	1,0	0,86	Переходная	Нормальная, дефинитивная, зрелая, полночленная	Прорастающая (0,54:0,23:0,23)

Анализ онтогенетической структуры ЦП папоротника в различных частях ареала позволяет выделить следующие варианты базовых возрастных спектров (Табл. 1): 1) бимодальный, с пиками на прегенеративной и генеративной группы особей, но с тенденцией к правосторонности (ЦП №1, ЦП №3); 2) правосторонний, с преобладанием генеративных особей, а также высоким процентом субсенильных растений (ЦП №2); 3) одновершинный,

полночленный с пиком на генеративной фракции особей (ЦП №4; ЦП №5). Анализируя демографические параметры исследованных ЦП (Табл.1), можно констатировать, что все они - *нормальные, полночленные, дефинитивные*, т.к. способны к возобновлению как вегетативным, так и споровым путем и находятся в относительном равновесии с экотопом. Поскольку в большинстве ЦП преобладают генеративные растения, то согласно классификации А.А. Уранова и О.В. Смирновой (1969), их можно охарактеризовать как *зрелые*. Это положение подтверждается и значениями индекса возрастности (Табл.1). По классификации «дельта-омега» ЦП относятся к *переходному типу* (от молодых к зрелым). Исключение составляет ЦП №2, самая северная из исследованных, которая на основе абсолютного максимума возрастного спектра, а также классификации «дельта-омега» может быть названа *стареющей* ($\Delta=0,7$; $\omega = 0,76$). Индексы восстановления (I_v) и замещения (I_z) для большинства популяций - достаточно высокие (Табл.1), что указывает на благоприятные условия для спорового самоподдержания в моховом покрове. В ЦП №2 отмечены затруднения спорового возобновления (I_v и I_z невелики и составляют соответственно 0,58 и 0,5), что связано с лимитирующим температурным фактором: поздняя весна, короткое лето и ранняя осень с ночными заморозками препятствуют выживаемости гаметофитов, проростков и ювенильных растений. Лишь попав в расселины и трещины камней, валунов, где создаются особые микроклиматические условия, споры способны дать начало жизнеспособным гаметофитам, а затем и молоденьким спорофитам. В самоподдержании ЦП *P. vulgare* как неявнополицентрического растения, значительна роль и вегетативного размножения, которое преобладает у генеративных растений за счет дезинтеграции ризомов. Оно способствует самоподдержанию ЦП, удержанию и незначительному расширению площади ценопопуляционных локусов (в случае обитания на вертикальной или горизонтальной частях ствола или плоской поверхности скального участка). Расселение же вида в другие местообитания происходит исключительно споровым путем. Анализ виталитетных спектров ЦП показал, что в изученных поселениях преобладают особи первого («а») (ЦП №1, ЦП №3, ЦП №4, ЦП №5) и второго («в») (ЦП №2) классов виталитета, что указывает на благоприятные экологические и фитоценотические условия местообитаний вида. Отмечено, что, уровень жизненного состояния повышается у особей, располагающихся в группах – скоплениях (до 10-15 растений). Доминирование особей первого и второго класса жизненности говорит об активном самоподдержании (как вегетативном, так и споровом), а

присутствие особей низшего класса («с») способствует формированию резерва, обеспечивающего устойчивость ЦП и контроль за размерами реализованной экологической ниши. Используя Q-критерий можно оценить ЦП как *процветающие и равновесные*.

В изученных ЦП спорофиты *P. vulgare* обладают чертами пациентов (стресс-толерантов). В пользу эко – и фитопациентности говорят: относительно низкая скорость роста, вечнозеленость, обитание в моховых синузиях, способность спор прорасти в моховом покрове, значительная длительность жизни генеративных особей, партикуляция. Анализируя ценопопуляционные локусы, можно предугадать динамику изученных ЦП во временном ряду: инвазия спор на поверхность камня или ствола дерева – формирование поселений гаметофитов, а затем и молодых спорофитов – закономерное развитие и усложнение онтогенетической структуры и виталитетного состава поселений, в которых вероятна повторная споровая инвазия или закономерное старение и отмирание особей (регрессия).

Литература

Гуреева И.И. Равноспоровые папоротники Южной Сибири (систематика, происхождение, биоморфология, популяционная биология). – Томск, 2001. – 158 с. Державина Н.М. Биоморфология и анатомия равноспоровых папоротников (эпилитов, эпифитов, земноводных и водных) в связи с адаптациогенезом. Автореф. дисс. докт. биол. наук. – Москва, 2006. – 50 с. Державина Н.М., Шорина Н.И. Структура и динамика ценопопуляционных скоплений *Polypodium vulgare* (Polypodiaceae) в лесах Западного Закавказья // Ботанический журнал. – 1992. – Т. 77. – № 2. – С. 47-54. Животовский А.А. Онтогенетические состояния, эффективная плотность и классификация растений // Экология. – 2001. – №1. – С. 3-7. Жукова Л.А. Популяционная жизнь луговых растений. – Йошкар-Ола: РИИК «Ланар», 1995. – 224 с. Злобин Ю.А. Принципы и методы изучения ценопопуляций некоторых видов *Botrychium* Sw. в подзонах южной тайги и подтайги Европейской России. Автореф. дисс. канд. биол. наук. – Барнаул, 2004. – 19 с. Лащинский Н.Н., Шорина Н.И. Онтогенез спорофита и структура ценопопуляций *Polystichum braunii* (Spenn.) Fee в черневой тайге Салаирского края // Изв. СО АН СССР. Сер. биол. наук. – 1985. – Вып. 2. – №13. – С. 35-44. Работнов Т.А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Тр. БИН АН СССР. М.; Л., 1950а. – Сер. 3: Геоботаника. – Вып. 6. – С. 77-204. Уранов А.А. Возрастной спектр ценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов // Научные доклады высш. школы. Биолог. науки. 1975. – №2. – С. 7-34. Уранов А.А., Смирнова О.В. Классификация и основные черты развития популяций многолетних растений // Бюл. МОИП. Отд. биол. – 1969. – Т. 74. – С. 119-134. Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии). – М.: Наука, 1988. – 184 с. Ценопопуляции растений (развитие и взаимоотношения). – М.: Наука, 1977. – 131 с. Шорина Н.И. Экологическая морфология и популяционная биология представителей подкласса Polypodiidae. Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. – М., 1994. – 34 с.

ЭКОЛОГО-БИОЛОГИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА *CALAMAGROSTIS EPIGEIOS* (L.) ROTH. ФОНОВЫХ И ТЕХНОГЕННО НАРУШЕННЫХ ТЕРРИТОРИЙ

Сильных В. А., Жуйкова Т. В., Мочалова Е. В.

Нижнетагильская государственная социально-педагогическая академия,
Нижний Тагил, Россия, hbfnt@rambler.ru

Изучение реакции биоты на химическое загрязнение среды – одно из важных направлений экологической токсикологии. Подобного рода исследования включают изучение популяционных и биоценотических

аспектов устойчивости биоты к поллютантам техногенной природы. Наибольший интерес представляет изучение видов широко представленных на техногенно нарушенных территориях. Целью работы было – изучение вегетативной сферы *Calamagrostis epigeios* (L.) Roth., произрастающего в градиенте химического загрязнения почвы тяжелыми металлами.

Объектом исследования был широко распространенный в антропогенно нарушенных условиях представитель сем. злаки (*Poa*) – вейник наземный (*Calamagrostis epigeios* (L.) Roth.) (Определитель..., 1994) – многолетнее длиннокорневищное травянистое растение высотой 40–150 см. Вид полиморфный. Цветёт в июне–июле. Распространен на песках, травянистых склонах, сухих лугах, в степях, среди кустарников, преимущественно на супесчаных почвах, в лесах. Факультативный эндемик, устойчивый к химическим элементам, в том числе к тяжелым металлам.

Исследования проведены на фоновых и техногенно нарушенных территориях Притагильской зоны (Свердловская область, г. Нижний Тагил) в период 2008–2010 гг. Материал для исследования собран в пяти луговых сообществах вторичного происхождения, возникших на залежах и техногенных субстратах. Сообщества отличались уровнем химического загрязнения почвы, оцененного по содержанию в ней тяжелых металлов (Zn, Cu, Pb, Cd, Ni, Fe, Mn, Cr, Co). В качестве интегрального показателя загрязнения почвы использован уровень суммарной токсической нагрузки (S_i) (Безель и др., 1998), который различался в 23 раза. В соответствие с данным индексом участки были ранжированы на фоновые ($S_i = 1.47–2.65$ отн. ед.), буферные ($S_i = 3.33–6.19$ отн. ед.) и импактные ($S_i = 22.78$ отн. ед.) (Жуйкова, 2009).

В каждой ценопопуляции (ЦП) было изучено 30 особей вейника наземного, находящихся в генеративном онтогенетическом состоянии. Характеристика вегетативной сферы дана на основании анализа 17 признаков: высота побега; число листьев; длина листа верхней, средней, нижней формации; ширина листа верхней, средней, нижней формации; длина ушек листа верхней, средней, нижней формации; количество метамер, длина метамеров (1, 2, 3, 4 порядков); высота соцветия. Общий объем выборки составил 120 растений, выполнено 2040 измерений.

Структуру изменчивости параметров вегетативной сферы оценивали по соотношению общей (коэффициент вариации признака – C_v , %) и согласованной (усредненный по признаку квадрат коэффициента корреляции R_{ch}^2) изменчивости (Ростова, 2002). Онтогенетические тактики *C. epigeus* выделяли в соответствии с методическими разработками Ю. А. Злобина (1989), М. М. Ишмуратовой и А. Р. Ишбирдина (2002). Стратегию вида

определяли по характеру изменения индекса интеграции (I) на градиенте загрязнения. Показатель вычисляется как доля достоверных корреляционных связей от числа возможных парных связей (Злобин, 1989). Индекс виталитета ценопопуляции (IVC) оценивали по размерному спектру особей. Для расчета IVC проведена процедура взвешивания средних значений каждого из исследуемых параметров в каждой ЦП по среднему значению параметра для всей выборки (Ишмуратова, Ишбирдин, 2002).

Статистический анализ результатов проведен с вычислением средней арифметической величины (M) и ее ошибки (m). Изменчивость признаков оценивали на основании коэффициента вариации (C_v , %). Уровни варьирования признаков определены в соответствии с методическими рекомендациями Г.Н. Зайцева (1973): $C_v < 10\%$ – низкий, $C_v = 11–20\%$, $C_v > 20\%$ – высокий. Различия в параметрах вегетативной сферы на фоновых и техногенно нарушенных участках оценивали методом множественных сравнений Шеффе (S -метод). Анализ данных выполнен в ПСП Statistica-6.0 (StatSoft, Inc. 1984–2001).

В ходе анализа реакции вегетативной сферы *C. epigeios* на химическое загрязнение почвы выявлены наиболее чувствительные признаки: высота побега, длина листа верхней, нижней формации; ширина листа верхней, средней, нижней формации; длина ушек листа верхней, средней, нижней формации; высота соцветия и длина третьего метамера. Химическое загрязнение приводит к уменьшению значений данных параметров. Методом множественных сравнений Шеффе подтверждено статистически значимое различие между выше перечисленными параметрами у растений с фоновых ($S_i = 1.47–2.65$ отн. ед.) и загрязненных ($S_i = 3,33–22,78$ отн. ед.) участков ($F = 2,7–3,9$; $df = 3$; 117; $p < 0,05–0,01$). Не установлено статистически значимой зависимости от уровня химического загрязнения следующих признаков: длина листа средней, формации; длина ушек листа нижней формации; длина метамеров 1, 2, 4-го порядков ($F = 0,12–3,82$; $df = 3$; 117; $p > 0,05$).

Координация морфологических признаков вегетативной сферы *C. epigeios* в пространстве общей и согласованной изменчивости представлена на рисунке. Среди исследуемых параметров к таксономическими индикаторами относятся: число листьев, длина листа средней формации. К биологическим – высота побега, длина листа верхней формации, ширина листа верхней, средней, нижней формации, длина ушек листа средней, нижней формации, высота соцветия, метамер 1-го порядка. Как экологические индикаторы можно дифференцировать такие признаки,

как число листьев, длина ушек листа средней формации, которые обладают низкой согласованной и высокой общей изменчивостью. Необходимо отметить, что средние значения данных параметров практически не изменялись в градиенте загрязнения, при этом степень изменчивости у них высокая ($C_v = 21,5\text{--}44,8\%$). Эколого-биологические индикаторы – длина ушек листа верхней формации и длина листа средней формации.

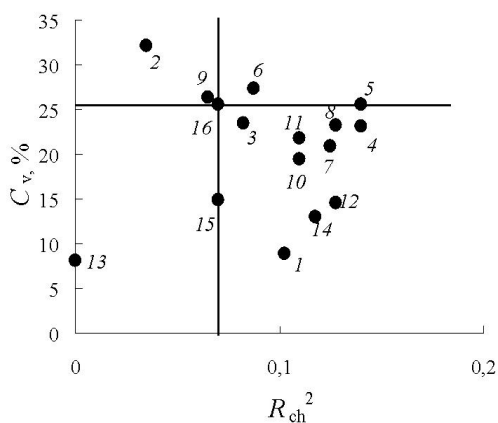


Рис. Структура изменчивости признаков вегетативной сферы *C. epigeios*
 1 – высота побега; 2 – число листьев; 3 – длина листа верхней формации; 4 – ширина листа верхней формации; 5 – длина ушек листа верхней формации; 6 – длина листа средней формации; 7 – ширина листа средней формации; 8 – длина ушек листа средней формации; 9 – длина листа средней формации; 10 – ширина листа нижней формации; 11 – длина ушек листа нижней формации; 12 – высота соцветия; 13 – количество метамер; 14 – метамер 1; 15 – метамер 2; 16 – метамер 3; 17 – метамер 4.

При анализе жизненности ЦП получен следующий ряд: 3,33 отн. ед. ($IVC = 0,08$) > 22,78 отн. ед. ($0,07$) > 1,47 отн. ед. ($0,04$) = 2,65 отн. ед. ($0,04$) Наибольшее значение индекса соответствует наилучшим условиям реализации ростовых потенций. Таким образом, несмотря на высокий уровень химического загрязнения почвы, ценопопуляции с загрязненных участков характеризуются лучшей жизненностью по сравнению с фоновыми. Необходимо отметить, что на двух фоновых участках жизненность ЦП оказалась сходная. Последнее может свидетельствовать не только о сходстве реакции *C. epigeios* на низкие концентрации ионов металлов в почве, но и о реакции на ценоотическое окружение. Последний фактор может оказаться ведущим при отсутствии высоких доз загрязнения. Именно наличием в сообществах более сильных ценоотических конкурентов может объясняться низкая жизненность вейника на фоновых территориях. На загрязненных территориях видовой состав сообществ отличный от фоновых: доминируют виды, устойчивые к химическому загрязнению (Безель, Жуйкова, 2010). Ослабление ценоотического давления со стороны окружения и возможная устойчивость к токсикантам позволяет вейнику наращивать мощную вегетативную массу, что в целом приводит к высокой жизненности популяций на данных территориях.

Отношение максимального значения IVC к минимальному значению показывает размерную пластичность вида (ISP). Индекс размерной пластичности вида равен 1,82 и характеризуется как низкий.

Анализ степени варьирования вегетативных признаков в градиенте увеличивающейся токсической нагрузки показал наличие у вида различных онтогенетических тактик. Такие признаки как число листьев, ширина листа верхней формации, длина ушек листа верхней формации, длина листа нижней формации, высота соцветия, проявляют неопределенную тактику. Конвергентно-дивергентная тактика проявляется в изменчивости высоты побега, длины листа верхней и средней формации, количества метамеров и длины метамеров 1, 2, 3, 4-го порядков. Параметры ширина листа средней и нижней формации, длина ушек листа средней и нижней формации проявляют дивергентно-конвергентную тактику.

Установлено, что для *C. epigeios* характерна комбинированная защитно-стрессовая онтогенетическая стратегия. С ухудшением условий роста до средних уровней загрязнения происходит усиление координации развития структурных частей растения. В условиях высокого загрязнения наблюдается ослабление морфологической целостности растений и реализации стрессовой стратегии.

Таким образом, реакция *C. epigeios* на химическое загрязнение почвы ионами тяжелых металлов проявляется в изменении вегетативной мощности растений. Увеличение габитуса особей в условиях высокого загрязнения и повышение жизненности ЦП свидетельствуют об устойчивости данного вида к техногенному воздействию.

*Работа выполнена по тематическому плану НИР НТГСПА
(задание Минобрнауки РФ в 2008–2011 гг., № гос. регистрации 1.1.08).*

Литература

Безель В. С., Жуйкова Т. В. Роль травянистых растительных сообществ в формировании биогенных циклов химических элементов // Поволжский экологический журнал. 2010. № 3. С. 219–229. Безель В. С., Жуйкова Т. В., Позолотина В. Н. Структура ценопопуляций одуванчика и специфика накопления тяжелых металлов // Экология. – 1998. – № 5. – С. 376–382. Ишмуратова М.М., Ишбирдин А.Р. Об онтогенетических тактиках *Rhodola iremelica* // Фундаментальные и прикладные проблемы популяционной биологии: сб. тез. докл. IV Всероссийского популяционного семинара / Нижнетагильс. гос. соц. пед. академия, Нижний Тагил, 2002. – С. 76–78. Злобин Ю.А. Принципы и методы изучения ценогических популяций. Учебно-методическое пособие. – Казань: Из-во Казан. Ун-та. 1989. – 146 с. *Определитель сосудистых растений Среднего Урала* / [П. Л. Горчаковский и др.]. – М.: Наука, 1994. – 525 с. Ростова Н.С. Корреляции: структура и изменчивость – СПб.: СПбГУ, 2002. – 308 с.

К ВОПРОСУ О ФОРМИРОВАНИИ КОРНЕВЫХ ОТПРЫСКОВ В ОНТОГЕНЕЗЕ ОЛЬХИ СЕРОЙ (*ALNUS INCANA* L. MOENCH)

Ситников К. С.

Костромской государственный университет им.Н.А. Некрасова,
Музей природы Костромской области,
г. Кострома, snipe301@rambler.ru

Способность к образованию корневых отпрысков имеет существенное значение для самоподдержания ценопопуляций ольхи

серой (*Alnus incana* L.). Отдельными авторами рассматривались вопросы онтогенеза данного вида (Бобкова, 2001; Неганов, 2002). Тем не менее, вопрос о формировании корневых отпрысков в онтогенезе *A. incana* изучен слабо. Разные авторы считают способность к корнеотпрысковой деятельности облигатной (Неганов, 2002) или факультативной (Бобкова, 2001). Также встречаются противоречивые данные о периоде онтогенеза, в котором начинается формирование корневых отпрысков. Исследования проводились в 2009-2011 гг. в Калужской и Костромской областях (в том числе, на территории ГПЗ «Кологривский лес» им. М.Г. Синицына)).

В процессе работы было установлено, что в генеративном периоде онтогенеза ольха серая формирует клональную систему разной мощности, зависящую от условий произрастания. В сомкнутых древостоях количество корневых отпрысков, приходящихся на одну клональную систему, в среднем ниже, чем на открытых пространствах. За весь период исследований была встречена только одна особь, не имеющая корневых отпрысков в g_2 -онтогенетическом состоянии. Данный экземпляр исключением, образованию корневых отпрысков в указанном случае препятствовало намывание почвы с вышележащего склона.

В ходе наблюдений подтвердились данные А.Н. Неганова (Неганов, 2002) о том, что образование корневых отпрысков *A. incana* начинается в виргинильном онтогенетическом состоянии. Необходимо уточнить, что данное утверждение справедливо для деревьев, произрастающих на открытых пространствах и обладающих высоким виталитетом. При наличии благоприятных условий произрастания, ольха серая может переходить к плодоношению уже на 8-10 год жизни, при этом иметь в клональной системе 1-2 корневых отпрыска, возрастом 1-3 года. Так, на надпойменной террасе р. Унжи в составе молодой ценопопуляции, сформировавшейся на месте среза почвы тяжёлой техникой, были обнаружены особи в состоянии g_1 с принадлежащими им корневыми отпрысками в возрасте 2 лет. Отсутствие прошлогодних стробил и рубцов от них свидетельствует о том, что дерево перешло в генеративный период в текущем году. Тот факт, что именно виталитет является ключевым эндогенным фактором образования корневых отпрысков, доказывает и следующая находка: клональные системы, обнаруженные на территории заброшенного сенокоса, были образованы материнскими деревьями с

травмированным стволом. Вследствие травмы ствола и пробуждения базальных почек на смену основному стволу пришли 2-3 побега одинаковой мощности. Онтогенетические состояния материнских деревьев оценены как имматурное и виргинильное, жизненность как высокая. Корневые отпрыски в составе клональной системы характеризовались возрастом от 1 до 4 лет и находились в j и im_1 онтогенетических состояниях.

Также в ходе исследования образованных побегов в клональных системах ольхи серой было обнаружено, что отпрыск длительное время не формирует собственной компактной корневой системы, то есть корневое питание происходит исключительно за счёт материнского растения. Партикуляция в описанных случаях не происходит в течение длительного периода, сопоставимого с продолжительностью жизни материнского дерева. При исследованиях в заболоченном лесу близ пос. Караваево (пригород Костромы) выявлены сухостойные одноствольные особи в возрасте 20 лет высотой до 6 метров. При раскопке почвы у основания ствола компактной корневой системы клона обнаружено не было, а несущий корень материнского побега был поражен гнилью. Таким образом, клоны, формирующиеся в поздних онтогенетических состояниях, имеют меньше шансов на выживание после гибели материнского растения, чем образовавшиеся ранее.

Литература

Бобкова Е.В. Жизненные формы и онтогенез *Alnus incana* (Betulaceae) в подзоне хвойно-широколиственных лесов европейской части России // Ботанический журнал, 2001 г. – Т.4 – С. 75-86. Лебедев В.П., Неганов А.Н. Формирование и структура клональных систем ольхи серой // Материалы VI Всероссийского популяционного семинара «Фундаментальные и прикладные проблемы популяционной биологии» (2-6 декабря 2002 г.) – Нижний Тагил, 2002. – С. 97-98. Неганов А.Н. Онтогенез ольхи серой (*Alnus incana* (L.) Moench) // Онтогенетический атлас лекарственных растений. Том III. – Йошкар-Ола, МарГУ, 2002. – С. 18-23.

МОДУЛЬНАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ ОСНОВНЫХ МОДЕЛЕЙ ПОБЕГООБРАЗОВАНИЯ ВИДОВ РАЗНОТРАВЬЯ ЛУГОВЫХ СТЕПЕЙ СРЕДНЕЙ ЛЕНЫ (ЦЕНТРАЛЬНАЯ ЯКУТИЯ)

Скобелева А. А., Андреева С. Н., Черосов М. М., Троева Е. И.

Институт биологических проблем криолитозоны СО РАН, г. Якутск
scanark@mail.ru

Структура растений в последнее время все чаще рассматривается с позиций модульной организации (Антонова и др., 1999; Марфенин, 1999; Савиных, 2000, 2007). Растения каждого вида принимаются как целостные образования и представляют собой большой комплекс взаимосвязанных

признаков побегов и их систем. За основу анализа растительного организма принимаются структурные элементы (модули) разных порядков, составляющие систему соподчиненных единиц строения побегового тела (Гатцук, 1994). Каждый элемент структуры более высокого порядка включает элементы предыдущего порядка, такие как элементарный модуль (элементарный метамер, ЭМ); универсальный модуль (одноосный побег, УМ) и основной модуль (ОМ), т.е. система побега кущения и система побега с длиннокорневищной частью (Савиных, 2000).

Модульная организация большинства растений дает преимущества в создании энергетической базы воспроизведения вида. В результате ветвления возникают сложные сочетания побегов, которые в свою очередь дают различные модели побегообразования. Модель побегообразования – наследственно закрепленный тип формирования побеговой системы, определяемый особенностями функционирования меристем и типом ветвления (Биоморфология растений..., 2005). По способу нарастания скелетных осей (моноподиальный или симподиальный) и деятельности интеркалярных меристем, обуславливающих тип побега (розеточный, полурозеточный, длиннопобеговый), Т.И. Серебряковой (Серебрякова, 1977, 1987) у многолетних травянистых растений описано 4 модели побегообразования: I - длиннопобеговая симподиальная, II - полурозеточная симподиальная, III - длиннопобеговая моноподиальная и IV - розеточная моноподиальная.

Согласно классификации моделей побегообразования Т.И. Серебряковой (1977, 1987), нами были проанализированы 57 видов луговой степи окрестностей г. Якутска, которые составляют ядро ценофлоры сообществ ассоциации *Pulsatilletum flavescens* Mirkin in Gogoleva et al. 1987.. Среди них виды с постоянством в синтаксоне выше 15%, а также характерные степные виды, встречающиеся реже. Не были взяты в анализ виды, произрастающие в сообществах на границах своих экологических ареалов, в нетипичных условиях. Поэтому спектр моделей отражает экологические особенности изученной парциальной флоры луговой степи.

Во флористическом отношении якутские степи имеют очень много общего с предбайкальскими и забайкальско-монгольскими степями, из которых они заимствовали многие виды растений, а также отчасти с ксерофитной растительностью северо-запада Северной Америки, особенно это касается степных ландшафтов Индигиро-Колымского региона.

Согласно эколого-флористической классификации, они принадлежат к классу *Cleistogenetea squarrosae* Mirkin et al. 1986 ex Korolyuk 2002.

Ксерофитные варианты представлены дерновинно-злаковыми степями (порядок *Stipetalia krylovii* Kononov et al. 1985) с доминированием *Psathyrostachys caespitosa*, *Stipa krylovii*, *Agropyron cristatum*. Значительно чаще и шире встречаются разнотравно-дерновинно-злаковые формации степей на богатых гумусом лугово-черноземных почвах с доминированием *Festuca lenensis* (порядок *Festucetalia lenensis* Mirkin in Gogoleva et al. 1987).

К этому же порядку относятся и луговые степи (союз *Pulsatillion flavescens* Mirkin in Gogoleva et al. 1987), приуроченные к ландшафтам с более благоприятным режимом увлажнения: гривам высокой поймы и надпойменных террас, опушкам леса. Данные степные формации объединяют в себе признаки разнотравно-типчаковых степей и разнотравных лугов. Хотя в луговых степях основу травостоя составляют те же ксерофильные злаки, но по обилию часто наблюдается преобладание мезо- и ксеромезофитных видов: *Pulsatilla flavescens*, *Carex pediformis*, *Bromopsis pumelliana*, *B. korotkiji*, *Agrostis trinii*, *Aster alpinus*, *Lychnis sibirica*, *Dianthus versicolor*, *Euphorbia discolor*, *Veronica longifolia*, *Sanguisorba officinalis*, *Geranium pratense* и др.

В долине «Туймаада» (Центральная Якутия, среднее течение р. Лены) ценофлора луговых степей включает порядка 140 видов. Наиболее высоким постоянством характеризуются *Pulsatilla flavescens*, *Carex duriuscula*, *Koeleria cristata*, *Festuca lenensis* (класс постоянства V), также *Carex pediformis*, *Veronica incana*, *Potentilla bifurca* (класс постоянства IV). Оценка ценофлоры с использованием экологических шкал для Якутии (Троева и др., 2010) показывает сухолуговые условия увлажнения (61,86 баллов), что еще раз говорит о достаточной представленности мезофитной и ксеромезофитной компоненты.

Как видно из Таблицы 1, симподиальные соцветия характерны для более 80% степных видов. Полурозеточные растения в спектре моделей побегообразования занимают более 50%. Кроме большинства злаков, осок, полыней, это также такие характерные виды степного разнотравья как *Veronica incana*, *Anemone sylvestris*, *Phlomoides tuberosa*, *Aster alpinus*, *Myosotis suaveolens*, *Eritrichium sericeum*, *Alyssum lenense*. Доля удлиненных растений составляет чуть больше 1/3 от общего количества растений ценофлоры. В их числе отдельные злаки, большая часть степного разнотравья. В списке видов очень мало розеточных растений (всего 10%),

но это очень характерные и типичные степные растения - *Pulsatilla flavescens*, *Potentilla nivea*, *Goniolimon speciosum*, *Plantago canescens*, *Oxytropis candicans*.

Такой спектр моделей, на наш взгляд, характерен для сообществ луговых степей региона в целом, которые встречаются в условиях малого количества осадков (в регионе выпадает чуть более 200 мм осадков в год), невысокого снежного покрова, низких зимних температур (средние температуры в корнеобитаемой толще достигают – 40⁰С и ниже). Полурозеточные симподиальные растения в степях закономерно являются наиболее приспособленными.

Таблица 1

Модели побегообразования видов луговой степи в окрестностях Якутска

Модель побегообразования	Количество	%
Полурозеточная симподиальная	30	52,6
Длиннопобеговая симподиальная	17	29,8
Розеточная моноподиальная	6	10,6
Длиннопобеговая моноподиальная	4	7,0

Нами было изучено строение особей *Galium verum* L., *Potentilla nivea* L., *Saxifraga bronchialis* L. как представителей основных моделей побегообразования степных видов.

Полурозеточная симподиальная модель побегообразования – наиболее часто встречающаяся модель побегообразования (Рис.1).

Saxifraga bronchialis L. Это многолетнее травянистое растение высотой 10-35 см с тонким, ползучим корневищем. Вегетативные побеги розеточные с сидячими листьями до 12 мм длиной. Генеративный побег – полурозеточный с щитковидно-метельчатым соцветием.

Элементарный модуль представлен узлом с листом. Ювенильное растение представляет собой 1 УМ с 5-7 ЭМ. В процессе побегообразования из почек корневища появляются розеточные побеги, которые в свою очередь образуют рыхлую дернинку. Имматурное растение представляет собой 1 ОМ с 3-5 УМ. Модульная структура генеративной особи представлена 1 ОМ (дерниной), от 5 и более УМ, где последние уже представлены полурозеточными генеративными и розеточными вегетативными побегами.

Длиннопобеговая симподиальная модель побегообразования вторая по встречаемости модель побегообразования степных растений региона (Рис. 2).

Galium verum L. Это многолетнее травянистое растение высотой иногда до 60 см. с тонким, длинным корневищем. Побеги прямые с

мутовчатыми листьями на узлах. Как показано на Рисунке 1, элементарный модуль (ЭМ) подмаренника состоит из узла с 5-8 листьями в мутовке. В ювенильном онтогенетическом состоянии растение состоит из 2-3 ЭМ, которые в свою очередь формируют универсальный модуль (УМ).

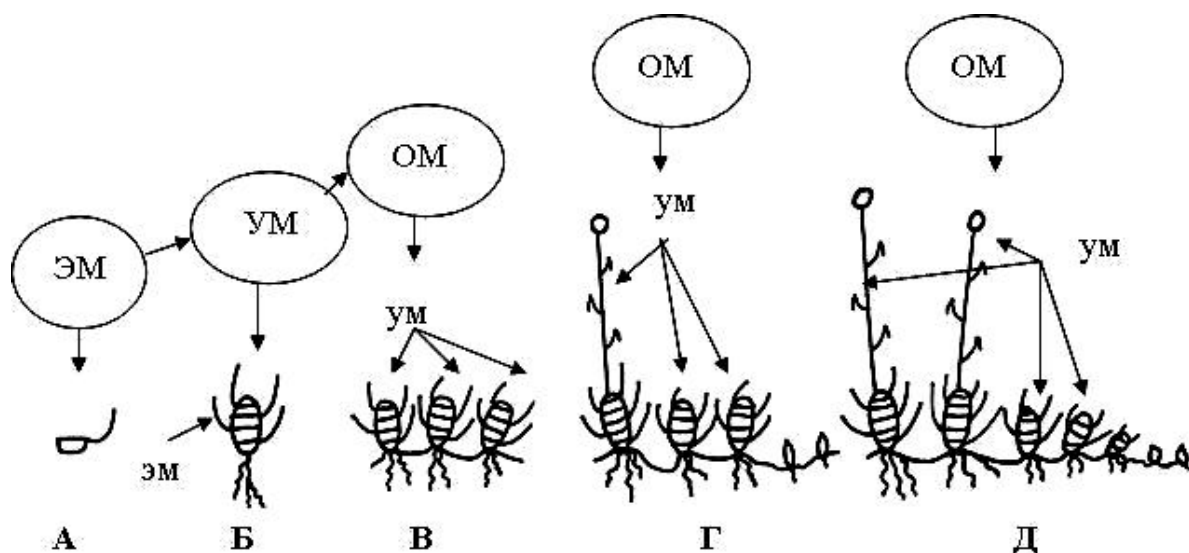
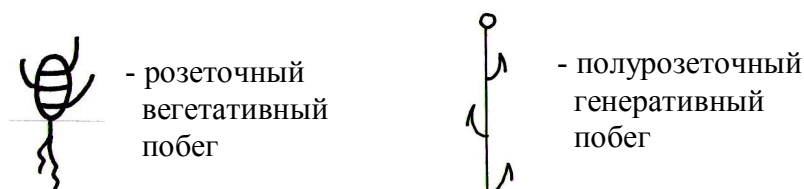


Рис. 1. Модульная организация полурозеточной симподиальной модели побегообразования степных растений на примере *Saxifraga bronchialis* L.

Условные обозначения: А – узел с листом; Б – ювенильное растение; В – имматурное, виргинильное растение; Г – молодое генеративное растение; Д – среднегенеративное растение.



Далее при наступлении имматурного онтогенетического состояния, т.е. начала побегообразования, УМ становится несколько (от 2 до 3), которые состоят из ЭМ. Таким образом, при наступлении имматурного онтогенетического состояния особь представлена 1 основным модулем (ОМ) из 2-3 УМ (Рис. 2).

В виргинильном онтогенетическом состоянии особь *Galium verum* представлен 1 ОМ с 5-8 УМ. Все побеги вегетативные, безрозеточные. При наступлении генеративного периода особь представлена 1 ОМ, где большая часть вегетативных безрозеточных побегов становится уже генеративными (Рис. 2).

Розеточная моноподиальная модель побегообразования - третья по встречаемости модель среди изученных растений.

Potentilla nivea L. - стержнекорневое травянистое многолетнее растение. Произрастает в разреженных сосновых, лиственничных лесах, по остепненным и каменистым склонам, на песках (Конспект флоры Сибири, 2005).

При прегенеративном периоде растения лапчатки белоснежной представляют собой 1 розеточный побег в виде 1 УМ с 2-9 ЭМ (Рис. 3).

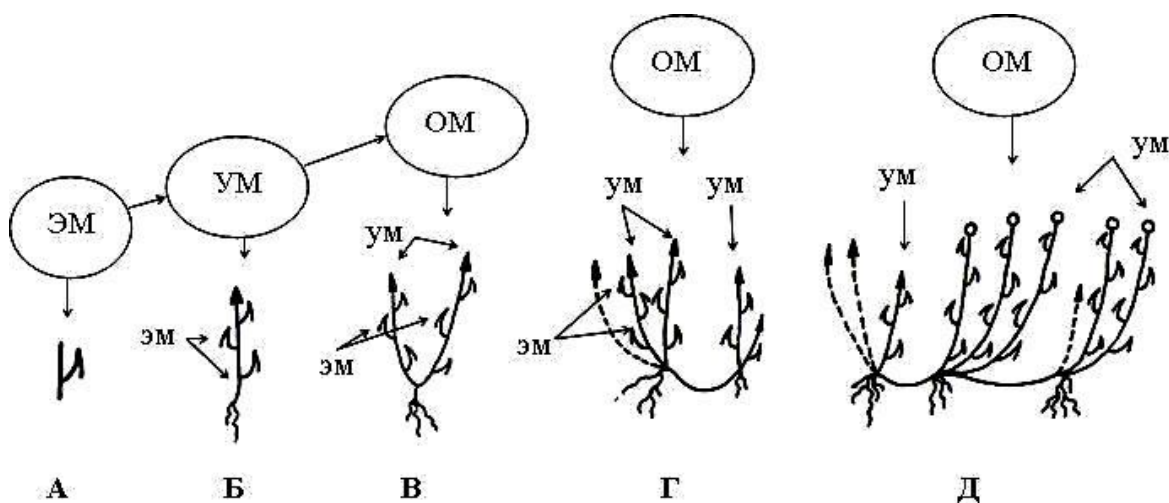


Рис. 2. Модульная организация длиннопобеговой симподиальной модели побегообразования степных растений на примере *Galium verum* L.

Условные обозначения: *А* – узел с мутовчатыми листьями; *Б* – ювенильное растение; *В* – имматурное растение; *Г* – виргинильное растение; *Д* – среднегенеративное растение.



- безрозеточный
вегетативный
побег



- полурозеточный
генеративный
побег



- отмерший
побег

Молодые генеративные растения представляют собой 1 ОМ с 8 ЭМ и с 2 УМ - генеративным розеточным побегом и материнским розеточным с 7 ЭМ. Среднегенеративные растения представляют собой 1 ОМ с 3-4 УМ и 11-12 ЭМ.

Таким образом, модели побегообразования достаточно хорошо отражают особенности морфологии онтогенетических состояний, хорошо дополняют традиционные описания онтогенетических состояний растения. Несмотря на сходство одних принципов организации, имеют достаточно большое разнообразие форм, и в дальнейшем нами степные растения будут изучаться более детально и с этой точки зрения.

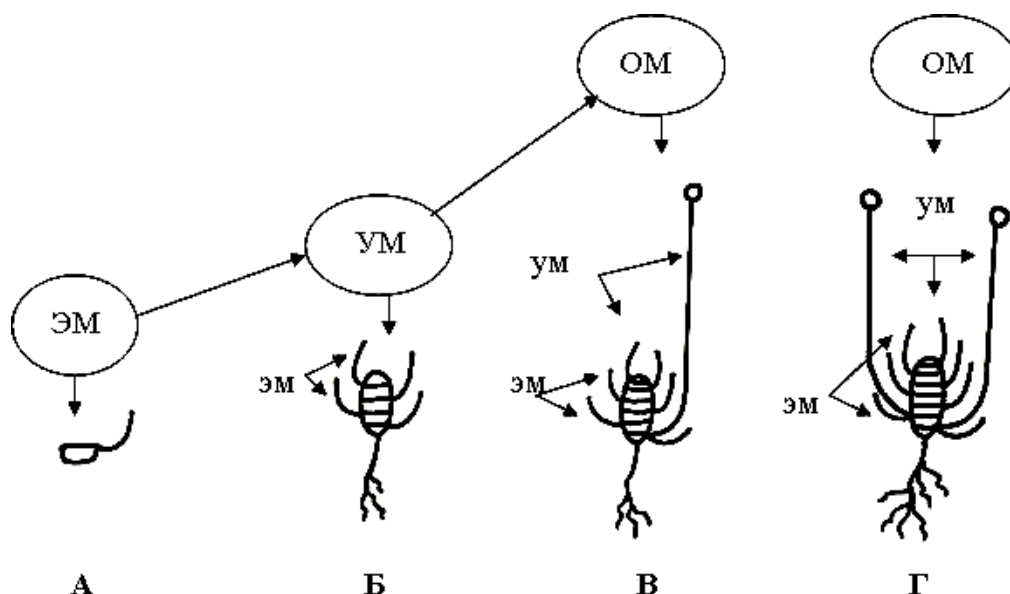
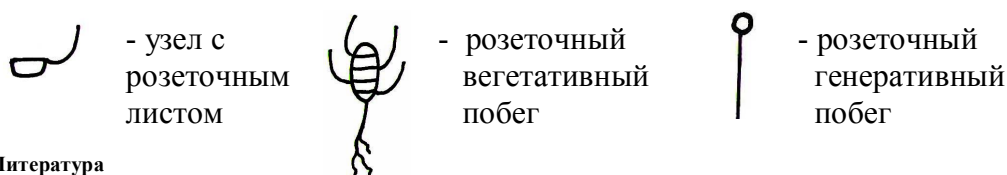


Рис. 3. Модульная организация розеточной моноподиальной модели побегообразования степных растений на примере *Potentilla nivea* L.

Условные обозначения: ЭМ – элементарный модуль; УМ – универсальный модуль; ОМ – основной модуль. А – ЭМ (розеточный лист); Б – имматурное растение; В – молодое генеративное растение; Г – среднегенеративное растение.



Литература

Антонова И. С. О модульной организации некоторых групп высших растений / И. С. Антонова, Н. Г. Лагунова // Журн. общ. биол. 1999. Т. 60, № 1. С. 49 – 59. Биоморфология растений: иллюстрированный словарь / П.Ю. Жмылев, Ю.Е. Алексеев, Е.А. Карпухина, С.А. Баландин. –М., 2005. 256 с. Гатиук Л. Е. Иерархическая система структурно-биологических единиц растительного организма, выделенных на макроморфологическом уровне // Успехи экологической морфологии растений и ее влияние на смежные науки. М.: Прометей, 1994. С. 18-19. Марфенин Н. Н. Концепция модульной организации в развитии / Н. Н. Марфенин // Журн. общ. биол. 1999. Т. 60, № 1. С. 6 – 17. Савиных Н. П. Биоморфология вероник России и сопредельных государств: автореф. дис. д-ра биол. наук / Н. П. Савиных. М., 2000. 450 с. Савиных Н. П. Модульная организация растений / Н. П. Савиных // Онтогенетический атлас растений: научное издание. Йошкар-Ола: МарГУ, 2007. Т. V. С. 15 – 34. Серебрякова Т.И. Об основных «архитектурных моделях» травянистых многолетников и модулях их преобразования //Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1977. Т. 82. №5. С. 112-128. Серебрякова Т.И. О вариантах моделей побегообразования у многолетних трав // Морфогенез и ритм развития высших растений. М.: МГПИ им. В.И. Ленина, 1987. С. 3-19.

Изменение содержания пигментов в хвое сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.), произрастающей в городских условиях

Смирнов Р. В., Воскресенский В. С., Воскресенская О. Л.

Марийский государственный университет, г. Йошкар-Ола,

12rus.ruslan@gmail.com

Среда современного большого города резко отличается от среды естественных экологических систем. Так как в городских ландшафтах растения выполняют важные средообразующие функции, проблема изучения жизнедеятельности различных видов древесных растений в

городских условиях с каждым годом приобретает большее значение. Хлороз является общим симптомом многих болезней древесных растений в условиях городской среды. Понижение содержания хлорофилла в тканях может быть обусловлено как нехваткой питательных веществ (азота, железа и магния), так и хроническим загрязнением атмосферного воздуха, избыточным содержанием тяжелых металлов и высокими температурами воздуха. Поэтому такой показатель, как пигментный состав, является одним из наиболее распространенных параметров, характеризующих фотосинтетический аппарат, а также общее состояние растения. В связи с этим целью нашей работы стало изучение содержания пигментов в хвое *P. sylvestris* в различных функциональных зонах г. Йошкар-Олы в летний период 2009 и 2010 гг.

В качестве районов исследования были выбраны различные функциональные зоны в черте города Йошкар-Олы: 1. Лесопарковая зона (ООПТ «Сосновая роща»); 2. Селитебная зона (Центральный парк культуры и отдыха им. XXX-летия ВЛКСМ); 3. Промышленная зона (ОАО «Контакт» и ОКТБ «Кристалл»).

Обычно изучается как валовое содержание хлорофиллов, так и отношение хлорофилла «а» к хлорофиллу «b». Пониженное соотношение хлорофилла «а» и хлорофилл «b» является типичным при хроническом загрязнении. При этом ученые отмечают большую устойчивость хлорофилла «b», что согласовывается с отмеченной его большой устойчивостью к неблагоприятным факторам окружающей среды (Тужилкина, 2009).

Нами был проведен сравнительный анализ температуры воздуха в летние месяцы 2009 и 2010 гг. (Табл. 1). Результаты наблюдений показали, что в 2010 году среднемесячная температура была выше на 1,1-9,1 градуса по сравнению с 2009 г.

В ходе нашей работы по изучению содержания хлорофилла «а» в хвое *P. sylvestris* была обнаружена зависимость содержания хлорофилла «а» в хвое *P. sylvestris* от местообитания и года исследования (Рис. 1).

По результатам дисперсионного анализа содержание хлорофилла «а» в хвое *P. sylvestris* из промышленной зоны, имело статистически значимую разницу по сравнению с данным показателем в хвое деревьев из лесопарковой и селитебной зон в оба года исследования. Однако в 2009 году наблюдалось более высокое содержание хлорофилла «а» у всех изученных видов по сравнению с 2010 годом.

Таблица 1.

СРЕДНИЕ ТЕМПЕРАТУРЫ ЛЕТА В 2009 И 2010 ГОДАХ, °С

Годы исследований	Декады месяца	Июнь	Июль	Август
2009 год	I декада	+20,1	+17,9	+19,3
	II декада	+25,9	+26,9	+23,0
	III декада	+21,8	+24,0	+20,2
	Среднемесячная	+22,6	+23,1	+20,9
2010 год	I декада	+20,7	+29,6	+36,0
	II декада	+20,7	+28,5	+25,5
	III декада	+29,6	+34,8	+20,1
	Среднемесячная	+23,7	+32,2	+27,2
Разница среднемесячных температур		+1,1	+9,1	+6,3

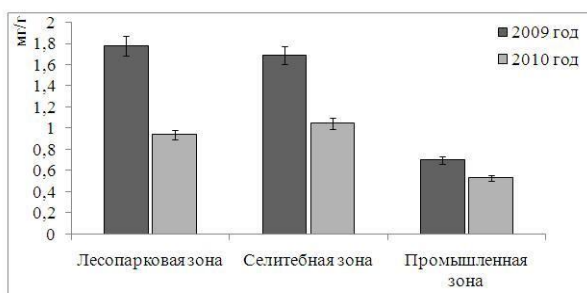


Рис. 1. Содержание хлорофилла «а» в хвое сосны обыкновенной

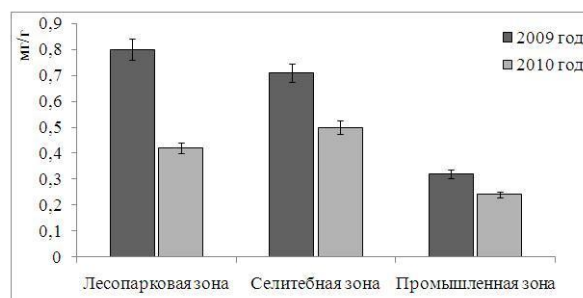


Рис. 2. СОДЕРЖАНИЕ ХЛОРОФИЛЛА «В» В ХВОЕ СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ

Аналогичная картина наблюдалась при определении содержания хлорофилла «b». Также наблюдалась зависимость содержания пигмента от местообитания и года исследования (Рис. 2). Так, отмечается значительное снижение содержания данного пигмента в промышленной зоне города, по сравнению с другими функциональными зонами города и для 2009 года исследований характерно более высокое содержание хлорофилла «b».

Как следствие, суммарное содержание хлорофиллов «а» и «b» для всех исследуемых видов имело подобное распределение (Рис. 3). Изменение соотношения хлорофиллов «а» и «b» зависит от многих внешних факторов, особенно от интенсивности освещения, а также от внутреннего состояния растительного организма, от стадии развития и колеблется в пределах от 2 до 5 (Лебедева, 1986). При оценке соотношения хлорофиллов «а» и «b» в хвое *P. sylvestris* было установлено, что статистически значимой разницы по данному

показателю в зависимости от местообитания не наблюдается ни в 2009, ни в 2010 году (Рис. 4).

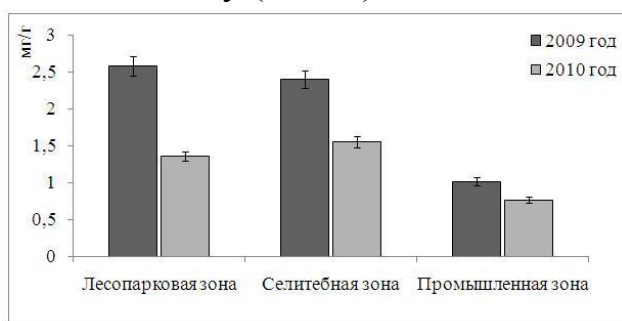


Рис. 3. Сумма хлорофиллов «а» и «b» в хвое сосны обыкновенной

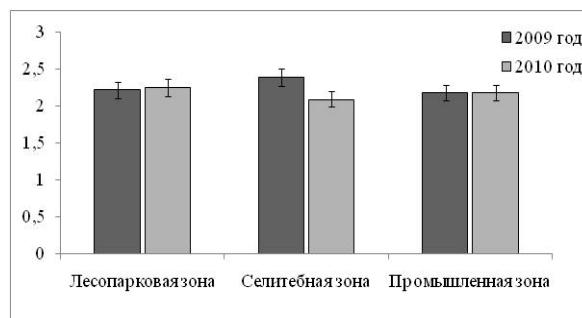


Рис. 4. Соотношение хлорофиллов «а» и «b» в хвое сосны обыкновенной

В работе В. К. Жирова и др. (2007) показано, что для всех исследованных видов соотношение между хлорофиллом «а» и «b» уменьшалось по мере возрастания техногенной нагрузки. Некоторые исследователи указывают на то, что снижение величины отношения хлорофилла «а» к хлорофиллу «b» в условиях загрязнения газообразными токсичными веществами может говорить о газоустойчивости растений (Гетко, 1989).

На скорость образования хлорофилла оказывает влияние содержание воды. Незначительный дефицит влаги приводит к замедлению образования хлорофилла. Сильное же обезвоживание вызывает полное прекращение его образования (Якушкина, 2005). Такая картина наблюдалась у изученных нами древесных растений в засушливое лето 2010 года. Следовательно, изменения в содержании пигментов, в частности снижение содержания хлорофиллов можно использовать в качестве индикаторной реакции повреждения.

Таким образом, наибольшее содержание хлорофиллов «а» и «b» в хвое сосны обыкновенной в оба года исследования обнаружено в лесопарковой зоне «Сосновая роща» и в селитебной зоне «Центральный парк культуры и отдыха XXX-летия ВЛКСМ»; наименьшее – в промышленной зоне. Содержание хлорофиллов «а» и «b» в хвое растений, произрастающих в Сосновой роще, не отличается статистически значимо от содержания хлорофиллов «а» и «b» в хвое сосны обыкновенной, произрастающих в Центральном парке культуры и отдыха XXX-летия ВЛКСМ.

Содержание хлорофиллов «а» и «b» в хвое сосны обыкновенной в 2010 году снизилось по сравнению с 2009 годом. Содержание данных

пигментов в хвое сосны обыкновенной снизилось на 50% в лесопарковой зоне, на 40% в селитебной и на 25% в селитебной.

Литература

Гетко, Н.В. Растения в техногенной среде: Структура и функция ассимиляционного аппарата / АН БССР, Центр. Ботан. Сад / Н.В. Гетко. – Минск: Наука и техника, 1989. – 208 с. Жиров В.К. Структурно-функциональные изменения растительности в условиях техногенного загрязнения на Крайнем Севере / В.К. Жиров, Е.И. Голубева, А.Ф. Говорова, А.Х. Хаитбаев; [отв. ред. Е.Е. Кислых]; Полярно – альп. ботан. сад и ин-т КНЦ РАН. – М.: Наука, 2007. – 166 с. Лебедева, Т.С. Пигменты растительного мира / Т.С. Лебедева, К.М. Сытник. – Киев: Наукова думка, 1986. – 87 с. Тужилкина, В.В. Изменение пигментной системы хвойных при длительном аэротехногенном загрязнении / В.В. Тужилкина // Экология. 2009. №4. с. 243-248. Якушкина, Н.И. Физиология растений. 2-ое изд., перераб. Н.И. Якушина. – М.: Просвещение, 2005. – 463 с.

СТРУКТУРА И ИЗМЕНЧИВОСТЬ ПОДЗЕМНЫХ ОРГАНОВ РАСТЕНИЙ В КРАЕВЫХ И ЦЕНТРАЛЬНЫХ ПОПУЛЯЦИЯХ

Таршис Л. Г., Таршис Г. И.

Уральский государственный педагогический университет,
г. Екатеринбург, tarshis@etel.ru

В настоящий период одной из актуальных проблем экологии растений является изучение адаптации видов к экстремальным условиям среды. Этой проблеме посвящено значительное количество работ, касающихся, в основном, реакции надземных вегетативных и генеративных органов растений на воздействие стрессовых экологических факторов (Шилова, 1988; Чавчавадзе, Сизоненко, 2002; и др.). Однако, подземные органы большинства видов покрытосеменных растений, обитающих в Заполярье на северной границе своих ареалов, крайне редко служат объектами сравнительных морфолого-анатомических исследований. Из-за этого чрезвычайно затруднено понимание общей стратегии адаптации магнолиофитов к экстремальным условиям среды. Поэтому нами было проведено сравнительное изучение структурных особенностей подземных органов ряда видов покрытосеменных растений, обитающих на обширной территории Уральской равнинно-горной страны, расположенной между 69⁰с.ш. – 46⁰с.ш. и протянувшейся по меридиану почти на 2500 км.

Полевые работы проводились в процессе многочисленных экспедиций в период с 1972 по 2011 гг. сначала Таршис Г.И., а затем Таршис Л.Г. Поиск и изучение популяций видов покрытосеменных растений велись на Южном, Среднем, Северном, Приполярном и Полярном Урале, а также в Зауралье. Мы также осуществляли морфологические и анатомические исследования растений, собранных в различных фитоценозах на полуострове Ямал и любезно предоставленных нам сотрудниками Института Экологии растений и

животных УрО РАН (Морозова Л.А. и др.). В типичных экотопах каждого геоморфологического района выделяли модельные ценопопуляции видов и проводили анализ их элементов (особей) согласно методам, разработанным И.Г. Серебряковым (1964), А.А. Урановым (1967, 1975), О.В. Смирновой и др. (1976). При этом у генеративных особей в пределах каждой ценопопуляции измеряли количественные и подсчитывали меристические признаки. Затем, с помощью общепринятого в ризологии траншейного метода, подземные органы у 10 генеративных особей извлекали из почвы, обычно с глубины до 1 м, а на вечной мерзлоте с глубины 10-20 см. Отмытые от почвы подземные органы у особей каждого вида измеряли, описывали, фотографировали и фиксировали в 75% этиловом спирте, после чего транспортировали из районов откопки в лабораторию, где все образцы включали в состав ризотеки. В лабораторных условиях с фиксированных образцов корней, корневищ и других подземных органов делали поперечные срезы опасной бритвой от руки. Срезы обрабатывали 1% спиртовым раствором флороглюцина, парой капель концентрированной соляной кислоты и заключали в глицерин, после чего исследовали под световым микроскопом. При этом с помощью калиброванного окуляр-микрометра измеряли размеры анатомо-топографических зон и отдельных структур корней и корневищ. Микрофотографирование срезов проводили с помощью цифровой камеры-окуляра ДСМ-510, бинокулярного микроскопа, компьютера и компьютерной программы «Minisee». Зарисовку срезов осуществляли рисовально-проекторным аппаратом РА-6. Нами был составлен анатомический атлас подземных органов ряда видов растений, представленных в краевых и центральных ценопопуляциях на Урале и в Зауралье. Результаты измерений макро- и микроструктур подвергали математической обработке традиционным способом. Для оценки внутривидовой изменчивости морфологических и анатомических признаков вегетативных органов растений рассчитывали коэффициент вариации ($CV\%$) и проводили сравнительный анализ их варьирования с помощью шкалы уровней изменчивости признаков, составленной С.А. Мамаевым (1973).

Многолетние ризологические исследования показали, что у большинства изученных видов на северной границе их ареалов стойко сохраняются характерные структурные признаки подземных органов, отражаемые с помощью структурных моделей (Таршис Л., 2007). В краевых ценопопуляциях видов, обнаруженных на полуострове Ямал и на Полярном Урале, при сравнении с одновозрастными особями тех же видов из центральных ценопопуляций (Средний Урал) были выявлены тенденции

миниатюризации размеров надземных и подземных органов, уменьшения поперечного сечения анатомо-топографических зон и отдельных микроструктур корней и корневищ (Табл. 1,2,3). Например, максимальная высота генеративных особей Чемерицы Лобеля (*Veratrum lobelianum* Bernh.) в краевой ценопопуляции (Полярный Урал, подгольцовый пояс) достигает 61,3 см, а в центральной ценопопуляции (Средний Урал, смешанный лес) составляет 120,5 см. В краевых ценопопуляциях видов с Ямала и Полярного Урала было отмечено незначительное варьирование размеров макро- и микроструктур подземных органов.

Таблица 1.

Варьирование размеров и количества микроструктур в корнях генеративных особей Чемерицы Лобеля из центральной и краевой ценопопуляций на Урале

Показатель и	Средний Урал (1)		Полярный Урал (2)	
	M+m	CV%	M+m	CV%
Радиус (мм)	Корня			
	1,69± 0,006	3,5	0,81± 0,002	0,9
	Стелы			
	0,29± 0,004	4,3	0,15± 0,001	2,3
	Коры			
	1,4 ±0,006	13,1	0,66± 0,002	0,9
Количество (шт)	Протоксиленных полюсов			
	14,1± 0,1	2,3	8,2± 0,1	3,9
	Тяжел флоремы			
	13,8±0,1	2,4	8,2± 0,1	3,9
	Трахеальных элементов			
	96,1± 1,2	2,8	59,9± 0,5	0,5
Диаметр (мкм)	Тяжел флоремы			
	90,0± 1,8	6,2	58,0± 0,2	1,0
	Клетки паренхимы коры			
	70,0± 2,0	8,6	62,0± 0,5	2,7
	Крахмального зерна			
	12,0± 0,1	2,8	7,6± 0,1	0,4

Подобную миниатюризацию анатомо-топографических зон в столоновидных корневищах обнаруживают генеративные особи из краевых ценопопуляций, расположенных на северном пределе уральской части ареалов видов грушанковых (*Pyrolaceae* Dumort.).

Сравнительный анатомо-морфологический анализ подземных органов генеративных особей видов, принадлежащих к одному семейству и произрастающих в сходных экологических условиях, позволяет установить характерные для представителей таксона особенности адаптации к экстремальным условиям среды. Например, в придаточных корнях четырех видов из семейства Лютиковые (*Ranunculaceae* Juss.), произрастающих в

краевых ценопопуляциях на полуострове Ямал, установлены: слабая камбиальная активность и способность к вторичному росту, низкий уровень варьирования размеров топографических зон и отдельных микроструктур и длительная сохранность первичной коры в корнях, превосходящих ширину стелы в 4,7 – 6,3 раза.

Таблица 2.

Варьирование размеров топографических зон корневищ у видов грушанковых в центральных и краевых ценопопуляциях на Урале

Виды	Топографические зоны корневищ	Показатели			
		Средний Урал		Полярный Урал	
		$M \pm m$ (в мкм)	CV%	$M \pm m$ (в мкм)	CV%
Orthilia secunda	Первичная кора	358,4 ± 7,5	6,3	128,8 ± 4,5	10,6
	Стела	494,2 ± 6,0	3,7	217,0 ± 4,5	6,3
	Луб	75,6 ± 1,5	6,0	54,6 ± 1,5	8,3
	Древесина	215,6 ± 4,5	6,3	75,6 ± 1,5	6,0
	Сердцевина	203,0 ± 4,5	6,7	86,8 ± 1,5	5,2
Pyrola rotundifolia	Первичная кора	429,8 ± 15,1	10,5	390,6 ± 15,1	11,6
	Стела	403,2 ± 3,0	2,3	282,8 ± 3,0	3,2
	Луб	61,6 ± 1,5	7,4	72,8 ± 1,5	6,2
	Древесина	194,6 ± 3,0	4,7	138,6 ± 1,5	3,3
	Сердцевина	147,0 ± 3,0	6,2	71,4 ± 1,5	6,4
Moneses uniflora	Первичная кора	243,6 ± 7,6	9,3	175,0 ± 6,0	10,4
	Стела	257,6 ± 4,5	5,3	189,0 ± 6,0	9,6
	Луб	72,8 ± 1,5	6,2	57,4 ± 3,0	15,8
	Древесина	92,4 ± 1,5	4,9	65,8 ± 1,5	6,9
	Сердцевина	92,4 ± 1,5	4,9	65,8 ± 1,5	6,9

Таблица 3.

Варьирование размеров топографических зон и отдельных микроструктур корней у видов семейства Лютиковые на полуострове Ямал

Виды	Размеры (мкм)						Index r^1/r^2
	Радиус корня $M \pm m$ (C%)	Радиус коры (r^1) $M \pm m$ (C%)	Радиус стелы (r^2) $M \pm m$ (C%)	Клетки коры (max) M (C%)	Сосуда метаксилемы (max) M (C%)	Полости Аэренхимы (max) M (C%)	
<i>Ranunculus lanuginosiformis</i>	640±7 4%	528±7 4%	112±2 4%	59 9%	31 -	153 29%	4,7
<i>Ranunculus lapponicus</i>	474±3 2%	397±3 3%	77±2 6%	66 2%	15 -	131 23%	5,1
<i>Ranunculus Pallasii</i>	663±9 5%	574±8 4%	89±2 6%	65 8%	15 -	256 18%	6,5
<i>Caltha Palustris</i>	773±13 5%	667±11 5%	106±3 9%	65 8%	15 -	168 18%	6,3

Сравнительный анализ структурных особенностей подземных органов покрытосеменных травянистых многолетников из разных условий обитания

позволил сделать следующий вывод: в экстремальных условиях высоких широт у видов, принадлежащих к различным таксонам и жизненным формам, стратегия адаптации проявляется в миниатюризации не только надземных, но и подземных органов и их структур, при сохранении анатомических особенностей («структурных моделей») этих органов.

Литература

Воронин Н.С. Руководство к лабораторным занятиям по анатомии и морфологии растений. М.: Просвещение, 1972. 160 с.
Мамаев С.А. Формы внутривидовой изменчивости древесных растений (на примере семейства Pinaceae на Урале). М., 1973. 284 с.
Серебряков И.Г. Жизненные формы высших растений и их изучение // Полевая геоботаника. М.:Л., 1964. Т.3. С.164-205. Смирнова О.В., Заугольнова Л.Б., Ермакова И.М. и др. Ценопопуляции растений (основные понятия и структура). –М.: Наука, 1976. 217 с.
Таршиш Л.Г. Анатомия подземных органов высших сосудистых растений. Екатеринбург: Изд-во УрО РАН, 2007. 221 с. Уранов А.А. Онтогенез и возрастной состав популяций (вместо предисловия). –В кн.: Онтогенез и возрастной состав популяций цветковых растений. –М.: Наука, 1967. С. 3. Уранов А.А. Возрастной спектр фитоценопопуляции как функция времени и энергетических волновых процессов // Биол.науки. 1975. Т. 45, № 2. Чавчавадзе Е.С., Сизоненко О.Ю. Структурные особенности древесины кустарников и кустарничков арктической флоры России. СПб., 2002. 272 с. Шилова Н.В. Ритмы роста и пути структурной адаптации тундровых растений. Л., 1988. 212 с.

НЕКОТОРЫЕ ОСОБЕННОСТИ РАСПРОСТРАНЕНИЯ ЛОБАРИИ ЛЕГОЧНОЙ (*LOBARIA PULMONARIA* (L.) HOFFM) НА КОЛОГРИВСКОМ УЧАСТКЕ ЗАПОВЕДНИКА «КОЛОГРИВСКИЙ ЛЕС» им.М.Г. СЕНИЦЫНА».

Терентьева Е. В., Нестерова С.А.

ФГУ ГПЗ «Кологривский лес» им. М.Г. Сеницына

Костромской лесомеханический колледж.

Мониторинг состояния редких и исчезающих видов является первостепенной задачей всех природных заповедников. Качественные многолетние наблюдения возможны на этих территориях благодаря особому режиму охраны. Заповедник «Кологривский лес» им. М.Г. Сеницына» сравнительно молод, он был организован в 2006 году. Кологривский участок заповедника занимает площадь 48094,6 га. На достаточно компактной территории представлены два типичных для Верхневолжской провинции ландшафта: один ледникового генезиса, другой - смешанного ледникового и водно-ледникового. Территория относится к южной тайге, неморально-бореальной полосе восточноевропейских лесов (Восточно-европейские леса..., 2004). Основная площадь заповедника представлена зарастающими вырубками разного возраста. Особо ценным участком (918 га.) является массив коренного южно-таежного леса. Лесные сообщества там сохранились без каких-либо следов нарушения их развития и поэтому считаются эталонными.

На данном этапе работы заповедника особое внимание уделяется закладке постоянных пробных площадей и маршрутов, основы для

дальнейшего проведения наблюдений за редкими видами. В качестве объекта для работы был выбран довольно яркий и заметный вид лишайника, занесенный в Красную книгу Российской Федерации – Лобария легочная (*Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm).

На данном этапе работы была поставлена цель - изучить местообитания лишайника *Lobaria pulmonaria* на участке коренного леса и прилегающих к нему вырубках разных лет.

Работы были проведены в сентябре 2010 года, при участии учащихся Костромского лесомеханического колледжа. Учет проводился маршрутным методом. Учитывались стволы деревьев, на которых произрастал лишайник, находящиеся не более 15 м от линии маршрута (предел видимости талломов небольшого размера). Всего было пройдено 14,7 км, из них 5,5 км в коренном лесу, сохранившемся в квартале 75 и 9,2 км в производных смешанных лесах, на месте вырубок. При описании найденного лишайника определялись: видовая принадлежность форофита, диаметр ствола, высота крепления, экспозиция таллома на стволе, стадии развития таллома, состояние коры. При обнаружении лишайника давалось определение типа леса, производилась привязка учтенного дерева-носителя к координатной сети с помощью GPS-навигатора, производилась фотосъемка найденного объекта. Кроме того, в квартале 75 (коренной лес) были заложены две постоянных пробных площади в месте наибольшего скопления лобарии. Описания лишайника на площадке проводились по тем же параметрам.

По результатам маршрутных учетов, встречаемость лобарии в коренных ельниках составила 35,5 встреч на км маршрута. Всего в коренных лесах учтено 195 деревьев носителей лишайника. Из них 67 - липа мелколистная (*Tilia cordata* Mill.), 112 - рябина обыкновенная (*Sorbus aucuparia* L.), 8 - клен остролистный (*Acer platanoides* L.), 6 - вяз шершавый (*Ulmus glabra* Huds.), 2 -ель финская (*Picea x finnica* (Regel) Kom.). На обследуемой нами территории произрастали и другие породы деревьев, которые могли стать потенциальным субстратом для талломов лишайника - это осина (*Populus tremula* L.), ива козья (*Salix carpea* L.). Так, некоторые отечественные исследователи отмечают приуроченность лобарии именно к этим видам (Истомина, 2008; Михайлова, 2005 и др.).

Встречаемость деревьев носителей в производных лесах значительно ниже – 3 встречи на 1 км маршрута (на липе - 13, рябине - 12, клене - 1, вяз шершавый – 1, иве – 1). Но, по-видимому, и это значение для рубленых лесов несколько завышено, т.к. основными носителями лишайника были

деревья, оставленные после рубки леса, так называемые недорубы. Так, например, один из маршрутов по производным лесам проходил по пойме притока р.Ворнюх и многие деревья, которые являлись носителями лобарии, находились на нижней и средней террасе, и не были затронуты рубкой, поэтому показатели встречаемости лобарии на этом маршруте были близки к таковым в старовозрастных коренных лесах. Отсюда можно предположить, что в производных лесах, после первой рубки, лобария еще может находиться на старых, не затронутых рубкой деревьях. А в молодых производных лесах, после второй и последующей рубок, найти ее практически невозможно. Это связано с ее биологическими особенностями (Михайлова, 2005).

Таким образом, в результате работы было заложено две постоянных площадки и шесть постоянных маршрутов для ведения экологического мониторинга на территории Кологривского участка заповедника. Было выяснено, что лобария легочная тяготеет больше к нетронутым длительное время местообитаниям, что согласуется с данными многих исследований. В качестве субстрата, чаще всего попадали такие деревья, как рябина и липа. В дальнейшем проводимые исследования должны быть направлены на оценку состояния популяции *Lobaria pulmonaria*, а работы по экологическому мониторингу должны нести долгосрочный и постоянный характер.

Литература

Восточноевропейские леса: история в голоцене и современность / Под. ре. О.В. Смирновой- М.: Наука.- 2004. Кн. 2.- 579с.
Красная Книга Российской Федерации (растения, грибы):М., 2008. 854с. Михайлова И.Н. Анализ субпопуляционных структур эпифитных лишайников (на примере *Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm.) .) // VIII Всероссийский популяционный семинар "Популяции в пространстве и времени", Вест. ННГУ, 2005. № 1 (9). С. 124–134.

АНАЛИЗ ИНТЕНСИВНОСТИ ФОТОСИНТЕЗА РАСТИТЕЛЬНОСТИ ЛИСТВЕННИЧНОГО ПОЛОГА В ЦЕНТРАЛЬНОЙ ЯКУТИИ

Терентьева М. П.

Институт биологических проблем криолитозоны СО РАН, г. Якутск
t_marina_ibps@mail.ru

Одной из характерных экологических особенностей фотосинтеза растений Якутии является продолжительный период ассимиляции углекислого газа во время длинного северного дня. У местных видов растений при длинном фотопериоде фотосинтез идет круглосуточно и его продуктивность выше, чем у растений, произрастающих в условиях

средней полосы России. Это было подтверждено исследованиями в меридиональном разрезе (Горбунова, 1957; Максимов, 2005 а,б).

Цель данной работы – изучение фотосинтеза растений полого лиственничного леса.

Исследования были проведены на научной станции "Спасская падь" Института биологических проблем криолитозоны СО РАН, которая расположена в 30 км севернее города Якутска (N62°15'18", E129°37'08"). Климат в Якутске резко континентальный; среднегодовая температура воздуха -10,4°C, с абсолютным минимумом в -57,1°C. Среднегодовые дождевые осадки 213 мм.

Нами проведено сравнительное исследование фотосинтетической активности древесных, кустарниковых, кустарничковых и полукустарниковых видов (*Betula platyphylla* Sukacz., *Salix bebbiana* Sarg., *Alnus hirsuta* (Spach) Rupr., *Rosa acicularis* Lindl., *Pyrola incarnata* Fisch.ex D.C., *Arctous erythrocarpa* Small., *Vaccinium vitis-idaea* L.).

Измерения физиологических параметров производились при помощи газоанализатора Li-Cor 6400 ("Li-Cor Inc." Lincoln, USA).

Общие закономерности фотосинтеза у растений криолитозоны в Центральной Якутии описаны в работах (Maximov et al., 1995; Tabuchi et al., 1994; Koike et al., 1996; Vygodskaya et al., 1997; Fujita et al., 1998; Koike et al., 1998; Максимов, 2003).

Данные по изученным нами видам в целом подтверждают выявленные в выше приведенных работах закономерности и могут быть охарактеризованы следующим образом: в весенний период (в мае, июне) после перезимовки у растений происходит формирования листа и фотосинтетического аппарата. После полного развертывания листьев у изучаемых растений в связи с оптимальной работой всей фотосинтетической системы повышаются показатели фотосинтеза.

В течение всего вегетационного периода более устойчивое и активное возрастание фотосинтеза наблюдается у древесных видов (*Betula platyphylla*, *Salix bebbiana*, *Alnus hirsuta*), далее у кустарника (*Rosa acicularis*), кустарничков (*Arctous erythrocarpa*, *Pyrola incarnata*, *Vaccinium vitis-idaea*).

В июне и июле высокие показатели фотосинтеза отмечаются у древесных видов растений, далее у кустарников *Rosa acicularis*, *Arctous erythrocarpa*. Низкие величины светового насыщения в июне наблюдается у *Vaccinium vitis-idaea* и *Pyrola incarnata*. В июле соотношение становится

иным. У полукустарничка *Vaccinium vitis-idaea* в июле наблюдается активность фотосинтеза, которая продолжает увеличиваться в августе.

У растений полога лиственного леса имеются виды с различными возможностями усвоения солнечной энергии. При этом они имеют разную активность при достижении $A_{\text{макс}}$ (максимального фотосинтеза), например: у *Betula platyphylla* в июне $A_{\text{макс}}$ достигает при 1000 ФАР с величиной показателя $9,3 \text{ мкмоль м}^{-2}\text{с}^{-1}$, в июле и августе при 1500 ФАР с показателями $12,8 \text{ мкмоль м}^{-2}\text{с}^{-1}$ и $8,9 \text{ мкмоль м}^{-2}\text{с}^{-1}$. У *Salix bebbiana* в июне при 1500 ФАР с показателем $8,5 \text{ мкмоль м}^{-2}\text{с}^{-1}$, в июне достигает плато уже при 500 ФАР с показателем $8,4 \text{ мкмоль м}^{-2}\text{с}^{-1}$ и далее наблюдается постепенное снижение активности фотосинтеза, а в августе $A_{\text{макс}}$ достигает при 1000 ФАР. У *Alnus hirsuta* $A_{\text{макс}}$ имеет нарастающую форму с июня по август. У кустарникового вида *Rosa acicularis* $A_{\text{макс}}$ имеет убывающую форму, в июне и июле достигает при 100 ФАР с показателями $5,9 \text{ мкмоль м}^{-2}\text{с}^{-1}$ и $4,7 \text{ мкмоль м}^{-2}\text{с}^{-1}$, а в августе достигает при 1500 с наименьшими показателями фотосинтеза ($2,0 \text{ мкмоль м}^{-2}\text{с}^{-1}$) в пологе леса.

Таблица 1

Показатели интенсивности фотосинтеза (ИФ) изучаемых видов в различных вариантах использования ФАР у растений лиственного леса в 2005 году

Вид	Месяц	Варианты освещенности ФАР/ИФ $\text{мкмоль м}^{-2}\text{с}^{-1}$					
		20	50	200	500	1000	1500
<i>Betula platyphylla</i>	Июнь	0,5	2,3	7,4	9,1	9,5	9,3
	Июль	0,9	2,5	7,9	11,0	12,4	12,8
	Сентябрь	0,5	2,4	4,0	8,5	8,8	8,9
<i>Salix bebbiana</i>	Июнь	0,3	2,1	6,7	8,1	8,4	8,5
	Июль	0,7	2,3	6,6	8,4	8,1	8,0
	Август	0,8	2,1	3,7	5,1	5,2	5,2
<i>Alnus hirsuta</i>	Июнь	0,1	1,9	5,8	7,9	7,9	7,2
	Июль	0,6	2,4	6,4	8,0	8,4	7,5
	Август	0,4	0,5	2,9	4,5	5,6	5,7
<i>Rosa acicularis</i>	Июнь	0,3	1,5	4,7	5,8	5,9	5,3
	Июль	0,7	1,7	4,0	4,4	4,7	4,7
	Август	0,6	1,5	1,7	1,8	1,8	2,0
<i>Pyrola incarnata</i>	Июнь	0,3	1,2	2,4	2,6	2,8	2,9
	Июль	0,3	1,1	1,7	1,6	1,4	1,5
	Август	0,4	1,1	2,4	2,9	3,0	2,8
<i>Arctous erythrocarpa</i>	Июнь	0,1	0,7	2,7	3,7	4,4	4,7
	Июль	0,6	2,0	5,2	5,7	5,9	6,0
	Август	0,5	1,3	3,3	4,3	4,4	4,5
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	Июнь	0,0	0,7	2,7	3,6	3,7	3,7
	Июль	0,0	1,2	4,3	5,3	5,5	5,6
	Август	0,3	1,3	3,6	6,4	7,8	7,9

У *Pyrola incarnata* в июне $A_{\text{макс}}$ достигает при 1500 ФАР, в июле при 500 ФАР и в августе при 1000 ФАР. У этого вида $A_{\text{макс}}$ может достигнуть в разных вариантах освещенности, так как вид теневыносливый, не очень прихотлив к освещенности. У полукустарничка *Vaccinium vitis-idaea* в июне

$A_{\text{макс}}$ достигает при 1000 ФАР со значением $3,7 \text{ мкмоль м}^{-2}\text{с}^{-1}$, в июле и августе при 1500 ФАР со значениями 5,6 и $7,9 \text{ мкмоль м}^{-2}\text{с}^{-1}$. У этого вида максимальная интенсивность фотосинтеза имеет нарастающий характер с июня по август, это может быть связано с его фенологическими особенностями.

Показатели $A_{\text{макс}}$ у *Betula platyphylla* в 2004 году отмечаются в июне со значением $6,0 \text{ мкмоль м}^{-2}\text{с}^{-1}$ при 600 ФАР, в 2006 - в июле отмечаются при 1020 ФАР со значением $7,6 \text{ мкмоль м}^{-2}\text{с}^{-1}$. У *Salix bebbiana* максимальные показатели фотосинтеза отмечаются в 2004 году в июне со значением $10 \text{ мкмоль м}^{-2}\text{с}^{-1}$, а в 2006 году в июле – $8,7 \text{ мкмоль м}^{-2}\text{с}^{-1}$. Аналогичные показатели у теневыносливого вида *Alnus hirsuta* свидетельствуют о том, что в 2006 году активность фотосинтеза интенсивнее, чем в 2004 году.

У кустарника *Rosa acicularis* $A_{\text{макс}}$ в 2004 году отмечается в июне со значением $7,1 \text{ мкмоль м}^{-2}\text{с}^{-1}$ при ФАР 600, в 2006 году – $4,8 \text{ мкмоль м}^{-2}\text{с}^{-1}$.

У подстилающих видов полога леса *Pyrola incarnata*, *Arctous erythrocarpa*, *Vaccinium vitis-idaea* в 2004 году показатели $A_{\text{макс}}$ отмечаются более высокими показателями, чем в 2006 году.

В 2004 году $A_{\text{макс}}$ у ряда изученных нами растений (*Betula platyphylla*, *Salix bebbiana*, *Alnus hirsuta*, *Rosa acicularis*, *Vaccinium vitis-idaea*) отличается высокими показателями в июне, после чего наблюдается постепенное снижение показателей $A_{\text{макс}}$ до конца вегетационного периода. У *Arctous erythrocarpa*, *Pyrola incarnata* этот показатель постепенно повышается в июле, т.е. максимум приходится на середину вегетационного периода.

Во влажный 2006 год у *Pyrola incarnata*, *Vaccinium vitis-idaea* показатели $A_{\text{макс}}$ наивысшие в июне, после чего наблюдается постепенное снижение вплоть до конца вегетационного периода. У других нами изученных растений *Betula platyphylla*, *Salix bebbiana*, *Alnus hirsuta*, *Rosa acicularis*, *Arctous erythrocarpa*, в показателе максимальной интенсивности фотосинтеза имеет пик своего годовичного развития в июле.

Результаты наших исследований свидетельствуют о том, что значение ИФ у изученных нами растений в общей сложности было наивысшим в засушливый 2004 год, а наименьшим во влажный 2006 год. Но у некоторых видов, как *Betula platyphylla*, *Alnus hirsuta* в обоих годах показатели ИФ были наивысшие, что говорит о хорошей приспособленности данных видов.

Литература:

Горбунова Г.С. К вопросу о фотосинтезе растений в условиях Центральной Якутии // Известия Восточных филиалов АН СССР. – 1957. - № 1. – С. 121-129. Максимов Т.Х., Долман А.И., Мурс Э.И., Ота Т., Сугимото А., Иванов Б.И. Параметры круговоротов углерода и воды в лесных экосистемах криолитозоны // Доклады РАН. – 2005а. – Т.404, №8. – С. 684-686. Максимов Т.Х., Иванов Б.И. Мониторинг состояния мерзлотных экосистем: "Спаская падь", Якутск // Сибирский экологический журнал. – 2005б. – Т.12, №4. – С. 777-781. Tabuchi R., Koike T., Maximov T.C., Ivanov B.I. and Takahashi K. Gas exchange measurements on some major tree species in Siberian permafrost region in summer // Interim report on joint research project "Carbon storage and carbon dioxide budget in forest ecosystems" between Japan and Russia. – FFPRI, Sapporo. 1994. P.47-51. Koike T., Lei T.T., Tabuchi R., Maximov T.Chr.,

Takhashi K. and Ivanov B.I. Comparison between the photosynthetic capacity of Siberian and Japanese white birch raised under elevated CO₂ and temperature. Tree Physiology. 1996. V.16. P.381-386. Vygodskaya N. et al. Leaf conductance and CO₂ assimilation of Larix gmelinii growing in east Siberian boreal forest. Tree physiology 17-P. 1997.607-615. Fujita N., Yanagisawa N. and Sugimoto A.. Domination of an East-Siberian taiga around Yakutsk by Larix gmelinii, a deciduous conifer, supported by leafing phenology, photosynthetic characteristics and water use efficiency // Activity report of GAME-Siberia. 1998. No.14. P.81-84. Koike T., Mori S., Matsuura Y., Prokushkin S.G., Zyryanova O.A., Kajimoto T., Sasa K. and Abaimov A.P. Shoot growth and photosynthetic characteristics in larch and spruce affected by temperature of the contrasting north- and south-facing slopes in eastern Siberia // Proc. 7th Joint Siberian Permafrost Studies. 1998. P.3-12. Maksimov A.P. A brief review of larch net-photosynthesis investigations in Central Yakutia // Influence of climatic and ecological changes on permafrost ecosystems.-Yakutsk.2003. P.87-100

ОЦЕНКА ЖИЗНЕСПОСОБНОСТИ ПОПУЛЯЦИЙ *ORCHIS MILITARIS* L.

Фардеева М. Б., Лукоянова С. В., Куприянов О. Е.

КФУ Казанский (Приволжский) Федеральный университет,
orchis@inbox.ru

Орхидные (*Orchidaceae*) одно из самых интересных семейств среди покрытосеменных растений. Повышенное внимание многих исследователей к семейству определяется не только его декоративными качествами, но и особенностями биологии: наличием недифференцированного зародыша, вторичного покоя, микосимбиотрофизма. В силу этих особенностей орхидеи являются одним из наиболее уязвимых компонентов в растительных сообществах (Аверьянов, 2000). В настоящее время в нашей республике семейство Орхидных представлено 30 видами, 27 из которых занесены в Красную книгу Республики Татарстан (Красная книга РТ, 2006).

Данные по состоянию ценопопуляций видов орхидных необходимы для уточнения состояния редких видов растений на участках различного природопользования и произрастания для ведения Красной книги Республики Татарстан, а также для выяснения механизмов устойчивости видов и жизнеспособности их популяций в динамичных экологических условиях. В качестве объектов исследования были выбраны ценопопуляции (ЦП) Ятрышника шлемоносного *Orchis militaris* L., произрастающие в различных условиях. Геоботанические описания проводились по общепринятым методам, выделялся тип ассоциаций по доминирующим видам. На пробных площадках определялись онтогенетические группы *O. militaris* L. (Фардеева, 2002) и проводились популяционные исследования по общепринятым методам анализа популяционной структуры (Ценопопуляции, 1976, 1988). Всего было изучено 5 ценопопуляций (на пробных площадках в 100 м²) в 2009 г. и одна ЦП в течение 20 лет. Анализ состава, структуры и состояния ценопопуляций проводился по основным популяционным параметрам: численность, плотность, возрастная структура и их динамика. Определение жизненного состояния особей

проводилось на основе морфометрических показателей генеративных возрастных групп. Для этого в каждой ЦП у 20 генеративных особей измеряли длину и ширину среднего листа, число листьев, площадь среднего листа (т.е. параметры ассимиляционной поверхности), высоту растения, длину кисти, число цветков. Данные морфометрических показателей анализировали на основе математической статистики.

Первоначально изучалась поливариатность морфологических признаков в ценопопуляциях, произрастающих в разных условиях – зарастающий лесом склон (ЦП1 – 1990 г.; ЦП2 2010), оползневый участок (ЦП3), опушка липняка (ЦП4), сенокосный луг (ЦП6), заболоченный луг (ЦП7) (Рис 1; 2).

Поливариантность морфологических признаков (высоты побега и длины кисти) в разных ценопопуляциях значительная (CV - 19-25%), что обусловлено эколого-фитоценоотическими условиями. Наименее благоприятные экотопы складываются в крайних условиях освещенности и влажности: зарастание склона лесом приводит к резкому снижению освещенности хотя условия влажности достаточные; на оползневом участке при полной освещенности, сказывается недостаток влаги. Это в целом приводит к снижению высоты и особенно длины кисти в подобных условиях. И только в условиях лугово-опушковых сообществ все выбранные параметры вида (также площадь среднего листа, количество цветов) наибольшие.

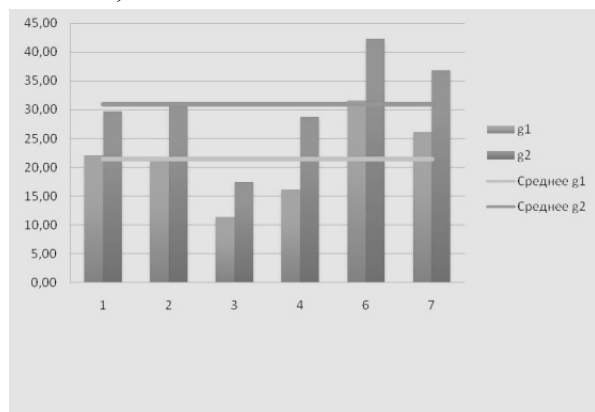


Рис.1. Средние параметры высоты побега *O. militaris* в различных условиях произрастания.

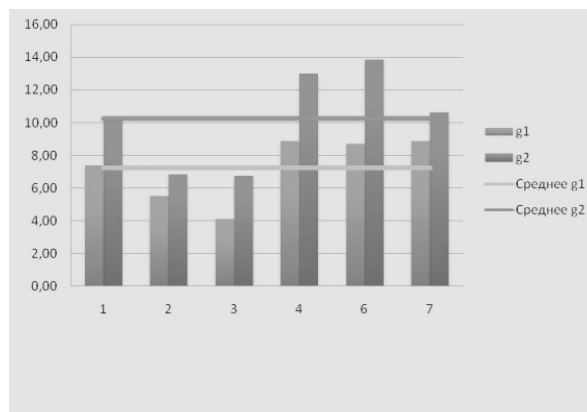


Рис.2. Средние параметры длины кисти *O. militaris* в различных условиях произрастания.

Изменение морфологических параметров особей *O. militaris* за 20 лет в одной и той же ЦП (ЦП1; 2) незначительны по высоте побега и площади среднего листа. Однако выявлено, что при зарастании склона лесом в

течение 20 лет снизилась освещенность, что сказалось на репродуктивных органах и в целом на численности.

Далее мы изучили динамику численности, плотности и возрастной структуры ценопопуляции *O. militaris* за период 1988-2010 гг. в условиях постепенного зарастания склона лесом (Рис.3).

За 22-летний период отмечается сокращение численности вида с 204 особей в 1988 г. до 42 в 2010 г., характер изменчивости общей численности большой (37,7%) и очень большой у группы ювенильных (61,7%) и сенильных (77,4%) особей. Сильное варьирование численности обусловлено постепенным изменением условий обитания – зарастанием склона, снижением освещенности, увеличением влажности и в целом сокращением территории, вызванных разливом реки из-за образования бобровой плотины с 2001 года.



Рис. 3. Динамика численности *O. militaris* с 1988 по 2010 г.

Динамика плотности, как и динамика численности по годам, резко снижается по всем возрастным группам, что обусловлено изменением фитоценоотических и экологических условий. Далее рассчитали базовый спектр для популяции за период исследований 1988-2010 г.г. (Рис.4.).

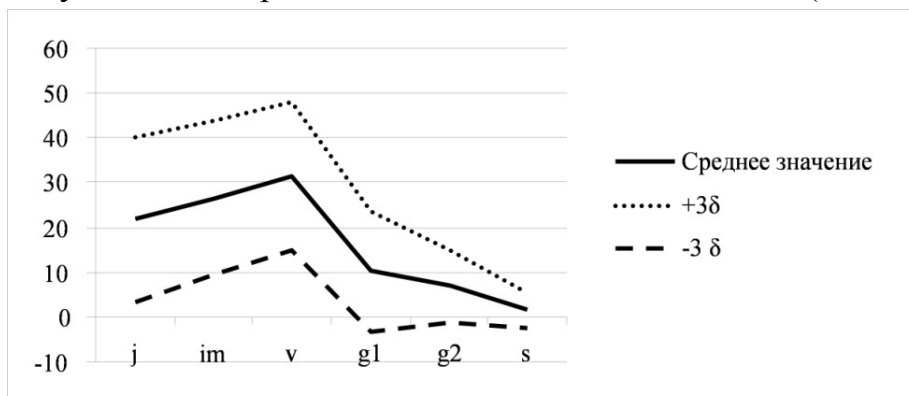


Рис.4. Базовый спектр *O. militaris*.

В целом возрастной спектр *O. militaris* в динамике за 22 года остается левосторонним и полночленным, т.е. соответствует типу жизненной формы и остается стабильным, несмотря на ухудшение условий произрастания, снижению численности и плотности. Основным механизмом устойчивости является высокая семенная продуктивность.

На основе проведенных исследований по морфометрическим признакам вегетативных и репродуктивных органов мы разработали шкалу жизненности для *O. militaris*. В 6-тибалльной шкале жизненности *O. militaris* более мощные особи характеризуют высший балл жизненности (балл 6), менее мощные – низший (балл 1), все остальные особи распределились по признаку жизненности в промежутке между этими баллами. Ниже приведены биометрические показатели жизненности, на этапе завершения фазы плодоношения зрелой генеративной группы (Табл. 1.).

Таблица 1.

Шкала жизненности зрелых генеративных особей (g_2) *O. militaris*

Баллы	Высота побега, см	Площадь общей листовой поверхности, см ²	Количество цветков, шт
6	45 и более	60 и более	35 и более
5	45-40	60-55	35-30
4	40-35	55-50	30-25
3	35-30	50-45	25-20
2	30-21	45-40	20-15
1	20 и менее	40 и менее	15 и менее

На основе этих данных была составлена сводная таблица жизненности особей и ценопопуляций *O. militaris* в различных эколого-ценотических условиях. Зрелые генеративные особи *O. militaris*, как более стабильные и устойчивые к изменению условий среды, в основном имеют 3-4 балл жизненности, их доля варьирует в ЦП от 20-70 %. Особи, имеющие повышенный и высший балл жизненности (5-6), встречаются только на влажных открытых лугах, их доля 50%. Особи, находящиеся в критическом и низком жизненном состоянии, составляют 30% на оползневых участках и 11% на лесных. Жизненное состояние ценопопуляций *O. militaris* в большей степени зависит от климатических условий, характеристики местообитания и от эдафоографических факторов.

На основании биометрического анализа выявлены достоверные различия по ряду признаков: более крупные особи с большим числом цветков (в среднем до 40 цветков у g_2) отмечаются в луговых фитоценозах, чуть ниже, с меньшим числом цветков (в среднем 25 цветков

g₂), встречаются в лесных сообществах, самые мелкие на оползневых участках (в среднем 11 цветков у g₂).

Динамика численности и плотности сильно варьирует как в условиях разных фитоценозов, так и по годам в одной и той же ЦП. Наибольшая численность, как и плотность, отмечается в луговых фитоценозах (150-250 особей на 100 м²), наименьшая в лесных (45 особей). При зарастании склона лесом и изменении условий освещенности численность *O. militaris* резко снижается. Характер изменчивости общей численности большой - 37,7% ; очень большой у группы ювенильных (61,7%) и сенильных (77,4%) особей. За 22 года отмечается сокращение численности вида с 204 особей в 1988 г. до 42 в 2010 г.

На основе корреляции численности и климатических факторов выявлено, что тесной зависимости нет, скорее всего, на снижение численности влияет изменение эколого-фитоценологических условий в результате снижения освещенности.

Самым стабильным популяционным параметром является возрастной спектр. Во всех ЦП (от луговых до оползневых участков) возрастной спектр полночленный, левосторонний, с преобладанием прегенеративных групп. В динамике за 20 лет остается, даже при ухудшении эколого-фитоценологических условий, снижении численности, он остается левосторонним.

Пространственно-возрастная структура имеет в благоприятных условиях луговых и опушечных фитоценозов агрегативный характер, формируются скопления разного радиуса от 1 до 3 м, далее их распределение носит случайный характер. Плотность в скоплениях радиусом 1м в луговых фитоценозах составляет в среднем 55,6 особей, на оползневых участках 11,5 особей; на зарастающем участке 0,5 особей. В неблагоприятных условиях уменьшается радиус скоплений до 0,5 м и распределение генеративных групп носит случайный характер, в одиночку генеративные особи *O. militaris*, по-видимому, не способны удержать территорию и конкурировать с другими видами, т.к. по стратегии вид фитоценологический пациент (Татаренко, 2007; Вахрамеева и др., 1991), избегающий конкуренции.

В целом оценка жизнеспособности или жизненности популяций определяется комплексом характеристик – жизненностью особей, виталитетом, типом возрастной и пространственной структуры, соответствующей жизненной форме вида, динамикой численности и плотности. Оказывается, что в оптимальном состоянии по всем указанным характеристикам находится только одна ЦП 6 (заливной луг), чуть хуже

состояние ЦП 7 (сенокосный луг), в пессимальном состоянии находятся ЦП 3 (оползень) и ЦП 4 (опушка). В критическом состоянии находится ЦП 1, на склоне, зарастающем лесом. По-видимому, лимитирующим фактором для жизнедеятельности *O. militaris* и его популяций является степень освещенности.

Литература

Аверьянов Л.В. Орхидные (*Orchidaceae*) Средней России // *Turczaninowia* 3(1), 2000, С 30-53. Красная книга Республики Татарстан (животные, растения, грибы) / Фардеева М.Б. очерки сем. *Orchidaceae* (Издание второе) // Казань. Издательство «Идел-Пресс», 2006. - С. 508-544. Татаренко И.В. Биоморфология орхидных России и Японии / автореф. дис. ... д-ра биол. наук/ М.: 2007 – 48 с. Вахрамеева М.Г., Денисова Л.В., Никитина С.В., С.К. Самсонов Орхидеи нашей страны/ М.: «Наука»- 1991 - 221 с. Фардеева М.Б. Онтогенез башмачка настоящего, или Венерина башмачка (*C. Calceolus L.*) // Онтогенетический атлас лекарственных растений, Йошкар-Ола, 2002 г. - С. 114-120. Ценопопуляции растений (основные понятия и структура) / Под ред. А.А. Уранова, Т.И. Серебряковой. М., 1976. Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии) / Под ред. Т.И. Серебряковой, Т.Г. Соколовой. М., 1988.

ХАРАКТЕРИСТИКА ЦЕНОПОПУЛЯЦИИ *LIPARIS LOESELII* (L.) RICH. В ОКР. Г. АНДРЕАПОЛЬ (ТВЕРСКАЯ ОБЛАСТЬ)

Хомутовский М. И.

Главный ботанический сад им. Н.В.Цицина РАН, Москва,
Maks-BsB@yandex.ru

В связи с усиливающимся антропогенным влиянием на экосистемы, изучение биологии редких видов становится все актуальней. *Liparis loeselii* (L.) Rich. (липарис, или лосняк Лёзеля) – травянистый многолетник с надземным побеговым клубнем (Татаренко, 1996), имеет тенденцию к сокращению численности, занесен в Красную книгу России (2008). На территории Тверской области вид находится под угрозой исчезновения (Красная книга Тверской области, 2002).

Ценопопуляция (ЦП) *L. loeselii* обнаружена в августе 2009 г. на северо-восточной окраине г. Андреаполь (Тверская область), на минеротрофном ключевом болоте с выходами карбонатных пород и соединений железа. Ранее при обследовании данного болота были отмечены только 5 видов сем. *Orchidaceae* Juss.: *Dactylorhiza incarnata* (L.) Soo, *D. baltica* (Klinge) Orlova, *Epipactis palustris* (L.) Crantz., *E. helleborine* (L.) Crantz. и *Listera ovata* (L.) R. Br., а *L. loeselii*, вероятно, из-за своих довольно малых размеров был пропущен. Это третья находка вида на территории Тверской области, ранее он был отмечен в Вышневолоцком районе (Пушай, Дементьева, 2008).

В рамках изучения биологических и экологических особенностей орхидных Валдайской возвышенности проведены исследования ЦП *L. loeselii* в 2009–2010 гг. с использованием общепринятых популяционно-

онтогенетических методов (Быченко, 2008). Это позволило нам дать первичную оценку состояния ЦП.

Онтогенетические состояния липариса Лёзеля выделяли на основе комплекса признаков. Для вида некоторые морфометрические критерии особей содержатся в работах М.Б. Фардеевой (2006) и М.Г. Вахрамеевой с соавторами (Vakhrameeva et al., 2008). Однако из-за отсутствия полноты данных и необходимости их уточнения в характеризующей ЦП были изучены морфометрические параметры особей (высота растения, число листьев, длина и ширина листа, число жилок на листовой пластинке (без учета срединной жилки), число корней, длина соцветия и количество цветков в нем). Так, согласно нашим исследованиям (Табл. 1), ювенильные особи (j) *L. loeselii* характеризовались одним развитым листом 1,1-2,4 см длиной и 0,3-0,5 см шириной с двумя – четырьмя жилками. Имматурные растения (im) имели один – два листа длиной 2,0-6,5 см и 0,6-1,2 см шириной с четырьмя – восемью, реже десятью, жилками. Для особей, находящихся в виргинильной стадии (v) характерно наличие двух листьев (длина 4,0-8,8 см и ширина 1,1-2,4 см) с 10-18 жилками. У генеративных особей (g) развиты два листа (длина, в среднем, 6,0-14,0 и ширина 1,7-3,5 см) с 18-28 жилками, а высота побегов колебалась в пределах от 8,0 до 28,6 см. Длина соцветия, в среднем, составляла 3,0-7,9 см, а количество цветков - 1-12 (до 17). Полученная нами морфологическая характеристика ЦП отличается от данных, полученных М.Б. Фардеевой для ЦП из Республики Татарстан (Фардеева, 2006).

ЦП произрастает на болоте узкой полосой 8 – 12 м шириной и около 50 м длиной (общая площадь составила примерно 500 м²). Максимальная плотность особей – 38 особей/м², средняя – 20,3 особи/м². Структура полночленной, нормального типа ЦП, представленной 228 особями, в 2009 г. имела вид: 28j:101im:63v:36g. Возрастной спектр левосторонний, среднединамичный с преобладанием имматурных и виргинильных особей (Рис. 1). Согласно литературным данным (Татаренко, 1996; Фардеева, 2006) для видов рода *Liparis* характерны ЦП с бимодальным типом спектра. По классификации «Δ-ω» Л.А. Животовского (2001) ЦП является молодой.

Процент плодообразования составил, в среднем, 80–95%. Число протокормов, располагавшихся на глубине 5 – 14 см в моховой подушке, довольно велико. Причиной высокого завязывания плодов, по-видимому, является то, что наряду с опылением цветков насекомыми высока вероятность самоопыления.

Таблица 1

Морфометрическая характеристика онтогенетических состояний
Liparis loeselii на северо-восточной окраине г. Андреаполь
 (минеротрофное ключевое болото), 2010 г.

Показатель	Онтогенетическое состояние			
	j	Im	V	g
	M±m	M±m	M±m	M±m
Длина листа, см	1,85±0,090	3,87±0,109	6,58±0,161	10,45±0,527
Ширина листа, см	0,43±0,011	0,80±0,014	1,51±0,043	2,60±0,115
Число листьев	1	1–2	2	2
Число жилок ¹	2–4	4–10	10–18(20)	18–28(32)
Число корней	1	2–3	4–6	5–6
Высота побега, см	–	–	–	16,24±0,799
Длина соцветия, см	–	–	–	4,95±0,393
Число цветков	–	–	–	7,29±0,710
Число плодов	–	–	–	5,63±0,619
Плодозавязывание, %	–	–	–	77,99±2,906

Примечание к табл. 1: ¹ срединная жилка не учитывается; M – среднее арифметическое значение, m – стандартная ошибка среднего арифметического значения.

Результаты проведенных исследований позволили оценить современное состояние популяции исчезающего вида. Выявлены условия местообитания ЦП, ее онтогенетическое состояние, численность и плотность. Установлены морфологические критерии для разграничения стадий развития (j, im, v, g) особей ЦП. Возрастной спектр ЦП нормального типа, полночленный, левосторонний с преобладанием имматурных особей. Отмечен высокий процент плодообразования и семенного возобновления, что позволяет оценить состояние ЦП как благополучное. Необходимо дальнейшее изучение ЦП, для выяснения стратегии *L. loeselii* на территории Валдайской возвышенности.

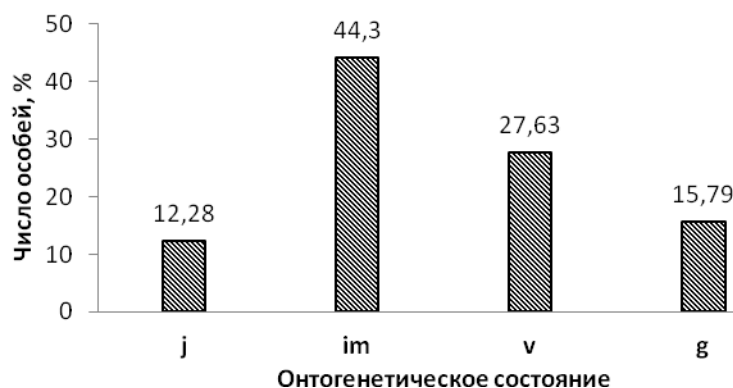


Рис. 1. Возрастной спектр ЦП *Liparis loeselii* (L.) Rich. в окрестностях г. Андреаполь в 2009 г.

Литература

Быченко Т. М. Методы популяционного мониторинга редких исчезающих видов растений Прибайкалья: учебное пособие. Иркутск: Изд-во: Иркут. гос. пед. ун-та, 2008. 164 с. Животовский Л.А. Онтогенетическое состояние, эффективная плотность и классификация популяций // Экология. 2001. № 1. С. 3–7. Красная книга Российской Федерации (растения и грибы). М.: Товарищество

научных изданий КМК, 2008. 855 с. *Красная книга* Тверской области. Тверь: Вече Твери, АНТЭК, 2002. 256 с. *Пушай Е.С., Дементьева С.М.* Биология, экология и распространение видов сем. Orchidaceae Juss. в Тверской области: Монография. Тверь: Твер. гос. ун-т, 2008. 206 с. *Татаренко И.В.* Орхидные России: жизненные формы, биология, вопросы охраны. М.: Аргус, 1996. 207 с. *Фардеева М.Б.* К изучению популяции *Liparis loeselii* (L.) Rich. на территории РТ // Вопросы общей ботаники: традиции и перспективы. Ч.2. / Материалы Международной научной конференции, посвященной 200-летию Казанской ботанической школы. Казань, 2006. С.125-127. *Vakhrameeva M. G., Tatarenko I. V., Varlygina T. I., Torosyan G. K., Zagulskii M. N.* Orchids of Russia and adjacent countries (within the borders of the former USSR). Ruggell (Liechtenstein), A. R. G. Gantner Verlag, 2008. 690 pp.

ОНТОГЕНЕЗ И СОСТОЯНИЕ ПОПУЛЯЦИЙ РЕДКИХ РАСТЕНИЙ ЛЕСОСТЕПИ КАК ОТРАЖЕНИЕ ЭКОЛОГИИ СООБЩЕСТВ

Чистякова А. А.

Пензенский государственный педагогический университет им.

В. Г. Белинского, г. Пенза,

chistyakova 91 @ mail.ru, egf-kaf-bot @yandex.ru

Зональные сообщества лесостепи – луговые степи и широколиственные леса – сильно видоизменены человеком, а переходные между ними ценозы – лесные опушки и кустарниковые степи – практически полностью уничтожены. В связи с этим в зоне лесостепи, в том числе и в Пензенской области, предпринимаются попытки сохранить уцелевшие опушки, придавая им статус региональных памятников природы. Именно разреженные леса и кустарниковые заросли являются в лесостепи резерватами популяций многих редких трав, как правило, светолюбивых. Однако, простое заповедание ранее нарушенных природных комплексов плохо обеспечивает охрану исчезающих растений. Причина кроется в сукцессионных процессах, протекающих в зоне контакта древесной и травянистой растительности. Они ведут к мезофилизации и вытеснению травянистых сообществ. Для сохранения исчезающих ценозов нужны специальные меры охраны, предусматривающие вмешательство человека, но при этом зачастую не всегда ясна степень, форма и периодичность его.

С нашей точки зрения, показателями необходимости антропогенного вмешательства могут служить особенности онтогенетического развития и состояния популяций уязвимых видов в конкретных местообитаниях. Для оценки успешности протекания онтогенеза растения в том или ином сообществе необходимо знать критерии выделения его возрастных состояний. Число онтогенетически изученных видов неуклонно растет, наиболее полные сводки об особенностях их циклов публикуются в периодических выпусках «Биологической флоры Московской области» (г.Москва) и «Онтогенетического атласа растений» (г.Йошкар-Ола). Однако онтогенезы многих редких лесостепных видов до сих пор не

изучены. К числу таких растений, в частности, относятся ирисы безлистный (*Iris aphylla* L.) и сибирский (*I. sibirica* L.), лапчатка белая (*Potentilla alba* L.), довольно широко распространенные в опушечных и полянных сообществах пензенской лесостепи. Все три вида занесены в Красную книгу Пензенской области (2002), а ирис безлистный и в Красную книгу Российской Федерации (2008). Несмотря на довольно частую встречаемость этих растений в регионе, их популяции повсюду малочисленны и весьма уязвимы.

Наши детальные исследования проводились на территории одного из памятников природы Пензенской области – в Рамзайской дубраве (Мокшанский район), находящегося неподалёку от г.Пензы и более мелких населенных пунктов (с.Рамзай, п. Свободный) и имеющего небольшие размеры (36 га). В связи с этим на его территории отсутствуют крупные животные. Охраняемый разреженный дубо-осинник является местом обитания не только названных, но и других редких растений (*Lilium martagon* L., *Laser trilobum* (L.) Borkh., *Stipa pennata* L., *Gentiana pneumonanthe* L., *Adenopnora lilifolia* (L.) A. DC. и др.) и имеет искусственное происхождение. Дуб (*Quercus robur* L.) был посажен на месте лесной вырубki, имевшей место где-то около 100 лет назад. Осина (*Populus tremula* L.) имеет корнеотпрысковое происхождение, участие других деревьев незначительно (*Tilia cordata* Mill., *Acer platanoides* L., *A. tataricum* L., *Ulmus glabra* Huds.) и появились они из случайных зачатков. В связи с балочным рельефом, местообитания Рамзайской дубравы заметно отличаются режимами увлажнения: пониженные участки заняты влажными сообществами с доминированием *Urtica dioica* L., *Filipendula ulmaria* (L.) Maxim., *Trollius europaeus* L. и других влаголюбивых трав; на склоновых и межбалочных территориях в покрове преобладают мезофильные (*Aegopodium podagraria* L., *Pulmonara obscura* Dumort. и др.) и мезоксерофильные травы (*Bromopsis riparia* (Rehm.) Holub. и другие виды, в числе которых может быть даже *Stipa pennata*). Кроме данных по Рамзайской дубраве, мы привлекали результаты маршрутных исследований других местообитаний видов ириса и лапчатки белой, в том числе на территории заповедника «Приволжская лесостепь».

Наши исследования показали, что состояние популяций трёх видов трав Рамзайской дубравы, взятых в качестве модельных, не очень благополучно. Оно является отражением состояния сообщества в целом в связи с неполным его соответствием биологии редких растений. Из-за отсутствия онтогенетических критериев в литературе мы выделили их на

собранном экспериментальном материале. Модельные виды отличаются по жизненной форме взрослых растений: ирис безлистный - короткочерешковое наземно-ползучее растение, ирис сибирский - рыхлодерновинное, или куртинное; лапчатка белая - короткочерешковое розеткообразующее. У ириса безлистного и лапчатки белой в качестве единицы онтогенетического развития и счетной взят парциальный побег, а у ириса сибирского - особь, клон или партикула. У всех растений надежными онтогенетическими показателями оказались количество листьев, их форма и индекс (соотношение длины и ширины пластинки).

У ириса безлистного индекс формы изменяется от 7-7,7 у генеративных растений (g) до 8-10 у виргинильных (v) и 10,4-12,5 - у ювенильных (j), имматурных (im) и сенильных (s). Количество листьев на парциальном побеге варьировало от одного (j,s) - двух (im) до 3-4 (v,g). Форма листа в онтогенезе изменяется от линейной до продолговато-линейной. Подобные преобразования претерпевает и листовая пластинка ириса сибирского. В целом листья этого вида несколько уже и длиннее. Их форма у молодых (j,im) и старых растений (s) узколинейная с индексом 30-37,5, а у взрослых (v,g) - линейная при индексе 26-30. Дополнительным онтогенетическим критерием взят размер и состояние куртины. При выделении уровней жизненности у ирисов принимали во внимание размеры листа. У растений пониженной жизненности пластинка листа всегда несколько уже, чем у хорошо развитых в любом возрастном состоянии.

У лапчатки белой количество листьев в розетке отличалось не очень значительно: 1-2 - у ювенильных и сенильных растений, 3 - у остальных возрастных групп. В онтогенезе вида хорошо работают такие показатели, как длина черешка, индекс формы листовой пластинки (отношение ширины к длине). Последний изменяется от 1,8- 2,1 у молодых и старых растений до 1,6 -1,7 - у взрослых (v,g). Кроме того, учитывали степень разветвления эпигеогенного корневища, а у генеративных растений - наличие и количество пазушных соцветий. Уровни жизненности выделяли, главным образом, по длине черешка пальчато-сложного листа: у растений хорошей жизненности черешок длиннее.

У всех исследуемых растений полностью прослежен вегетативный ряд, так как молодые растения семенного происхождения в Рамзайской дубраве отсутствуют. Потенциально самоподдержание популяций изученных растений возможно семенами и вегетативно, так как растения практически ежегодно цветут и плодоносят. Отсутствие потомства

семенного происхождения мы связываем с неполным соответствием имеющихся в дубраве условий биологическим потребностям видов. Как правило, для появления молодых растений из семян нужны незадернованные участки рыхлой почвы, наличие которых связано с деятельностью роющих животных, а их (кабанов) либо нет, либо они малочисленны. Судя по средним размерам имеющихся клонов растений, их возраст приближается к 100-летнему. Особенно отчетливо это выявилось при нанесении клонов на карту и их распределении по трансекте. Это означает, что основное приживание семенных зачатков прошло в момент реконструкции сообщества (вырубка осинника, посадка дуба), когда в нем были значительные нарушения травяного покрова. У всех изученных видов онтогенезы сложные, продолжающиеся в ряду поколений вегетативно формирующегося потомства. Однако в некоторых местообитаниях мы столкнулись с начально-неполночленными или незавершенными спектрами микроценопопуляций. Подобный факт означает, что растения гибнут либо в молодости, либо не достигнув сенильного состояния из-за недостатка света. Дефицит света обусловлен разрастанием крон лиственных деревьев.

Мы провели обработку выполненных геоботанических описаний (около 100) с помощью экологических шкал Д. Н. Цыганова (1983) и выявили в Рамзайской дубраве семь местообитаний, отличающиеся режимами увлажнения и освещения: 1 – полуоткрытые пространства на влажных почвах, 2 – разреженно-лесные на влажных почвах, 3 – светло-лесные на влажных почвах, 4 – полуоткрытые пространства на свежих почвах, 5 – разреженно-лесные на свежих почвах при слабо- и умеренно-переменном увлажнении, 6 – разреженно-лесное на свежих почвах при сильно переменном увлажнении, 7 – полуоткрытые пространства на сухих почвах. В местообитаниях (1 – 4, 7), где переменность увлажнения не указана, она соответствует слабой или умеренной. Почвы Рамзайской дубравы нейтральные или слабокислые, достаточно обеспечены азотом и небогаты солями.

Оказалось, что ирис безлистный встречается на 4 из выявленных местообитаний (№3, 4, 5, 7) при режимах освещения от полуоткрытых пространств до светло-лесных и различной влажности (от влажных до сухих). Ирис сибирский обнаружен на трех участках (1, 4, 5), приуроченных к свежим и влажным почвам полуоткрытых и разреженно-лесных пространств; а лапчатка белая с тем или иным участием отмечена на всех семи местообитаниях. При этом микроценопопуляции

исследуемых видов в разных местообитаниях довольно сильно отличаются по плотности, жизненности и степени полночленности. Исходя из состояния имеющихся микроценопопуляций, наиболее благоприятными для ириса безлистного являются свежие почвы полуоткрытых пространств, так как в этих условиях отмечена самая большая плотность парциальных кустов (1400 на га) и большое участие растений хорошей жизненности (67,9%). Видимо, для ириса безлистного базовой является молодая нормальная популяция. При ухудшении режима освещения вид, прежде всего, отвечает снижением жизненности и ускорением старения растений. Особенно заметны эти процессы при светло-лесном освещении, когда плотность уменьшается до 200 парциальных кустов на га, доля растений пониженной жизненности увеличивается до 77,5%. Заметным становится участие сенильных партикул, а молодое пополнение отсутствует. Микроценопопуляция становится начально-неполночленной. Аналогичные процессы прослеживаются и в микроценопопуляциях на сухих почвах.

Для ириса сибирского благоприятные условия складываются на влажных и свежих почвах полуоткрытых пространств, полянах. Здесь плотность составляет 50 растений на га, среди них 86% имеют хорошую жизненность. При ухудшении освещения до разреженно-лесного и сохранении режима увлажнения свежих почв плотность растений уменьшается (до 24 особей на га), а доля растений пониженной жизненности увеличивается до 45,5%. Особенно сильно жизненность снижается среди генеративных кустов, т.е. потребность в свете данного вида резко возрастает при подготовке и переходе к цветению. Ирис сибирский, в отличие от безлистного, проявляет себя как вид, способный расти в довольно узких пределах по отношению к свету и влаге. Для базового спектра ценопопуляций ириса сибирского характерно преобладание генеративных растений в виду большой продолжительности их жизни (несколько десятков лет). Он, видимо должен быть зрелым нормальным. Отсутствие подобных микроценопопуляций у ириса сибирского в Рамзайской дубраве мы связываем с не совсем благоприятными условиями, заключающимися в малочисленности лесных полян и недостаточности почвенного увлажнения, особенно в последние (2008-2011) засушливые годы.

Лапчатка белая встречается в широком диапазоне условий, но наибольшая плотность растений обнаружена на влажных почвах полуоткрытых пространств (3000 парциальных кустов на га). Однако, в

микроценопопуляции преобладают растения пониженной жизненности (66,7%), главным образом, в сенильном состоянии (58,3%). Молодые растения отсутствуют. Сказанное означает, что влажно-лесное местообитание при слабой переменной его увлажнения угнетает развитие корневищ лапчатки. При сохранении режима увлажнения, но ухудшении освещения, плотность растений уменьшается, микроценопопуляция остается старой нормальной и в дополнение – начально-неполночленной. Доля растений пониженной жизненности остается большой (65%).

Состояние микропопуляций лапчатки на свежих почвах значительно лучше, особенно на полянах в условиях полуоткрытых пространств. Доля растений хорошей жизненности увеличивается (до 80,4%), микроценопопуляция становится полночленной, молодой, нормальной. Однако плотность её несколько меньше, чем на влажных местообитаниях (200 растений на га). При ухудшении режима освещения свежих почв плотность и жизненность растений снижаются.

На сухих почвах полуоткрытых пространств плотность растений довольно большая (2685 парциальность кустов на га) и доля растений хорошей жизненности значительна (62,8%). Однако в микропопуляции полностью отсутствует группа генеративных растений. Видимо, в условиях недостатка влаги формируются довольно тонкие корневища, запас питательных веществ которых не позволяет побегам перейти к цветению.

В условиях недостаточного увлажнения и при сильной его переменной у лапчатки белой улучшается жизненность имеющихся парциальных образований, что свидетельствует о требовательности вида к аэрации почв. В итоге, в условиях лесостепи оптимальными для лапчатки белой являются местообитания полуоткрытых пространств (полянные) на свежих, хорошо дренированных почвах с умеренной или сильной переменной увлажнением. Именно в таких местообитаниях её популяции всегда полночленные, в них значительна доля генеративных растений хорошей жизненности. Из изученных биологии вида наиболее соответствуют полянные местообитания на легких почвах Кунчеровского участка заповедника «Приволжская лесостепь».

Таким образом, ухудшение режима освещения отрицательно сказывается на состоянии ценопопуляций всех растений, взятых нами в качестве индикаторных. Оно связано с зарастанием полей и опушек подростом деревьев, широко распространенных в лесостепи (в Рамзайской

дубраве – это подрост осины и клена татарского). Сохранение популяций редких трав в условиях сукцессионных сообществ означает периодическое (не реже, чем один раз в пять лет) уничтожение древесного подроста массовых видов. Вмешательство человека может осуществляться не только в виде рубок ухода, но и предполагает регулируемый выпас скота. Однако, прежде чем рекомендовать подобные радикальные меры сохранения популяций редких растений, необходимо оценить состояние их ценопопуляций, провести мониторинговые исследования и грамотно оценить экологическую обстановку.

Литература

Красная книга Пензенской области. Т.1. Растения и грибы.-Пенза: ИПК «Пензенская правда», 2002. – 160 с. Красная книга Российской Федерации (Растения и грибы). – М.: ТНИ КМК, 2008. – 855 с. Цыганов Д. Н. Фитоиндикация экологических режимов в подзоне хвойно-широколиственных лесов.-М.:Наука, 1983.-198 с.

СЕЗОННОЕ РАЗВИТИЕ И НОВЫЕ ПОДХОДЫ К ОПИСАНИЮ ОНТОГЕНЕЗА *CALYPSO BULBOSA* (L.) OAKES (СЕМ. *ORCHIDACEAE*)

Чупракова Е. И.

ФГБОУ ВПО «Вятский государственный гуманитарный университет»,
г. Киров, botany@vshu.kirov.ru

Проблема сохранения биологического разнообразия особенно остро касается редких и уязвимых видов растений, не способных быстро восстанавливаться и существовать в изменяющихся и искусственных условиях среды. Одно из них – *Calypso bulbosa* (L.) Oakes – калипсо луковичная включена как «редкий вид» в Красную книгу РСФСР (1988) и многие другие региональные Красные книги. *C. bulbosa* – поликарпик; многолетнее моноцентрическое клубнелуковичное зимнезеленое травянистое растение; гемикриптофит по Х. Раункиеру.

Своеобразие жизненной формы калипсо во многом определяется особенностью ее сезонного развития (Чупракова, Савиных, 2010). Цветёт растение в Кировской области с конца мая до начала июня, что согласуется с наблюдениями И. В. Татаренко (1996) в других регионах России. После цветения лист срединной формации отмирает, плоды созревают к августу. Клубнелуковица сохраняется и служит местом запаса питательных веществ. Побег замещения развивается из пазушной почки чешуевидного листа клубнелуковицы во время цветения исходного побега и к концу цветения представлен дочерней структурой из нескольких неутолщенных

метамеров. Растение представляет собой систему из двух клубнелуковиц: исходной, с уже отмершими листом и пазушным вегетативно-генеративным побегом, и дочерней, с вегетативным апексом на верхушке. В августе за счёт деятельности этого апекса на поверхности появляется зеленый лист, в пазухе которого располагается зачаточный вегетативно-генеративный побег длиной 1,5–2,1 см с полностью сформированным цветком. В таком состоянии растение зимует. К концу мая клубнелуковица побега замещения полностью сформирована. По-видимому, она развивается за счет ассимиляционной деятельности единственного листа срединной формации, а цветоносный побег – из запасных веществ клубнелуковицы побега прошлого года. Очевидно специфика сезонного развития *C. bulbosa* связана с зимнезеленостью, обусловленной сохранением тропического ритма развития.

Онтогенез *C. bulbosa* изучали на основе собственных наблюдений в течение 2006–2011 гг. и анализа литературных источников. Онтогенетические состояния выделяли не только по совокупности биометрических, как это проводилось ранее (Куликов, 1997; Виноградова, 1998; Быченко, 2003; Блинова, Куликов, 2006), но и качественных (форма, окраска, край листа, наличие граней) признаков. Под «гранью» мы понимаем складки листовой пластинки между главной и боковыми жилками, благодаря чему она становится гофрированной и увеличивается ассимилирующая поверхность. Край листовой пластинки оцениваем как цельный, мелковолнистый, крупноволнистый, прерывистоволнистый.

Латентный период. Коробочки содержат более 7,4 тыс. чрезвычайно мелких светло-коричневых (Блинова, Куликов, 2006) до 0,5 мм в длину (Виноградова, Филин, 1993) летучих семян. Семена рассеиваются на южной границе ареала в середине лета, на северной границе – в начале осени (Блинова, Куликов, 2006). Зрелое семя веретеновидное, состоит из прозрачной тесты и яйцевидного зародыша. Время прорастания семян не установлено. Есть мнение (Виноградова, Филин, 1993) о сохранении их в лесной подстилке в течение осени и зимы и прорастании следующей весной.

Прегенеративный период. Вопрос о классификации начальных стадий онтогенеза у орхидных не решен (Блинова, 2007). Некоторые (Виноградова, Филин, 1993; Виноградова, 1998; Татаренко, 1996) отождествляют стадии «протокорма» и «проростка». Другие (Блинова, Куликов, 2006; Блинова, 2007) считают их последовательными. Специальных исследований по изучению протокормов калипсо мы не проводили, но в природе обнаружены особи с коралловидным

корневищем, описанным еще Mousley (1924, 1925), которое по своему происхождению является разросшимся протокорнем (Виноградова, Филин, 1993). Оно обнаружено и у вегетативных, и у генеративных особей.

У *проростков* есть коралловидный протокорень, одна клубнелуковица до 0,2 см в диаметре. Лист небольшой (1,9–3,8 см длиной и 0,5–0,8 см шириной) с длинным (2,1–3,3 см) черешком, превышающим длину листовой пластинки: ланцетной цельнокрайней светло-зеленой с 1 четко различимой – центральной – жилкой без граней.

Ювенильные растения обычно не имеют протокорня. Подземная часть их образована системой побегов двух порядков ветвления. Клубнелуковицы 0,2–0,25 см в диаметре, обычно вытянутые. Лист такой же, как у проростков.

В *имматурном состоянии* клубнелуковицы 0,3–0,4 см в диаметре, вытянутые. Лист 3,1–4,4 см длиной и 0,9–1 см шириной, с длинным (1,5–2,1 см) черешком; листовая пластинка ланцетная или широколанцетная цельнокрайняя светло-зеленая с 3 жилками, 2 из которых неявные, с нечеткими гранями.

У особей *виргинильного состояния* клубнелуковицы увеличиваются в диаметре до 0,6–0,7 см и уплощаются. Лист увеличивается до 4,4–6,2 см в длину и 1,3–2 см в ширину. Черешок до 1,5–2,7 см, но по отношению к листовой пластинке – короче. Листовая пластинка яйцевидная, с крупно- или прерывисто-крупноволнистым краем, темно-зеленая, с 3 жилками и 2 чёткими гранями, гофрированная.

Генеративный период. Выделение разновозрастных состояний в этом периоде достаточно затруднительно, поэтому носит зачастую относительный характер. Это связано с отсутствием четких отличительных признаков. Мы попытались различать генеративные растения по числу и выраженности граней и жилок, по краю листа.

В *раннем генеративном состоянии* клубнелуковицы крупные, до 0,7 см в диаметре, уплощенные. Лист 4,4–4,7 см длиной и 1,8–1,9 см шириной, с относительно коротким (1,3–2 см) черешком; листовая пластинка овальная с мелковолнистым краем темно-зеленая с 3 жилками и 2 чёткими гранями, гофрированная.

У особей *зрелого генеративного состояния* клубнелуковицы крупные (0,6–0,7 см в диаметре). Лист 3,9–5,7 см длиной и 1,7–2,8 см шириной, с коротким (1,2–1,6 см) черешком; листовая пластинка яйцевидная с крупно- или прерывисто-мелковолнистым краем, темно-зеленая, с 5 жилками, 2 из которых могут быть неявными, и 2 чёткими гранями, гофрированная.

В позднем генеративном состоянии клубнелуковицы округлые, 0,4–0,7 см в диаметре. Лист 4,2–4,5 см длиной и 1,7–2,2 см шириной, с коротким (1,6–1,7 см) черешком; листовая пластинка широкояйцевидная с мелко- или прерывисто-мелковолнистым краем, темно-зеленая, очень плотная, в отличие от мягких листьев остальных онтогенетических состояний, с 5 явными жилками и 2 чёткими гранями; иногда проявляются дополнительные, но меньшие грани.

Постгенеративный период. Цветоносный побег отсутствует. Клубнелуковицы округлые, 0,4–0,8 см в диаметре. Лист, как у ювенильных и имматурных особей, небольшой (до 2,9–3,9 см длиной и 1,0–1,5 см шириной), но с явными признаками взрослого растения: короткий (0,8–2,5 см) черешок, листовая пластинка яйцевидная с мелко- или крупноволнистым краем, темно-зеленая, плотная, кожистая, с 3 жилками и 2 чёткими гранями.

Таким образом, сочетание количественных и качественных признаков в периодизации онтогенеза калипсо, на наш взгляд, не только дополняет спектр критериев, но и значительно снижает степень субъективности (Виноградова, 1998) в выделении онтогенетических состояний у этого вида.

Литература

- Блинова И.В., Куликов П.В. Характеристика стадий онтогенеза *Calypso bulbosa* (Orchidaceae) // Бот. журнал. – М., 2006. – Т. 91, № 6. – С. 904–916. Блинова И.В. К вопросу о классификации начальных стадий онтогенеза у орхидных // Вестник ТвГУ. Серия: Биология и экология. – 2007. – Вып. 6. – С. 123–128. Быченко Т.М. Онтогенетические состояния двух редких видов *Cypripedium macranthum* и *Calypso bulbosa* (Orchidaceae) в Прибайкалье // Бот. журнал. – 2003. – Т. 88, № 6. – С. 48–58. Виноградова Т.Н., Филин В.Р. О жизненной форме, протокормах и корневищах *Calypso bulbosa* (L.) Oakes (Orchidaceae) // Бюлл. МОИП. Отд. биол. – 1993. – Т. 98, вып.2. – С. 61–73. Виноградова Т.Н. Проблема выделения возрастных состояний у орхидных на примере калипсо луковичной (*Calypso bulbosa* (L.) Oakes) // Бюлл. МОИП. Отд. биол. – 1998. – Т. 103, вып.1. – С. 47–55. Красная книга РСФСР (растения) / Отв. ред. А.Л. Тахтаджян. – Росагропромиздат, 1988. – 476 с. Куликов П.В. Биологические особенности, воспроизведение и динамика популяций *Calypso bulbosa* (L.) Oakes (Orchidaceae) на Среднем Урале // Бюлл. МОИП. Отд. биол. – 1997. – Т. 102, вып. 5. – С. 61–67. Татаренко И.В. Орхидные России: жизненные формы, биология, вопросы охраны. – М.: Аргус, 1996. – 206 с. Чупракова Е.И., Савиных Н.П. Таксономия, география, экология и биоморфология *Calypso bulbosa* (L.) Oakes (сем. Orchidaceae) // Биологические типы Христена Раункиера и современная ботаника: материалы Всерос. науч. конф. «Биоморфологические чтения к 150-летию со дня рождения Х. Раункиера» / под ред. Н.П. Савиных и Ю.А. Боброва. – Киров, 2010. – С. 276–283. Mousley H. *Calypso* // J. New York Bot. Gard. – 1924. – Vol.25, N.1. – P. 25–32. Mousley H. Further notes on *Calypso* // Torrey. – 1925. – Vol. 25, N. 3. – P. 54–59.

СЕЗОННОЕ РАЗВИТИЕ *RORIPPA AMPHIBIA* (L.) BESS. В ОЗЁРАХ КИРОВСКОЙ ОБЛАСТИ

Шабалкина С. В.

ФГБОУ ВПО «Вятский государственный гуманитарный университет», г. Киров, Россия, botany@vshu.kirov.ru

При изучении биологии вида одним из важных этапов является познание сезонного развития растения (Зайцев, 1974), сравнение полученных результатов для конкретных участков на всём ареале с последующим составлением фенологических карт. Такие исследования проводятся параллельно с описанием внешних факторов среды, поскольку

развитие организмов связано не только с эндогенными, но и экзогенными причинами (Бейдеман, 1954).

Данное сообщение посвящено ритму сезонного развития жерушника земноводного *Rorippa amphibia* (L.) Bess. из старичного озера р. Вятки около г. Кирова Кировской области. Старичные озёра региона имеют вытянутую извилистую, подковообразную или серповидную форму; глинистое, торфянистое или песчаное дно. Питаются за счёт таяния снега весной, дождей в летнее время; в течение всего года подпитываются грунтовыми водами. Гидрологический режим тесно связан с рекой. По содержанию питательных веществ относятся к эвтрофному типу (Соловьёв, 1997).

Для описания сезонного развития *R. amphibia* собирали по 10 особей через две недели в течение всего вегетационного периода (апрель-октябрь) с 2006 по 2011 гг., отмечая фазу развития побега и особи, фенологическую фазу, температуру воздуха, изменение уровня воды. Поскольку *R. amphibia* – вегетативно подвижное растение, благодаря лежащим монокарпическим побегам и образованию вегетативных диаспор (Шабалкина, Савиных, 2011), мы принимаем следующие фенологические фазы: вегетативная до цветения, бутонизация, цветение, плодоношение, вегетативная после цветения-плодоношения, фаза относительного покоя (Бейдеман, 1954).

Вегетативная до цветения фенологическая фаза начинается с середины апреля и продолжается 4-5 недель (Табл.). Изначально (3 неделя апреля) особи имеют вид одноосных розеточных побегов с утолщенным базальным участком. Это – вегетативные диаспоры, отделившиеся от материнского побега и укоренившиеся в прошлом году, перезимовавшие на берегу или дне водоёма. В течение 3,5-4 недель (Табл.) происходит активное формирование вегетативной массы за счёт увеличения числа удлинённых вегетативных метамеров с листьями срединной формации. Сначала рост особей происходит медленно (междоузлия 2-4 см длиной), в связи с достаточно низкой температурой воды, высоким уровнем воды и малой освещённостью. К концу первой фенологической фазы особь существует в виде одноосного полурозеточного вегетативного побега, как правило, расположенного в воде, не достигающего до границы сред вода – воздух.

С фазы бутонизации особи становятся генеративными. Эта фаза непродолжительна, сроки наступления определяются не только наследственными свойствами вида, но и повышением температуры,

изменением уровня воды. Зацветают отдельные особи уже в мае (24.05.2010 г.), массово – в первые 7-10 дней июня. Пик плодоношения приходится на 3-4 неделю июня, обсеменение продолжается до середины июля (Табл.). Параллельно с этим вегетативно-генеративные побеги полегают, в узлах развиваются силлептические укороченные вегетативные побеги, которые укореняются во второй половине июля. За это время особь приобретает вид зрелого монодиального побега (Савиных, 1978). Осенью или на следующий год отмирают базальный участок и часть стебля материнского побега в междоузлиях, а молодые розеточные побеги становятся автономными, удалёнными на некоторое расстояние от исходного, приобретают статус диаспоры. К концу вегетативной фазы после цветения и плодоношения особь существует в виде диффузного клона, наступает специализированная морфологическая дезинтеграция.

Таблица

Соотнесение онтогенетических состояний и продолжительности фенологических фаз

<i>Онтогенетическое состояние</i>	Виргинильное	Генеративный период				Имматурное, виргинильное
		Бутонизация	Цветение	Плодоношение	Вегетативная после цветения-плодоношения	
<i>Фенологическая фаза и её продолжительность</i>	Вегетативная до цветения 16.04 - 24.05 (04.06 ¹)	24.05 – 10.06	05.06 – 18.06	12.06 – 10.07	10.07 – 15.10	Фаза относительного покоя 15.10 – 16.04
<i>Уровень воды</i>	В начале-середине апреля – в норме, позднее – высокий (поднимается на 2-4 м)	Снижение до нормы, минимума			Снижение до минимума	

Последняя фенологическая фаза начинается с выпадения снега (в среднем в середине октября) и продолжается до первого таяния льда на водоёме (до 2-3 недели апреля). Не случайно она названа фазой относительного покоя, поскольку в это время происходит частичное отмирание листьев розеточной части диаспоры, очень медленно идут физиологические процессы, новые метамеры, как правило, не закладываются.

¹ Здесь и далее в таблице указаны ранние и самые поздние сроки фенологических фаз за 5-летний период

При исследовании сезонного развития *R. amphibia* в других водоёмах даже в пределах одного региона наблюдается сдвиг сроков фенологических фаз, хотя и не существенный. Мы наблюдали массовое цветение растений в этом озере в первые две недели июня, тогда как на песчаных берегах р. Вятки пик цветения зафиксирован в первую неделю июля. Видимо поэтому в региональной литературе существуют противоречивые данные о времени цветения этого вида: в июле (Тарасова, 2007) и июне (Определитель..., 1975).

Литература

Бейдеман И. Н. Методика фенологических наблюдений при геоботанических исследованиях. – М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1954. – 120 с. Зайцев Г. Н. Обработка результатов фенологических наблюдений в ботанических садах // Бюллетень Главного Ботанического сада. – 1974. – Вып. 94. – С. 3-10. Определитель растений Кировской области. – Киров, 1975. – Ч. 2. – 304 с. Савиных Н. П. Побегообразование и большой жизненный цикл *Veronica officinalis* L. // Бюлл. МОИП. Отд. биол. – 1978. – Т. 83. – Вып. 43. – С. 123-133. Тарасова Е. М. Флора Вятского края. Часть 1. Сосудистые растения. – Киров, 2007. – 440 с. Шабалкина С. В., Савиных Н. П. Строение побеговых систем некоторых видов рода *Rorippa* Scop. с позиции модульной организации // Научные ведомости БелГУ. Серия Естественные науки. – 2011. – № 9 (104). Вып. 15/1. – С. 16-22.

ЛУКОВИЧНЫЕ СТОЛОНЫ ТЮЛЬПАНОВ: МОРФОГЕНЕЗ, ФУНКЦИИ, РОЛЬ В САМОПОДДЕРЖАНИИ ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ (НА ПРИМЕРЕ *TULIPA BIEBERSTEINIANA SCHULT. ET SCHULT.* *FIL.*)

Шорина Н. И.¹, Кобозева Е. А.²

Московский педагогический государственный университет, Москва
ninshor@mail.ru

Государственный биологический музей им. К.А. Тимирязева, Москва,
E_kobozeva@mail.ru

Луковичные столоны тюльпанов давно привлекали внимание ботаников, но их морфологическая сущность долгое время оставалась непонятной. Один из первых исследователей столонов, немецкий ботаник R. Treverans (1774–1864), считал их корнеподобными выростами на луковицах (цит. по: W. Troll, 1937). Сходство столонов тюльпанов с корнями подчёркивал и К. Goebel (1928). Однако после скрупулёзных сравнительно-морфологических исследований Th. Irmisch (1850) стало ясно, что луковичные столоны тюльпанов морфологически близки к так называемым «шпорам» и «столонам» клубнелуковиц *Colchicum*, *Merendera*, *Gloriosa* (сем. *Melanthiaceae*), а также к коротким, несущим луковички-детки столонам видов *Gagea* и своеобразной вертикальной луковиче *Erythronium* (сем. *Liliaceae*) (Troll, 1937). Перечисленные морфологические структуры клубнелуковичных и луковичных растений

представляют собой результат роста (обычно интеркалярного) осей клубнелуковиц (или донца луковиц), сопровождаемого их срастанием с кроющими защитными чешуями (листьями), а также с почками, верхушечными у молодых и пазушными у зрелых генеративных растений. Функционально все эти разнообразные выросты на клубнелуковицах и луковицах сходны – они обеспечивают относительно быстрое погружение почек возобновления в почву (что особенно важно для молодых растений), регулируют глубину залегания луковиц и способствуют их горизонтальному перемещению (Шорина, Кобозева, 2010).

В отечественной ботанике первым описал луковичные столоны тюльпанов Д.Е. Янишевский (1934), хотя он не дал им точной морфологической характеристики. Современная морфология растений, опирающаяся на концепцию побега покрытосеменных растений как целостного вегетативного органа, относит луковичные столоны тюльпанов к метаморфозам побегов, возникающим в результате горизонтального разрастания их стебля (донца) и с одновременным его срастанием с чешуёй (листом) и почкой (Серебряков, 1952; Бочанцева, 1962; Баранова, 1999).

Задачи нашего исследования сводились к изучению анатомии луковичных столонов *Tulipa biebersteiniana*, их внутри- и внепочечного морфогенеза, сезонных изменений, зависимости их морфологической структуры от онтогенетического состояния растений и выявлению их роли в самоподдержании ценопопуляций.

Материал и методы исследований. *T. biebersteiniana* – полиморфный вид с широким евроазиатским ареалом, протянувшимся от Центральной Европы до Казахстана и Средней Азии. Вид подразделяют на лугово-лесную (мезофильную), степную (ксерофильную) расы (Таллиев, 1930; Введенский, 1935; Смирнов, 1972; Князев др., 2001). Расы различаются рядом биологических признаков, в том числе способностью формировать луковичные столоны, которые особенно характерны для лугово-лесных растений.

Мы изучали *T. biebersteiniana* в течение 10 лет (с 1998 по 2009 год) на территории Приволжской возвышенности (ПВ), протянувшейся по правобережью Волги на 800 км (от устья Оки до Волгограда). Растительность ПВ представлена тремя природными зонами – широколиственными лесами (Нижегородская обл., Чувашия, север Мордовии); европейской лесостепью (часть Мордовии, Пензенская, Ульяновская и север Саратовской области); европейскими луговыми и ковыльными степями (часть Саратовской Волгоградской областей). В

зонах широколиственных лесов и лесостепи проходит северная граница ареала *T. beibersteiniana*.

Морфогенез столонов исследован с позиций модульной организации вегетативного тела растений (Гатцук, 1974, 2008; Савиных, 2007, 2008). Периодизация онтогенеза тюльпана проведена по Т.А. Работнову (1951) и А.А. Уранову (1975). Уровни жизненного состояния растений (виталитет) оценены по Л.Е. Гатцук, Л.И. Воронцовой, А.А. Чистяковой (1987). Исследованы 9 ценологических популяций (ЦП). В пяти из них проведены трёхлетние наблюдения на 20 постоянных пробных площадках размером 25 см x 25 см (0,0625 м²) (всего 100 пробных площадок).

Жизнеспособность пыльцевых зёрен определена методом проращивания на искусственной среде в камере Ван-Тигема. Просмотрено более 10823 пыльцевых зёрен из лесостепной зоны (Пензенская область) и 2773 – из степной (Саратовская область).

Анатомические срезы столонов выполнены на замораживающем столике ОМТ 28-202 с помощью микротомы. Исследовано 265 срезов.

Количественные данные обработаны статистически с использованием пакетов программ Microsoft Office Excel 2003 и Statistica 6.0.

Латинские названия видов даны по С.К. Черепанову (1995), названия растительных сообществ – по доминантной классификации.

Результаты исследований и их обсуждение.

1. Морфогенез, анатомия и сезонная динамика столонов. Луковичные столоны тюльпанов – недолговечные органы. Сформировавшиеся столоны живут чуть менее одного календарного года. Их зачатки можно обнаружить в сентябре–октябре на основаниях луковиц, где они представлены небольшими вздутиями – бугорками, что придаёт луковицам некоторую асимметричность. Снаружи луковиц зачатки столонов на этом этапе не видны, поскольку их скрывает многослойный защитный чехол из сухих плёнчатых остатков отмерших листьев (Рис. 1). Зачатки столонов соответствуют внутривушечному (эмбриональному) этапу их морфогенеза, который длится около года, поскольку инициация и возникновение примордиев столонов происходит в ещё незрелых почках луковиц задолго до формирования их зачатков.

Весной в апреле с началом надземной вегетации тюльпанов начинается быстрый рост зачатков столонов. Их верхушка пробивает защитный чехол луковицы (Рис. 1) и оказывается в почве. Начинается внепочечный (постэмбриональный) этап морфогенеза столонов. За 1,5–2

толщина 0,2–0,3 см). По выходе из защитного чехла луковицы столоны и громадных по сравнению с ними столонов (средняя длина 7–8 см, громадных по сравнению с ними столонов (средняя длина 7–8 см, обнаруживают ярко выраженный апикальный рост, уподобляясь по этому признаку корням. Это обстоятельство и дало основание К. Goebel (1928) назвать столон корнеподобными выростами, однако их морфология и анатомия резко отличаются от таковых у корней.

Луковичные столоны тюльпанов представляют собой полые трубки, внутри которых проходит полость-канал. В конце канала, т.е. вблизи верхушки столона, расположена почка возобновления, обращённая верхушкой к материнской луковице (Рис. 1).

Растущая верхушка столона состоит из однотипных мелких плотно расположенных клеток. На анатомических срезах этот участок столона напоминает зону деления корня (но без корневого чехлика!). Защитную функцию чехлика выполняет наружная эпидерма столона, клетки которой несут характерные бугорки.

В средней части столона мезофилл состоит из разноразмерных паренхимных, сильно вакуолизированных клеток с многочисленными амилопластами (крахмальными зёрнами). Хорошо выражены

межклетники. Наружная и внутренняя эпидермы мелкоклеточны, не имеют ни кутикулы, ни устьиц. По всей длине столона в его мезофилле проходит 8–12 коллатеральных крупных закрытых проводящих пучков, расположенных кольцом и ориентированных флоэмой наружу. В нижней половине столона (более толстой) располагается «венцом» кольцо из 6–8 мелких коллатеральных пучков (Рис. 2). Е. Jäger (1973) гомологизирует кольцо крупных пучков с проводящей системой листа, а группу мелких пучков – с почечным следом, приросшим к

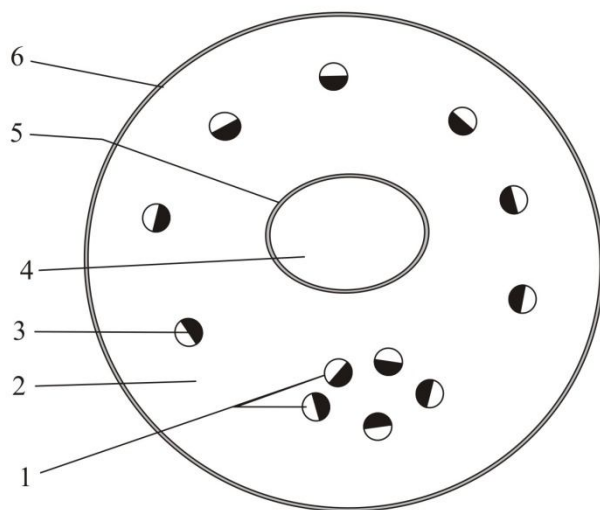


Рис. 2. Схема поперечного среза средней части растущего столона *Tulipa biebersteiniana*.

1. Проводящие пучки от “приросшей” верхушечной почки.
2. Паренхима.
3. Проводящие пучки листа.
4. Полость.
5. Внутренняя эпидерма.
6. Наружная эпидерма. ■ - элементы ксилемы; □ - элементы флоэмы.

кроющему листу. Иными словами, луковичные столоны – это метаморфоз главным образом листа, сросшегося с почкой.

Бросается в глаза различие в числе, размерах и морфологии крахмальных зёрен в проксимальной и дистальной частях столона (Табл. 1). В проксимальной части столона зёрна преимущественно крупные, многочисленные, разноразмерные и морфологически разнородные (простые, сложные, полусложные). В дистальной части зёрна немногочисленные, мелкие, простые. Эти закономерности структуры крахмальных зёрен свидетельствуют, во-первых, о запасающей функции столонов (что не свойственно столонам стеблевого происхождения, таким как у кислицы, картофеля, седмичника), во-вторых, о разных способах перемещения пластических веществ вдоль столона – не только по проводящим тканям пучков (дальний транспорт), но и по паренхиме мезофилла (ближний транспорт).

Таблица 1.

Число крупных, средних и мелких крахмальных зёрен в разных частях столона *T. biebersteiniana* (просмотрено в 55 полях зрения)

Часть столона	Число крупных крахмальных зёрен	Число мелких и средних крахмальных зёрен
Дистальная	47	461
Проксимальная	593	1799

К моменту отцветания тюльпанов (конец апреля – начало мая – в южной части ПВ, середина мая – в северной части ПВ), наступает заключительный этап морфогенеза столонов – старение и отмирание. Проксимальные участки их истончаются, крахмальные зёрна в их клетках исчезают. На дистальном конце происходят обратные процессы – число и размеры крахмальных зёрен увеличивается. Это указывает на то, что в перемещении запасных веществ по столону участвуют наряду с проводящими также и паренхимные ткани.

К середине мая в южной части ПВ и к концу мая – началу июня в северной части ПВ столоны перегнивают полностью, а почки, находящиеся внутри их каналов, разрастаются, увеличиваются в размерах и превращаются в самостоятельно живущие молодые луковичы.

2. Изучение морфологии и функций луковичных столонов в онтогенезе тюльпанов. У проростков, ювенильных и имматурных (р, j, im) особей тюльпанов, имеющих семенное происхождение (т.е. выросших из семян), луковичные столоны относительно короткие и положительно геотропные, т.е. растут отвесно вниз. Их главная функция – углубление почки возобновления, потому их называют столонами углубления (Янишевский, 1934; Troll, 1937; Бочанцева, 1956, 1962; Смирнова, Торопова, 1987; Баранова, 1999). У проростков стolon углубления

формируется из влагалища семядоли, у ювенильных и имматурных растений – из влагалища единственного у них фотосинтезирующего листа. Столоны молодых растений (j, im, v) всегда срastaются с верхушечной (терминальной) почкой. Это было установлено ещё Th. Irmisch (1850) и подтверждено последующими авторами (Troll, 1937; Бочанцева, 1956, 1962; Баранова, 1999). Длина stolона углубления, по нашим данным, колеблется в пределах 2–3 см, а их рост происходит, главным образом, интеркалярно.

Луковицы im-растений обычно достигают оптимальной глубины в 8–12 см (Смирнова, Торопова, 1987), свойственной взрослым (v, g) особям тюльпанов, и тогда погружение почек прекращается, а направление роста stolонов меняется. Они начинают расти горизонтально, и, соответственно, меняется их функция. Теперь stolоны обеспечивают не погружение, а перемещение луковиц по площади ценоза, т.е. осуществляют функцию расселения и придают тюльпанам вегетативную подвижность. Появление у растений одиночных горизонтальных stolонов еще не означает начало вегетативного размножения. Если stolон один, а в материнской луковице отсутствуют боковые (пазушные) почки, то происходит лишь смена биоморф – вегетативно неподвижная биоморфа сменяется вегетативно подвижной, но при этом особи семенного происхождения остаются моноцентрическими. Лишь в тех случаях, когда материнская луковица, кроме stolона, имеет ещё пазушные почки низовых листьев (запасающих чешуй), из которых формируются дочерние луковицы, можно говорить о вегетативном размножении и полицентричности биоморфы тюльпанов.

Переход растений тюльпанов к цветению (т.е. в генеративное онтогенетическое состояние) связан с изменением способа их нарастания: характерное для прегенеративных особей (j, im, v) моноподиальное нарастание, у цветущих (g) сменяется симподиальным, поскольку апикальная меристема верхушечной почки расходуется на формирование цветков. У генеративных растений stolоны (а их может быть 2) формируются из пазушных почек, запасающих чешуй луковицы. Эти боковые stolоны несут соответственно пазушные почки и обеспечивают вегетативное размножение, полицентричность биоморфы и вегетативную подвижность тюльпанов. W. Troll (1937) первым обратил внимание на морфологические и функциональные различия stolонов прегенеративных и генеративных растений тюльпанов и

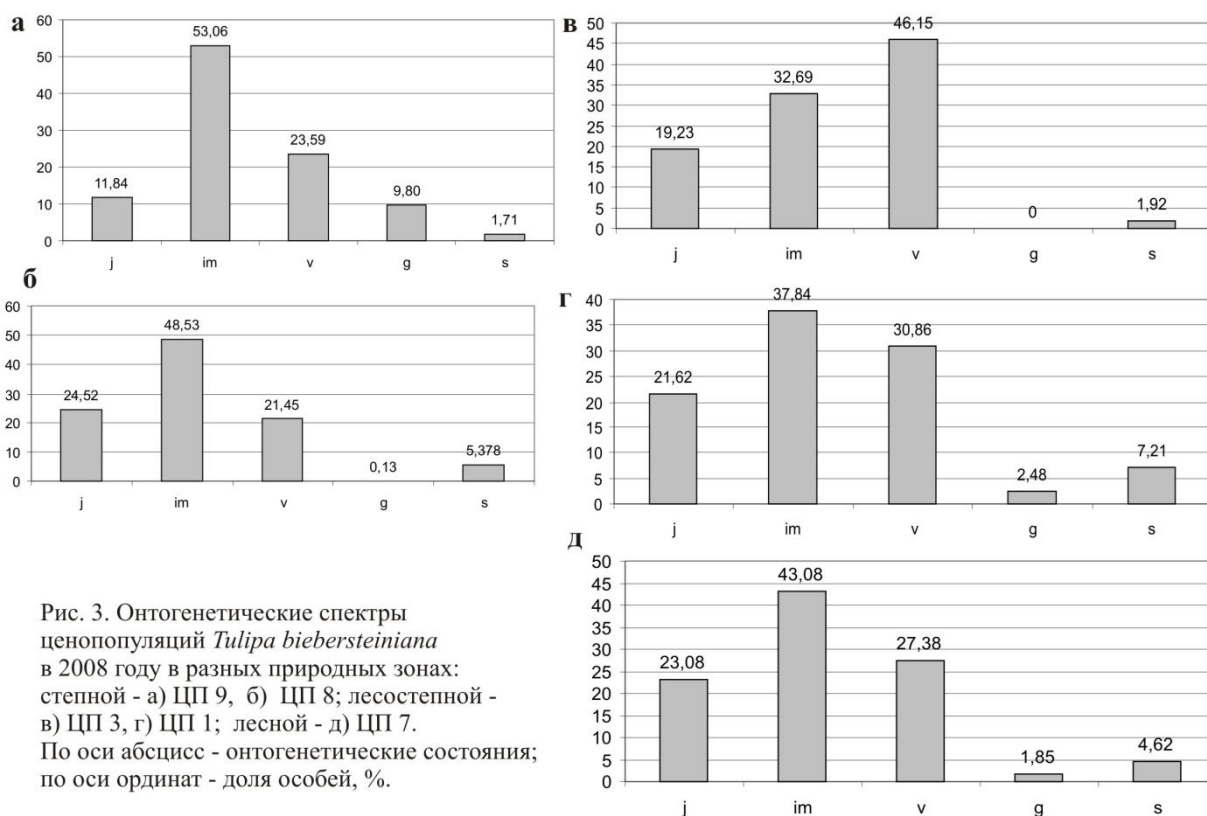
предложил их называть соответственно верхушечными, или терминальными, (несут верхушечную почку) и боковыми, или латеральными (несут пазушную почку). К этому нужно добавить, что верхушечные столоны взрослых вегетативных растений (v) выполняют либо функцию вегетативного размножения (если материнская луковица ветвится и формирует дочерние), либо только перемещают почки возобновления на новое место. Факт столонообразования без вегетативного размножения биологически интересен. В этом случае верхушечные столоны следует называть столонами возобновления и расселения, поскольку их главная функция – перемещение почки возобновления. Таким образом, на разных этапах онтогенеза вегетативное размножение тюльпанов реализуется разными столонами: у прегенеративных растений – верхушечными, у генеративных – боковыми.

В процессе вегетативного размножения появляется сильно омоложенное потомство, онтогенез которого протекает по сокращённому типу (Жукова, 1995), т.е. не включает ряд начальных онтогенетических состояний: так состояние проростка (p) пропускают все растения вегетативного происхождения, ювенильного (j) – имматурные; ювенильного (j) и имматурного (im) – взрослые вегетативные (рис. 1).

3. Роль столонообразования в самоподдержании ценопопуляций тюльпанов. Онтогенетические спектры ЦП *T. biebersteiniana* удивительно константны. Они всегда левосторонние (т.е. в них резко преобладают прегенеративные растения) и остаются таковыми в разных географических и фитоценотических условиях на границах голоареала и в пределах ценоареала, в лесных и луговых фитоценозах, при разной плотности ЦП (Кобозева, 2010) (Рис. 3). Эту особенность ценопопуляционной жизни тюльпанов можно объяснить биологией его размножения – ценопопуляции пополняются исключительно за счёт вегетативного размножения молодых растений –имматурных и виргинильных. Генеративные же особи играют небольшую роль. Их участие в ЦП ничтожно и варьирует от 0 до 9,8%. При этом обнаружено, что репродуктивные процессы затруднены – гинецей часто деформирован, качество семян низкое (Дронова, 1984; Смирнова Торопова, 1987), жизнеспособность пыльцы, по нашим данным, составляет только 1-10% пыльцевых зерна.

Формирование столонов, в том числе и у прегенеративных растений, обеспечивает высокую вегетативную подвижность *T. biebersteiniana*. Столонообразование даёт возможность перемещать луковицы даже у моноцентрических особей, которые не ветвятся и вегетативно не размножаются. Полицентрическую структуру столонообразующих особей тюльпана можно наблюдать лишь весной в течение 1,5–2 недель, пока столоны еще не перегнили. Иными словами, у тюльпана имеет место сезонная полицентричность.

Все эти особенности биологии тюльпанов обеспечивают, во-первых, быструю смену поколений в ЦП, во-вторых, диффузное размещение в них особей, а в целом - высокий уровень динамизма ЦП при их внешнем однообразии.



Выводы

1. Луковичные столоны тюльпанов представляют собой метаморфизированные побеги в форме полых трубок, внутри которых вблизи их верхушки располагаются почки возобновления.

2. В онтогенезе тюльпанов морфология столонов меняется, поскольку в их формировании участвуют разные части побегов. Столоны проростков (р) образуются из влагалища семядоли, срастающейся с почечкой зародыша. У молодых растений (j, im, v) столоны развиваются из влагалища фотосинтезирующего (срединного)

листа, срастающегося с терминальной (верхушечной) почкой. У зрелых цветущих (генеративных) растений (g) столоны возникают из влагалища низовых (запасющих) листьев, срастающихся с пазушной почкой. Следует различать терминальные (с верхушечной почкой) и латеральные (с пазушной почкой) столоны.

3. Столоны полифункциональны и в онтогенезе растений их функция меняется. У проростков (р) и ювенильных (j) растений столоны способствуют погружению в почву почек возобновления, у имматурных (im) и виргинильных растений (v) – перемещению особей в горизонтальном направлении и вегетативному размножению, у взрослых цветущих (генеративных) растений (g) – преимущественно вегетативному размножению. На всем протяжении онтогенеза столоны являются органами запаса питательных веществ и их транспортировки от материнских луковиц к дочерним.

4. Образование столонов не всегда можно оценить как переход растения к вегетативному размножению. Чаще столоны способствуют только перемещению почек возобновления тюльпанов в ценозе как в вертикальном направлении (заглубление в почве), так и в горизонтальном направлении (вегетативная подвижность). Вегетативно размножаются только те растения, которые или имеют по два (и более) столона, или кроме столона ещё и почку (или почки) в материнской луковице.

5. Формирование столонов увеличивает пополнение ценопопуляций тюльпанов молодыми растениями (j, im, v). Вследствие этого в разных экотопах и природных зонах ценопопуляции тюльпанов имеют сходные левосторонние (с преобладанием j, im, v растений) онтогенетические спектры. Кроме того, столоны усиливают динамизм ценопопуляций тюльпанов, способствуя перемещению и диффузному размещению их особей в сообществах, что придаёт популяционной жизни тюльпанов сходство с таковой у однолетних растений.

Резюме: в течение 10 лет (с 1999 по 2009 г.г.) в трёх природных зонах Приволжской возвышенности изучены морфогенез, анатомия и сезонное изменение структуры столонов *T. biebersteiniana*. Прослежено внутри- и внепочечное развитие столонов, особенности их морфологии и функции в зависимости от онтогенетического состояния растений. Установлена полифункциональность столонов (органы не только вегетативного размножения, но и запаса питательных веществ и транспортировки их от материнских луковиц к дочерним). Показано

влияние процессов столонообразования на онтогенетическую и пространственную структуру ценопопуляций тюльпанов.

Литература

- Баранова М.В. Структура, классификация и направления эволюционных преобразований вегетативных органов луковичных растений семейства *Liliaceae* // Бот. журн. 1986. Т. 71. № 10. С. 1308–1320. Баранова М.В. Луковичные растения семейства Лилейных (география, биоморфологический анализ, выращивание). СПб., 1999. 229 с. Бочанцева З.П. Онтогенез тюльпанов // Тр. Ботан. сада АН УзССР. 1956. Вып. 5. С. 71–108. Бочанцева З.П. Тюльпаны. Морфология, цитология и биология. Ташкент, 1962. 406 с. Введенский А.И. Тюльпан – *Tulipa* L. // Флора СССР. М.–Л., 1935. С. 320–364. Гатцук Л.Е. Геммаксиллярные растения и система соподчиненных единиц их побегового тела // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1974. Т. 79. Вып. 1. С. 100–113. Гатцук Л.Е. Унитарные и модульные живые существа: к истории развития концепции // Вестн. ТвГУ. Серия биология и экология. 2008. Вып. 9, № 25 (85). С. 29–41. Гатцук Л.Е., Воронцова Л.М., Чистякова А.А. Выделение трёх уровней жизненного состояния в онтогенезе особей и применение этого метода для характеристики ценопопуляции // Подходы к изучению ценопопуляций и консорций: методическая разработка для студентов биол. спец. М., 1987. С. 7–24. Дронова С.П. Семенное возобновление тюльпана Биберштейна в разных экологических условиях // Бюл. ГБС. 1984. Вып. 130. С. 45–48. Жукова Л.А. Популяционная жизнь луговых растений. Йошкар-Ола, 1995. 224 с. Кобозева Е.А. Биоморфология и популяционная экология луковичных растений в разных природных зонах Приволжской возвышенности (на примере *Tulipa biebersteiniana* Schult. et Schult. fil. и *Lilium martagon* L.). Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Москва, 2010. 22 с. Князев М.С., Куликов П.В., Филиппов Е.Г. Тюльпаны родства *Tulipa biebersteiniana* (Liliaceae) на Южном Урале // Бот. журн. 2001. Т. 86. № 3. С. 109–118. Работнов Т.А. Вопросы изучения состава популяций для целей фитоценологии // Проблемы ботаники. 1950. Вып. 1. С. 465–483. Савиных Н.П. Растение как модульный организм // Ботаника с основами фитоценологии: Анатомия и морфология растений. М. 2007. С. 331–341. Савиных Н.П. Применение концепции модульной организации к описанию структуры растения // Современные подходы к описанию структуры растений. Киров, 2008. С. 47–69. Серебряков И.Г. Морфология вегетативных органов высших растений. М., 1952. 392 с. Серебрякова Т.И. Морфогенез растений и эволюция жизненных форм злаков. М., 1971. 360 с. Серебрякова Т.И. Воспроизведение и размножение. Общие сведения // Ботаника с основами фитоценологии: Анатомия и морфология растений. М. 2007. С. 367–369. Смирнов П.А. Заметки по Придонской флоре // Бюлл. МОИП. Сер. Биол. 1972. Т. 77. Вып. 1. С. 115–127. Талиев В.И. Процесс видообразования у рода *Tulipa* // Тр. по прикладной ботанике, селекции и генетике. 1930. Т. 24. № 2. С. 57–122. Тахтаджян А.Л. Система магнолиофитов. Л., 1987. 439 с. Уранов А.А. Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов // Биол. науки. 1975. № 2. С. 17–29. Черепанов С.К. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб., 1995. 990 с. Шорина Н.И., Кобозева Е.А. Биологическое разнообразие способов погружения в почву почек возобновления геофитов // Принципы и способы сохранения биоразнообразия. Йошкар-Ола. 2010. С. 52–54. Янишевский Д.Е. Из жизни тюльпанов на Нижней Волге // Сов. ботаника. 1934. №3. С. 72–103. Goebel K. Organographie der Pflanzen insbesondere der Archegoniaten und Samenpflanzen. Jena, 1928. 642 s. Jäger E. J. Zur Verbreitung und Lebensgeschichte der Wild tulipa (*Tulipa sylvestris* L.) und Bemerkung Chorologie der Gattung *Tulipa* L. // Hercynia. 1973. Vol. 10. № 4. S. 429–448. Irmisch Th. Zur Morphologie der monokotylyschen Knollen – und Zwiebelgewächse. Berlin, 1850, 286 s. Troll W. Vergleichende Morphologie der bohem Pflanz. Berlin, Borntraeger. Bd. 1. T. 1. 1937. 955 s.

ОСОБЕННОСТИ ЖИЗНЕННОЙ ФОРМЫ КУСТАРНИЧКА

Шутов В. В.

Костромской государственной технологической университет,

г. Кострома, lid@kstu.edu.ru

Жизненная форма кустарничка хорошо адаптирована к существованию в приземной экологической нише (Шутов, 1999; Shutoff, 2000). Небольшая высота кустов и побегов (от 5–7 до 50–90 см) позволяет зимовать этим видам под снежным покровом. Вместе с тем отличительной чертой их биологии, как и у кустарников, является смена осей возобновления или побеговых систем, но в отличие от последних, длительность жизненного цикла ортотропных надземных осей у кустарничков обычно не превышает 5–10 лет (Серебряков, 1964). За счет этой биологической особенности у кустарничков постоянно обновляются надземные оси, что при ограниченных размерах растений и при недолговечности их побегов обеспечивает им довольно долгую сохранность своего места в растительном сообществе. В условиях, неблагоприятных для вегетативного разрастания и

размножения, кустарнички могут длительное время развиваться без смены побеговых систем.

С учетом принципов классификации И.Г.Серебрякова (1964) и его последователей (Мазуренко, Хохряков, 1977; Мазуренко, 1982), кустарнички рассматриваются как тип жизненных форм, включающий в себя деревянистые растения, у которых главная ось имеется лишь в начале онтогенеза, а затем отмирает и сменяется боковыми надземными осями из спящих почек базальной части материнской оси. Укоренившиеся боковые скелетные оси ветвятся, образуя парциальные кусты и побеги. Проведенный нами анализ разнообразия форм роста в этом типе биоморф показал, что необходима более детальная их классификация.

В результате исследования онтогенезов 11 видов лесных и болотных кустарничков можно выделить следующие группы и подгруппы жизненных форм (Рис.).

По габитусу все обследованные кустарнички подразделяются на три группы: деревцевидной, кустовидной и стланичковой формы.

1 группа – деревцевидные формы (деревца) имеют более или менее выраженный ствол и крону, косовосходящее или ортотропное направление ветвей. По габитусу напоминают миниатюрные деревья. Типичный представитель этой группы – черника обыкновенная (*Vaccinium myrtillus* L.). В этой группе деревцевидных кустарничков выделяется подгруппа аэроксильно-семенных кустарничков, которая при переходе видов к партикуляции образует новую подгруппу гипогенно-аэроксильных кустарничков. Кустарнички этой подгруппы составляют явное большинство ценопопуляций черники и брусники (*Vaccinium vitis-idaea* L.), но различаются по происхождению – у черники за счет выхода апикальной части ползучего подземного побега (корневища) на поверхность почвы, а у брусники за счет развития из боковых пазушных почек таких же корневищ, но не выходящих никогда апикальной частью на поверхность почвы. Деревцевидные аэроксильно-семенные кустарнички очень редки, миниатюрнее кустарничков второй подгруппы и, как правило, приурочены к условиям, благоприятным для прорастания семян, то есть к местам нарушенного напочвенного покрова. Стабильность этой группы жизненных форм относительна. В условиях быстро нарастающего мохового покрова или увеличивающегося слоя лесного опада деревцевидная форма переходит в кустовидную, а аэроксильное кущение – в геоксильное.

2 группа – кустовидные формы имеют одновременно несколько стволиков (осей возобновления), возникающих в приземной или подземной зоне кущения. По габитусу они напоминают миниатюрный кустарник. Типичный представитель этой группы – голубика топяная (*Vaccinium uliginosum* L.). В этой группе выделяются 3 подгруппы: аэроксильно-семенная, гипогенно-геоксильная и эпигеогенно-геоксильная.

Кустовидная аэроксильно-семенная подгруппа кустарничков встречается так же редко, как и деревцевидная аэроксильно-семенная подгруппа. Типичным представителем кустовидных гипогенно-геоксильных кустарничков является подбел многолистный (*Andromeda polifolia* L.), а эпигеогенно-геоксильных – голубика топяная. В первом случае куст развивается из почек подземных побегов и зона кушения его находится в почве, а во втором – куст развивается из почек надземных побегов, принявших плагитропное направление роста и погруженных в мох или подстилку. При этом зона кушения втягивается придаточными корнями глубже в почву. Полегание и укоренение стволиков и отдельных ветвей у кустовидных эпигеогенно-геоксильных кустарничков приводит часто к образованию рыхлых кустов. У гипогенно-геоксильных кустарничков новые стволики возникают в почве из спящих почек базальной части куста или из верхушечных и боковых почек гипогенных корневищ. У последних стволик обладает большей самостоятельностью, чем у аэроксильных кустарничков, так как он погружен в почву и формирует свою собственную придаточную корневую систему. Стабильность кустарничков кустовидной формы также довольно относительна, например в условиях сильного увлажнения и развития плотного сфагнового покрова голубика принимает стланичковую форму, а в условиях умеренного увлажнения подбел часто имеет деревцевидную форму, гипогенное происхождение и аэроксильное кушение.

3 группа – стланичковые формы имеют наземные ползучие побеги разной длины и ортотропные (1–2-летние) невысокие (до 10 см) побеги, в основном, репродуктивного назначения. На второй–третий годы они также полегают и укореняются, образуя новые ползучие побеги. Типичные представители этой группы – клюква болотная (*Oxycoccus palustris* L.) и линнея северная (*Linnaea borealis* L.). Стланичковые жизненные формы формировались в условиях угрозы постоянного погружения в нарастающий сфагнум (клюква) или растительный опад (линнея). У клюквы способность постоянно уходить от погружения в мох и торф закреплена генетически, поэтому при выращивании ее на чистом торфе в культуре базальные части ее побегов постепенно теряют листья и через 3–4 года отмирают, если их не присыпать новыми порциями торфа. На объектах осушения можно наблюдать ежегодную гибель многих куртин клюквы именно по этой причине, так как моховой покров в условиях осушения деградирует.

Стланичковая форма позволяет кустарничкам лучше сохранять влагу и занимать самый прогреваемый припочвенный слой воздуха, но в то же время самый мозаичный по термическому режиму и самый заморозкоопасный (Шутов, 1999). Эта группа жизненных форм наиболее стабильная. Виды кустарничков стланичковых форм не переходят в деревцевидные и кустовидные формы. Среди этой группы выделяются также 3 подгруппы: аэроксильно-семенная, эпигеогенно-геоксильная и

эпигеогенно-аэроксильная. В отличие от предыдущих групп стланичковые аэроксильно-семенные кустарнички могут самостоятельно образовывать ценопопуляции и встречаются часто, особенно у толокнянки обыкновенной (*Arctostaphylos uva-ursi* (L.) Spreng.) и водяники черной (*Empetrum nigrum* L.).

В борах с большой примесью березы побеги толокнянки покрываются лесным опадом, укореняются и втягиваются в почву, теряя в дальнейшем связь с главным корнем. В этом случае они становятся эпигеогенно-геоксильными вегетативно-подвижными кустарничками. Наземные побеги клюквы и линнеи образуют придаточные корни при каждом соприкосновении узлов стебля с почвой или со мхом, т.е. жизненная форма их преимущественно эпигеогенно-аэроксильная сильно вегетативно подвижная.

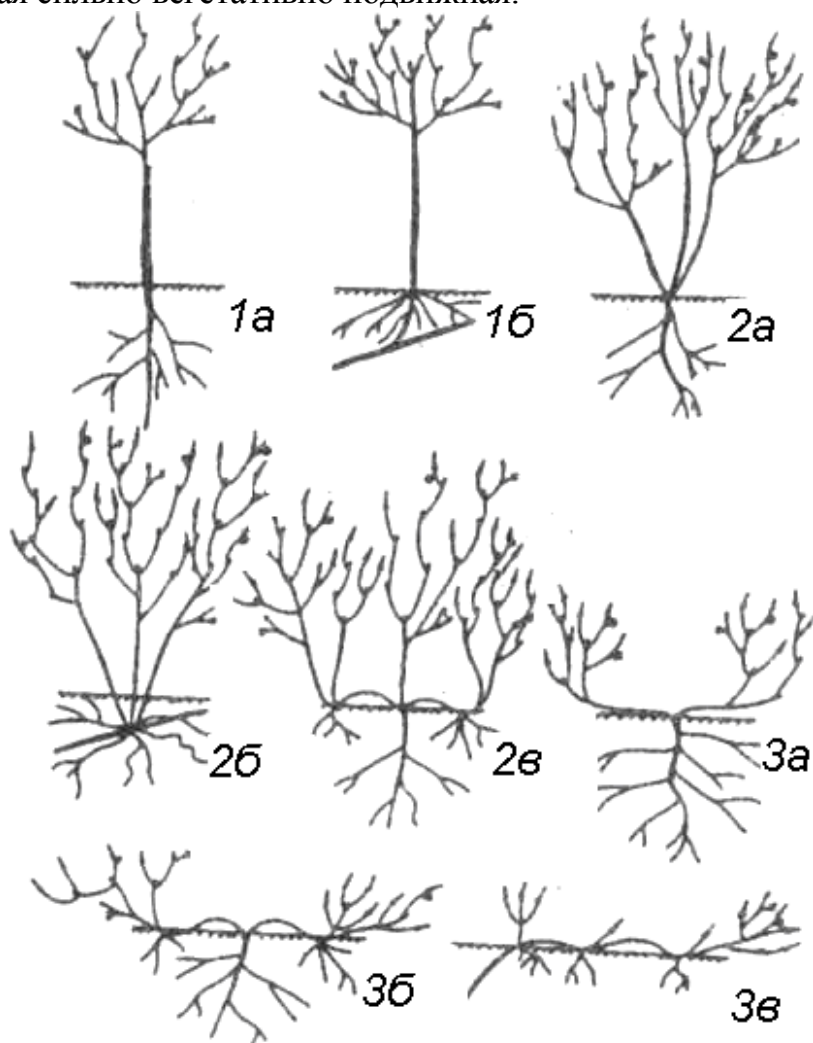


Рис. Жизненные формы кустарничков:

- 1 – деревцевидные формы: 1а – аэроксильно-семенная;
 1б – гипогенно-аэроксильная.
 2 – кустовидные формы: 2а – аэроксильно-семенная;
 2б – гипогенно-геоксильная;
 2в – эпигеогенно-геоксильная.
 3 – стланичковые формы: 3а – аэроксильно-семенная;
 3б – эпигеогенно-геоксильная;
 3в – эпигеогенно-аэроксильная.

Таким образом, установлено, что по габитусу кустарничковые растения не выходят за пределы трех основных групп биоморф: деревцевидной, кустовидной и стланичковой. Во всех этих группах выделяется подгруппа аэроксильно-семенных кустарничков. Кустарнички деревцевидной формы в основном представлены гипогенно-аэроксильной, кустовидной - гипогенно-геоксильной и эпигеогенно-геоксильной, стланичковой - эпигеогенно-геоксильной и эпигеогенно-аэроксильной подгруппами. Наиболее стабильной является стланичковая группа биоморф кустарничков, стабильность деревцевидной и кустовидной жизненной формы относительна и может меняться в зависимости от условий местообитания.

Литература

- Мазуренко М.Т. Жизненные формы вересковых кустарничков// Бюл. МОИП. – 1982. – Т.87. – № 3. – Отд.биол. – С.46–57.
Мазуренко М.Т., Хохряков А.П. Структура и морфогенез кустарничков. – М.: Наука, 1977. – 160с. Серебряков И.Г. Жизненные формы растений и их изучение// Полевая геоботаника. – М.–Л.: Наука, 1964. – Т.3. – С.146–205. Шумов В.В. Особенности поведения вида в условиях подавленного семенного возобновления// Вест. КГТУ. – 1999. – № 1. – С.7–9. Shutoff V. The system of shrubbery adaptive reactions on the depressed seed renewal// Problems of rational utilization and reproduction of berry plants in boreal forests on the eve of the XXI century: Proceedings of the International conference. – Gomel-Glubokoye, Belarus, 2000. – P. 102–104.

Актуальные проблемы популяционной экологии животных.

ТРАНСФОРМАЦИЯ КАРАБИДОФАУНЫ (*COLEOPTERA*, *CARABIDAE*) НА СТАДИЯХ ВТОРИЧНОЙ СУКЦЕССИИ ЛЕСНЫХ ВЫРУБОК

Анциферов А. Л.¹, Полежаева А. Ю.²

¹ООО «Экоперспектива», г. Кострома, ancifer.ost@yandex.ru

²Костромской государственный университет им. Н.А. Некрасова

Вырубка леса ведет к резким изменениям экологических условий в биотопе, что, в свою очередь, отражается на структуре хищной мезофауны (в частности, представителей семейства жуужелиц – *Carabidae*). Ее роль как регулятора численности вредителей представляет большой практический интерес. Многими исследователями показана зависимость распределения жуужелиц от почвенно-микроклиматических условий и растительного покрова (Грюнталь, 2008).

Данная работа проводилась в летний сезон 2000 г. в двух исходных типах леса с прилегающими рубками разных возрастов и спустя 10 лет (в 2010 г.) на территории тех же биотопов. Изучаемые территориальные объекты расположены в окрестностях д. Татариново и д. Денежниково Костромского района Костромской области.

Для выявления видового состава и динамической плотности популяций жуужелиц использовался стандартный метод почвенных ловушек Барбера (Barber, 1931).

На основании лесорастительного описания выбранные биотопы охарактеризованы следующим образом: 1) ельник-кисличник с рубкой 1-летнего возраста, на период 2000 года (далее ельник-кисличник -'00); 2) тот же биотоп по истечении 10 лет на период 2010 года (далее ельник-кисличник-'10) с 10-летней рубкой соответственно; 3) сосняк-черничник с рубкой 5-летнего возраста на период 2000 года (далее сосняк-черничник-'00); 4) тот же биотоп по истечении 10 лет на период 2010 года (далее сосняк-черничник-'10) с 15-летней рубкой соответственно.

За время проведения исследований всего отловлено и учтено 8202 особи жуужелиц 59 видов из 25 родов. Видовой состав жуужелиц в ельнике-кисличнике-'00 представлен 22 видами, из которых *Pterostichus*

oblongopunctatus (Fabricius, 1787) отличается наибольшей уловистостью – 12,3 экз./100 л.-с., что составляет 38,8 % от общего числа особей. По шкале О. Ренконена (Renkonen, 1938) данный вид отнесен к числу доминантных, наряду с *Carabus hortensis* (Linnaeus, 1758) – 12,5 % (3,9 экз./100 л.-с.), *Calathus micropterus* (Duftschmid, 1812) – 11,6 % (3,7 экз./100 л.-с.), *Trechus secalis* (Paykull, 1790) – 8,8 % (2,8 экз./100 л.-с.), *Amara brunnea* (Gyllenhal, 1810) – 6,9 % (2,2 экз./100 л.-с.) и *Harpalus laevipes* (Zetterstedt, 1828) – 5,8 % (1,8 экз./100 л.-с.). Суммарный состав доминантных видов жуужелиц ельника-кисличника-’00 составил 31,8 % от общей массы. Доли субдоминантов и редких видов в данном биотопе составляют 22,7 % и 45,5%, соответственно.

В биоценозе сосняка-черничника-’00 отмечено 17 видов жуужелиц. При этом самым многочисленным видом является *Pterostichus niger* (Schaller, 1783). Его доля от общей массы жуужелиц составила 26,8 % при уловистости 6,4 экз./100 л.-с. Среди доминантов также отмечены *C. hortensis* – 22,1 % (5,3 экз./100 л.-с.), *T. secalis* – 13,6 % (3,2 экз./100 л.-с.), *Carabus glabratus* (Paykull, 1790) – 8,1 % (1,9 экз./100 л.-с.), *C. micropterus* и *A. brunnea* – по 5,5 % каждый (по 1,3 экз./100 л.-с.). Состав доминантов, как и весь видовой состав сосняка-черничника-’00 отличаются от таковых в ельнике-кисличнике-’00. В целом, распределение обилий видов разных категорий в сосняке-черничнике-’00 равномерно: по 35,3 % – у доминантов и субдоминантов, 24,4 % – у редких видов.

Суммарный показатель динамической плотности карабидофауны в ельнике-кисличнике-’00 и сосняке-черничнике-’00 (в сборах 2000 года) составил 32,4 и 23,7 экз./100 л.-с. соответственно.

Вырубка леса отражается на структуре хищной мезофауны. Так, на однолетней вырубке в ельнике-кисличнике-’00 разрушается лесная группировка и формируется население, типичное для молодых вырубок. Общее число видов при этом не снижается, а напротив, увеличивается с 22 до 31. Исчезают или заметно уменьшаются в обилии характерные – эуценные, по терминологии Р. Даждо (Даждо, 1975), лесные виды жуужелиц: *C. hortensis*, *C. glabratus*, *C. micropterus*, *Cychrus caraboides* (Linnaeus, 1758). Снижается уловистость *P. oblongopunctatus* и *A. brunnea* – преферентные для ельника-кисличника-’00 виды. Однако, при этом, в массе появляются луговые мезофиллы *Bembidion lampros* (Herbst, 1784), *Poecilus versicolor* (Sturm, 1824), *Poecilus lepidus* (Leske, 1785), *Poecilus cupreus* (Linnaeus 1758), *Agonum sexpunctatum* (Linnaeus 1758), *Calathus melanocephalus* (Linnaeus, 1758) и др.

В результате сплошной вырубki древостоя заметно возрастает уловистость *T. secalis* и *Calathus erratus* (C. R. Sahlberg, 1827) – виды тихоценные (Дажo, 1975) для исходного типа леса – нередко встречающиеся в лесном биотопе, но предпочитающие однолетнюю вырубку.

Вырубka в ельнике-кисличнике-’00 заметно повлияла на структуре доминирования в сообществе жужелиц. Доля доминантов сократилась с 31,8 % до 19,3 %, но вдвойне возросло количество субдоминантов – с 22,7 % до 42,0 %, что явилось следствием исчезновения с вырубki эуценных лесных видов и снижения численности тихоценных.

Вырубka в сосняке-черничнике-’00 отличается по типологии и возрасту от таковой в ельнике-кисличнике-’00, имея уже 5-летний возраст и вейниковый тип растительной ассоциации. Несмотря на это процессы трансформации карабидофауны имеют схожие тенденции. Видовое богатство и общая численность жужелиц на территории вырубki выше таковых в исходном типе леса. Количество видов увеличивается на 8, уловистость возрастает с 23,7 до 35,6 экз./100 л.-с. Вместе с тем характер изменений карабидофауны проявляет и ряд индивидуальных особенностей. Эуценные лесные виды (представители рода *Carabus*, а также, *C. caraboides*, *A. brunnea*) закономерно покидают вырубку. При этом происходит заселение изменившейся местности новыми видами, некоторые из которых становятся доминантными (*C. erratus*, *Harpalus rufipes* (De Geer, 1774), *P. lepidus*). Лесные доминирующие виды, такие как *P. niger* и *T. secalis* также заметно реагируют на резкие изменения условий, но разнонаправлено.

По истечении десятилетнего периода в ходе естественного лесовозобновления произошло естественное замещение одного сообщества другим. На вырубке в ельнике-кисличнике-’10, по сравнению с исходной стадией сукцессии (2000 г.), наблюдается небольшое сокращение видового разнообразия – с 31 до 28 видов. При этом обилие заметно возросло – с 34,3 до 52,0 экз./100 л.-с. Однако, по сравнению с контрольным участком леса видовое богатство карабидоценоза на 10-летней вырубке по-прежнему остается более высоким. Обилие же выше в ельнике-кисличнике-’10 по сравнению с вырубкой (81,5 и 52,0 экз./100 л.-с., соответственно).

На вырубке в сосняке-черничнике-’10 характер изменений имеет свои отличия. Видовое разнообразие на вырубке спустя десять лет (от 5-летнего возраста) заметно увеличилось – с 25 до 38 видов. Можно предположить, что в данной вырубке стадия миграции (заселение

первыми, пионерными формами жизни), по Ф. Клементсу (Clements, 1916), по истечении 15 лет от фазы обнажения (появление незаселенного пространства) еще не завершена, в отличие от 10-летней вырубki в ельнике-кисличнике-’10.

В ельнике-кисличнике-’10 главным доминантом стал *P. oblongopunctatus* – 18,5 экз./100 л.-с. Обилие *T. secalis* снижается, но остается на высоком уровне – 3,9 экз./100 л.-с. *Carabus nemoralis* (O. Müller, 1764) становится вторым по численности доминантом – 7,3 экз./100 л.-с. Уменьшается в численности и *C. micropterus*, более тяготеющий, по-видимому, к условиям открытых стаций 1-летней вырубki. Важным признаком характерных изменений биоценоза 10-летней вырубki стало появление на ее территории в значительном количестве лесного вида *C. hortensis* (3,2 экз./100 л.-с.).

Десятилетний интервал между сукцессионными сериями 5-летней и 15-летней вырубki в сосняке-черничнике выявил ряд значительных преобразований в структуре сообщества жуужелиц. Большое количество видов лугово-полевого типа (*Cicindela campestris* (Linnaeus, 1758), *P. versicolor*, *P. cupreus*, *A. aenea*, *H. rufipes*, *Harpalus affinis* (Schrank, 1781) и др.) резко снижают свою численность, либо вообще исчезают.

В целом, в составе доминантного комплекса карабидофауны в биотопе 15-летней вырубki сосняка-черничника и 10-летней вырубki ельника-кисличника наблюдается определенное сходство. В числе доминантов – *P. oblongopunctatus* – 20,3 экз./100 л.-с., *Pterostichus melanarius* (Illiger, 1798) и *C. nemoralis* – по 11,0 экз./100 л.-с.

В итоге исследований по данному направлению выявлен ряд основных закономерностей. В ходе первоначального формирования растительного покрова после рубок в связи с резким изменением режимов освещения, увлажнения, теплообмена происходит разрушение лесной ассоциации карабид и формируется комплекс населения жуужелиц, характерный для лугово-кустарниковой растительности и отличающийся более высокими показателями видового богатства и обилия.

За десятилетний период в ходе естественного лесовозобновления отмечается закономерный переход от экзозоогенетического типа сукцессии к эндозоогенетическому. Сообщество жуужелиц в данном процессе претерпевает соответствующую трансформацию своей структуры.

Литература

Арнольди К.В., Матвеев В.А. Население жуужелиц (Carabidae) еловых лесов у южного предела тайги (Марийская АССР) и изменение ее на вырубках // Экология почвенных беспозвоночных / Под ред. К.В. Арнольди, В.А. Матвеева. М.: Наука, 1973. С. 131–143. Грюнталь С.Ю. Организация сообществ жуужелиц (Coleoptera, Carabidae) лесов Восточно-Европейской (Русской)

ВЛИЯНИЕ ФРАГМЕНТИРОВАННОСТИ МЕСТООБИТАНИЙ НА РАЗНООБРАЗИЕ ПТИЦ ДЬЯКОВСКОГО ЛЕСА

Батова О. Н., Рыженкова Е. Н.

Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, г.
Москва, batova_olga@mail.ru

Проблема влияния фрагментации ландшафта на биоразнообразие широко обсуждается в мировой литературе (Brottons et al, 2004; Fahrig, 2007; Vermaat et al, 2008, Хански, 2010). В первую очередь, это связано распространением агроландшафтов в лесной зоне, где возникающие вследствие хозяйственного использования изначально лесных территорий местообитания оказываются зачастую совершенно непригодными для обитания лесных видов (Heikkinen et al., 2004; Bennett et al., 2006). Вопрос рационального природопользования заключается в том, какого размера фрагменты лесного ландшафта достаточны для поддержания устойчивой популяции лесных видов животных, и какое расстояние между этими фрагментами допустимо для свободного обмена особями между возникающими во фрагментах группировками (Bennett et al, 2006). Широкое распространение в этом аспекте получила теория метапопуляций (Fahrig, 2007).

Птицы, особенно перелетные, в ряду таких исследований стоят несколько особняком: способность к полету позволяет им преодолевать значительные расстояния за короткий промежуток времени, и значит, проблема обмена особями стоит не столь остро (Хански, 2010). Однако, многочисленные исследования показывают, что и для птиц проблема фрагментации актуальна. В тех случаях, когда эффект фрагментации обнаруживается, на видовое богатство и разнообразие птиц наибольшее влияние оказывает размер фрагмента (Stratford, Stouffer, 1999; Bouliner et al., 2001). Способность поддерживать устойчивую, размножающуюся группировку неодинакова у разных видов: размер минимально достаточного участка леса сильно варьирует между видами и зависит от нескольких видовых характеристик. Отдельного внимания заслуживают птицы, приуроченные к опушкам и нарушениям лесного покрова: порой

фрагментация до определенного предела повышает относительную численность популяции (Robinson, Robinson, 1999; Hobson, Bayne, 2000).

Следует заметить, что негативное влияние фрагментации на видовое богатство не всегда удается показать. Авторы объясняют такое отсутствие связи, как правило, с трех позиций. Либо масштаб фрагментации незначителен (например, избирательная рубка); фрагменты остаются связанными, и тогда лесные виды не испытывают влияния; а порой видовое богатство даже увеличивается за счет видов опушечного комплекса (Robinson, Robinson, 1999; Lindenmayer et al., 2002). В других случаях роль играет выбор масштаба исследований. Наконец, не столь многочисленны многолетние исследования (Shmiegelow et al., 1997; Mason, 2001; Bennett et al., 2006).

Дьяковский лес – удобная модель для исследования влияния на биоразнообразие естественной фрагментации ландшафта. Это островной лесной массив, расположенный в зоне сухих степей, который представляет собой совокупность лесных колков с разным составом древесно-кустарниковых пород и разного размера – от 0,1 до 10 га и более. Промежутки между колками заняты участками зональной ковыльно-злаковой степи, непригодными для гнездования лесных видов птиц. При этом массив леса как таковой значительно отделен от других лесных участков степными сообществами: в зоне досягаемости находятся лишь монокультурные лесозащитные полосы. Таким образом, в задачи работы входило изучить видовой состав воробьиных и дятлообразных птиц фрагментов леса различной площади, а также оценить влияние опушечных комплексов на видовое разнообразие.

Работа выполнена в Краснокутском районе Саратовской области на территории Дьяковского леса (с. Дьяковка, 50°31' с.ш., 46°47' в.д.). Материал собран в апреле-августе 2008-2011гг. Дьяковский лес представляет собой самый южный островной лесной массив Европейской России, расположенный в подзоне сухих степей на крайнем юге Саратовского Заволжья по границе с Волгоградской областью. Лесной массив представлен «островками» берёзовых (*Betula pendula* Roth.), осиновых (*Populus tremula* L.) и дубовых (*Quercus robur* L.) древостоев. На общей покрытой лесом площади в 8056 га насчитывается более 1100 подобных фрагментарных участков леса. По опушкам островки леса («колки») нередко окаймлены густым бордюром кустарниковых зарослей, состоящим из боярышника обыкновенного (*Crataegus rhipidophilla* Gand.), спиреи городчатой (*Spiraea crenata* L.), терна (*Prunus spinosa* L.).

Промежутки между колками заняты открытыми степными участками (Неронов, 2005).

Данные для оценки видового разнообразия птиц отдельных фрагментов получены с помощью точечного учета на постоянных участках. Для колков небольшого размера использовали одну учетную точку, в крупных колках учетные точки располагались через каждые 50 м. В течение мая-июня каждый фрагмент был обследован не менее 6 раз. Гнездящимися на территории колка считались птицы, обнаруженные не менее чем в 3-х учетах с явными признаками территориального поведения, а также в случае обнаружения гнезда. При возникновении сомнений относительно статуса птицы в данном колке проводили картирование территорий и целенаправленный поиск гнезд. Проанализирован видовой состав птиц 32 фрагментов, отнесенных к одному из 4-х размерных классов. В качестве основного показателя использовали число видов птиц, обнаруженных на гнездовании в колках каждого размерного класса.

Для оценки влияния опушечного эффекта использованы материалы площадочного учета с картированием гнездовых территорий (Tomiałojć, 1980). Выделено 3 варианта местообитаний: сплошной лес, опушка и кустарниковые заросли по краям лесных колков. На учетной площадке были случайным образом выделены квадраты размером 50 на 50 м 3-х типов: включающие только сплошной лесной массив; включающие лес и опушку; включающие лес, опушку и кустарниковые заросли. Доля лесного местообитания занимала не менее 1/3 площади квадрата. В качестве показателя учитывали число видов, гнездовые участки которых занимают не менее 0,1 площади квадрата. Проанализированы данные по 20 квадратам каждого типа, данные по каждому квадрату усреднены за 4 года наблюдений.

Всего в процессе наблюдений в пределах модельных лесных участков обнаружено на гнездовании 30 видов воробьиных и дятлообразных птиц: большой пестрый дятел (*Dendrocopos major* L.), малый пестрый дятел (*Denrocopos minor* L.), вертишейка (*Jynx torquilla* L.), лесной конек (*Anthus trivialis* L.), обыкновенный жулан (*Lanius collurio* L.), иволга (*Oreolus oreolus* L.), сойка (*Garrulus glandarius* L.), садовая камышевка (*Acrocephalus dumetorum* Blyth.), зеленая пересмешка (*Hippolais icterina* Vieill.), северная бормотушка (*Hippolais caligata* Licht.), садовая славка (*Sylvia borin* Bodd.), серая славка (*Sylvia communis* Lath.), славка-завирушка (*Sylvia curruca* L.), теньковка (*Phylloscopus collybita* Vieill.), мухоловка-пеструшка (*Ficedula hypoleuca* Pall.), серая мухоловка

(*Muscicapa striata* Pall.), обыкновенная горихвостка (*Phoenicurus phoenicurus* L.), обыкновенный соловей (*Luscinia luscinia* L.), варакушка (*Luscinia svecica* L.), певчий дрозд (*Turdus philomelos* L.), черный дрозд (*Turdus merula* L.), длиннохвостая синица (*Aegithalos caudatus* L.), лазоревка (*Parus caeruleus* L.), большая синица (*Parus major* L.), полевой воробей (*Passer montanus* L.), зяблик (*Fringilla coelebs* L.), зеленушка (*Chloris chloris* L.), черноголовый щегол (*Carduelis carduelis* L.), дубонос (*Coccostrastes coccostrastes* L.), обыкновенная овсянка (*Emberiza citronella* L.).

По результатам наших исследований выявлена связь видового богатства птиц с площадью фрагмента леса (Рис. 1). При этом следует заметить, что в самых крупных колках встречаются все виды, зарегистрированные в процессе исследований, т.е. нет видов, для которых крупный размер лесного фрагмента нежелателен. В то же время видовое разнообразие значительно увеличивается при увеличении площади фрагмента до 3 га, а затем увеличение числа видов незначительно и находится в пределах межгодового разброса. Таким образом, участок леса площадью в 3 га можно считать достаточным для регулярного гнездования в нем практически всех видов мелких лесных птиц, обитающих в Дьяковском лесу. Фрагментация меньшего масштаба отрицательно сказывается на разнообразии птиц.

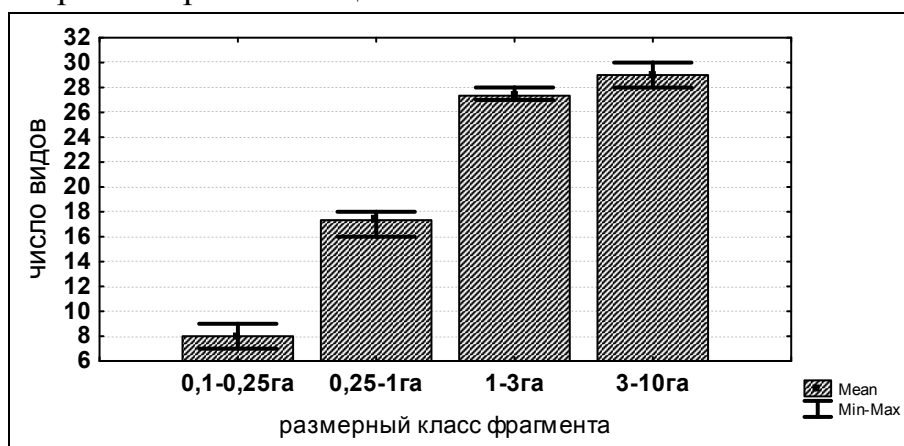


Рис. 1. Зависимость числа гнездящихся видов птиц от размера фрагмента леса.

Опущенный эффект, как правило, увеличивает видовое разнообразие за счет, во-первых, усложнения вертикальной структуры растительности, и, во-вторых, привлечения видов-специалистов экотонных местообитаний (Коровин, 2007). Наличие в учетном квадрате опушки достоверно (t-критерий Стьюдента, $p < 0,001$) увеличивает разнообразие видов в нем (Рис. 2). Преимущественно это происходит за счет видов, на всем пространстве ареала приуроченных к экотонам, таких как лесной конек,

обыкновенная овсянка, славка-завирушка и теньковка. В то же время виды, обитающие преимущественно внутри леса, такие как певчий и черный дрозды, серая мухоловка, горихвостка и др., не избегают близости опушек, хотя их участки и занимают, как правило, лесную часть учетного квадрата. Наличие по окраинам колков полосы кустарников привлекает виды кустарниковых зарослей: в первую очередь, серую славку, садовую камышевку, бормотушку и жулана. В лесную часть колка участки этих видов практически не заходят, даже если фрагмент леса размером всего 0,25-0,5 га. При этом гнезда могут располагаться как в самой полосе кустарников, так и на опушке, редко глубже 3-5 метров внутрь леса, но для кормежки эти виды используют преимущественно кустарниковые заросли, расположенные на открытом пространстве, а не под пологом леса. Заметим также, что во включающих опушку с полосой кустарниковых зарослей учетных квадратах на собственно лесную часть приходится не более половины площади. Следовало бы предположить, что типичные лесные виды будут реже использовать эту территорию. И действительно, значительная часть лесных специалистов, таких как соловей, дрозды, мухоловки, пересмешка и т.д., практически не гнездится здесь. Таким образом, дальнейшего увеличения видового богатства птиц не происходит: оно даже несколько ниже, чем в квадратах «лес-опушка», хотя различия недостоверны (t-критерий Стьюдента, $p < 0,4$). Тем не менее, видовое богатство этих фрагментов достоверно выше, чем чисто лесных. В целом можно утверждать, что наличие опушек, как относительно простой структуры, так и сложных, с полосой кустарника по краю, значительно увеличивает видовое разнообразие мелких лесных птиц.



Рис. 2. Зависимость числа гнездящихся видов птиц от местообитания.

Таким образом, естественная фрагментация лесного ландшафта, свойственная Дьяковскому лесу, оказывает разнонаправленное влияние на разнообразие мелких лесных птиц. С одной стороны, уменьшение размера

фрагмента леса вызывает уменьшение числа видов, способных использовать его в качестве гнездового участка. При этом критическим следует считать уменьшение фрагмента до 1 га – видовое богатство в этом случае падает в 2 и более раз. Кроме того, падает и стабильность видового состава каждого фрагмента, хотя имеющихся данных достаточно лишь для того, чтобы говорить об имеющейся тенденции. Заметим также, что максимальное увеличение размеров фрагмента, известное для Дьяковского леса, не вызывает исчезновения отдельных видов, как этого можно было бы ожидать.

В то же время, естественная мозаичность ландшафта, связанная с обилием и разнообразием экотонных местообитаний, несомненно, повышает как видовое богатство, так и разнообразие птиц, гнездящихся в Дьяковском лесу. Помимо чисто лесных видов, таких как дятлы, мухоловки, синицы, которые за пределами лесного массива в районе исследований встречаются лишь в приречных местообитаниях р. Еруслан и, реже, в лесополосах, здесь широко представлены и другие экологические группы. Так, группа опушечных видов, куда входят теньковка, обыкновенная овсянка, лесной конек, славка-завирушка и другие, достигает в пределах Дьяковского леса очень высокой численности, тогда как в окрестных степных ландшафтах практически не встречается. Кроме того, кустарниковый бордюр привлекает целый ряд видов.

Таким образом, максимальное разнообразие видов достигается в крупных (более 1га) фрагментах с хорошо выраженной опушкой и кустарниковым бордюром. Как уменьшение размеров фрагмента (в том числе и искусственное, путем рубок), так и разрушение структуры опушечного комплекса приводит к резкому сокращению видового богатства птиц в пределах островного лесного массива, расположенного на юге степной зоны Заволжья.

*Работа выполнена при поддержке Программы фундаментальных исследований президиума РАН
“Биологическое разнообразие”.*

Литература

- Коровин В.А. Опушечный эффект и его роль в формировании пространственной структуры населения птиц агроландшафта // Сиб. экол. журн. – 2007. – Т. 14, № 4. – С. 577-586. Неронов В.В. Роль островных лесов в формировании фауны млекопитающих сухостепных ландшафтов // Бюлл. МОИП, Отд. биол. – 2005. – Т. 110, № 4. – С. 34 – 40. Хански И. Ускользающий мир: Экологические последствия утраты местообитаний (Пер. В.И. Ланцова, С.В. Чудова) // М.: КМК. – 2010. – 340 с. Bennett, A.F., Radford, J.T., Haslem, A. Properties of land mosaics: Implications for nature conservation in agricultural environments // Biological Conservation. – 2006. – Vol. 133. – P. 250–264. Boulinier T., Nichols J.D., Hines J.E., Sauer J.R., Flather C.H., Pollock K.H., Forest fragmentation and bird community dynamics: Inference at regional scales // Ecology. – 2001. – Vol. 82. – P. 1159-1169. Brotons L., Herrando S. Factors affecting bird communities in fragments of secondary pine forests in the North-Western Mediterranean Basin // Acta Oecologica. – 2001. – Vol. 22. – P. 21–31. Brotons L., Herrando S., Martin J. Bird assemblages in forest fragments within Mediterranean mosaics created by wild fires // Landscape Ecology. – 2004. – Vol. 19. – P. 663-675. Fahrig L. Landscape heterogeneity and metapopulation dynamics // J. Wu, Hobbs, eds., Key Topics in Landscape Ecology / Cambridge, UK: Cambridge University Press. – 2007. – P. 78-91. Heikkinen R.K., Luoto M., Virkkala R., Rainio K. Effects of habitat cover, landscape structure and spatial variables on the abundance of birds in an agricultural–forest mosaic // J. Appl. Ecol. – 2004. – Vol. 41. – P. 824–835. Hobson K. A., Bayne E.M. Effects of forest fragmentation by agriculture on avian communities in the southern boreal mixedwoods of western Canada // Wils.Bull. – 2000. – Vol. 112. – P.373-387. Lindenmayer D.B., Cunningham R.B., Donnelly C.F., Nix H., Lindenmayer B.D. Effects of forest fragmentation on birds assemblages in a novel landscape context // Ecological Monographs. – 2002. – Vol. 72(1). – P. 1–18. Mason C.F. Woodland area, species turnover and the conservation of bird assemblages in lowland England // Biodiversity and Conservation. – 2001. – Vol.10. – P. 495–510. Robinson V.D., Robinson S.K. Effects of selective logging on forest bird populations in a fragmented landscape // Conservation Biology. – 1999. – Vol. 13

(1). – P. 58–66. Schmiegelow, F. K. A., Machtans C. S., Hannon S.J. Are boreal birds resilient to forest fragmentation? An experimental study of short-term community responses // Ecology. – 1997. – Vol. 78. – P. 1914-1932. Stratford J.A., Stouffer P.C. Local extinctions of terrestrial insectivorous birds in a fragmented landscape near Manaus, Brazil // Conservation Biology. – 1999. – Vol. 13. – P.1416-1423. Tomialojc L. The combined version of mapping method // Proc. VI Intern. Conf. Bird Census Work / Gottingen. – 1980. – P. 92-106. Vermaat J.E., Vigneau N., Omtzigt N. Viability of meta-populations of wetland birds in a fragmented landscape: testing the key-patch approach // Biodiversity and Conservation. – 2008. – Vol. 17. – P. 2263-2273.

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ПОПУЛЯЦИЙ *GYROPHAENA GENTILIS* (COLEOPTERA; STAPHYLINIDAE) В ЛЕСНЫХ АССОЦИАЦИЯХ СМОЛЕНСКОЙ ОБЛАСТИ

Войтенкова Н. Н.

Смоленский государственный университет, г. Смоленск, voitenkova@bk.ru

Наиболее многочисленными представителями мицетобионтной фауны Staphylinidae являются представители рода *Gyrophæna*. Взрослые особи и личинки заселяют плодовые тела как древесных, так и наземных грибов, питаясь гимениальным слоем грибов и спорами. Наиболее многочисленным и часто встречающимся видом рода можно считать *Gyrophæna gentilis* Erichson, 1839. Жук обнаружен на 26 видах грибов и имеет высокую степень доминирования (26%) среди мицетобионтных стафилинид Смоленской области. Изучение экологии популяций *G. gentilis* имеет важное значение для понимания особенностей поведения мицетобионтных стафилинид в целом.

В основу работы положены сборы и наблюдения автора, проведённые в период с 2003 по 2008 годы в ряде районов Смоленской области. Смоленская область расположена в центральной части Русской равнины. Территория Смоленской области входит в подзону смешанных хвойно-широколиственных лесов. Среди древесной растительности господствуют еловые и сосновые леса. В нашем исследовании мы изучили шесть типов лесных биоценозов, наиболее часто встречающихся на территории Смоленской области: ельник-кисличник, ельник-черничник, ельник-долгомошник, сложный бор, березняк и черноольшанник.

Популяции *G. gentilis* обнаружены во всех изученных типах биоценозов. Максимальное число особей было собрано в ельнике-кисличнике – 3586 экземпляров, а также в сложном бору (1162) и в ельнике-долгомошнике (1011). В ельнике-черничнике был собран – 881 экземпляр, а в черноольшаннике – 535. Минимальное число особей данного вида было собрано в березняке (325). Следует отметить, что во всех 6 типах леса жук является доминантным видом: ельник-кисличник – 28,7%, ельник-черничник – 23,6%, ельник-долгомошник – 22,16%,

сложный бор – 24,02%, березняк – 25,98%, черноольшанник – 28,14%. Кроме того, во всех типах леса, кроме ельника-черничника, *G. gentilis* имеет максимальную численность.

G. gentilis больше всего видов грибов заселяет в ельнике-кисличнике (15). В ельнике-черничнике и ельнике-долгомошнике – 9 и 8, соответственно. В сложном бору заселяет 6 видов. Минимальное число видов грибов заселяется в березняке – 2. Следует отметить, что большинство заселяемых грибов имеют широкое распространение, хотя могут заселяться только в 1 и 2 типах биоценозов. Наиболее предпочитаемыми видами грибов для гирофены являются *Tricholoma portentosum* (Fr.) Quél. (1872); *T. scalpturatum* (Fr.) Quél. (1872); *Melanoleuca grammopodia* (Bull.) Murnill (1914); *Amanita phalloides* (Vaill. Ex Fr.) Link (1833); *Russula cyanoxantha* (Schaeff.) Fr. (1836). Следует отметить, что жук не заселяет ни один из видов грибов во всех типах леса. Ориентируясь на лес, жук выбирает в нём наиболее распространённые виды грибов и заселяет их. Кроме того, *G. gentilis* создаёт на плодовых телах заселяемых грибов достаточно многочисленные энтомокомплексы с другими видами насекомых. Наиболее часто *G. gentilis* образует на плодовых телах грибов энтомокомплексы с *Gyrophæna joyioides* Wusthoff, 1937. Популяции этих видов в процессе совместного обитания приобрели некоторые приспособительные особенности. Так, во всех типах ельников прослеживается экологическая дивергенция двух доминантных видов *Gyrophæna gentilis* и *G. joyioides*. Популяции этих видов жуков обладают большой численностью и предпочитают одни и те же виды грибов, однако, у них смещаются пики численности относительно друг друга на 1 месяц, обеспечивая, таким образом, снижение конкуренции.

Сезонная динамика популяций *G. gentilis* в разных типах лесных ассоциаций является важным и малоизученным вопросом, её особенности можно отобразить в виде таблицы (Таблица 1).

Из данных таблицы видно, что только в ельнике-кисличнике *G. gentilis* встречается на протяжении всего изучаемого периода (июнь-октябрь), тогда как в ельнике-черничнике, ельнике-долгомошнике и сложном бору, только с июня по сентябрь, а в березняке - на протяжении всего времени, кроме августа. В черноольшаннике жук встречается только в летние месяцы. Такая динамика может быть связана с тем, что жук ориентируется на более распространённые типы леса (ельники и сложный бор), а в другие типы леса расселяется в период пика своей численности и при снижении численности наиболее предпочитаемых видов грибов. Для

G. gentilis базовой можно считать сезонную динамику в ельнике-кисличнике. Сезонная динамика популяций гирофены во всех типах леса, кроме ельника-черничника, соответствует базовой. В ельнике-черничнике пик численности жука смещается с июля на июнь, скорее всего, это связано с тем, что в июне жук вытесняется более многочисленными видами мицетобионтных стафилинид в другие наиболее сходные условия.

Таблица 1.

Особенности распределения *Gyrophæna gentilis* по месяцам в разных типах лесных ассоциаций.

Месяц Тип леса	июнь	Июль	Август	Сентябрь	Октябрь
Ельник-кисличник	887	1237	732	718	12
Ельник-черничник	495	235	101	36	-
Ельник-долгомошник	164	534	271	45	-
Сложный бор	552	568	9	45	-
Березняк	40	251	-	29	5
Черноольшанник	172	345	18	-	-

Экологические особенности популяций *G. gentilis* в разных типах леса являются ключом для понимания вопросов экологии мицетобионтных стафилинид в целом и требуют дальнейшего изучения.

ВОЗМОЖНОСТИ ПОДХОДОВ ЭКОМОРФОЛОГИИ И ТРАДИЦИОННОЙ СИСТЕМАТИКИ В РАЗГРАНИЧЕНИИ ПРИЗНАКОВ РАСТЕНИЙ И ЖИВОТНЫХ

Зелеев Р. М.

Казанский федеральный университет, г. Казань, zeleewy@rambler.ru

Поиск ответа на вопрос, вытекающий из названия данного сообщения – в чём состоит отличие растения от животного, несмотря на кажущуюся наивность, заставляет обратиться к ряду проблемных пунктов современной систематики. Известны два подхода в решении этих проблем. Традиционная систематика основана на идее сходства организмов в силу предполагаемого единства их происхождения. Экоморфологический подход видит причину сходств организмов в сходстве условий внешней

среды, провоцирующих сходные формы адаптации у разных по происхождению организмов.

Обращение к ситуации, сложившейся в сегодняшней систематике (Павлинов, 2011) вскрывает массу нерешённых проблем, в том числе - неизбежность сосуществования в ней взаимоисключающих подходов. В упомянутой публикации, демонстрирующей разнообразие вариантов рационализации систематики, дан анализ истории вопроса и оснований, на которые опираются существующие сегодня подходы. Вывод из данной работы таков: обоснованный развитием науки отказ от аристотелевой логики как от единственно возможной, «узаконивает» разнообразие несводимых к единым признакам вариантов систематизации одного и того же естественного множества объектов. Становится очевидным, насколько мы далеки от идеала классического естествознания, где «всякое исследование направлено на познание объективной реальности – того, что «есть на самом деле»» (Павлинов, 2005, с. 22). Систематика, нуждается в выработке единства понимания сути изучаемых объектов и познавательных подходов, адекватных природе биологического разнообразия.

Появлением ранга царства современная систематика, как известно, обязана работам Карла Линнея. В существующей ныне традиции также предполагается генеалогическое родство входящих в него организмов и вытекающий из этого иерархический принцип построения родословного древа. Особенность линнеевской системы - присутствие межцарствий с организмами, чью принадлежность определить трудно в силу комбинативного характера сочетания их признаков. Это позволяет свести все формы с признаками разных царств в самостоятельные таксоны. Однако введение дополнительных таксонов само по себе не способствует пониманию механизмов их образования и является своеобразным прецедентом в создании аналогичных группировок на других уровнях иерархии, где они традиционно обозначаются понятием *incertae sedis*. Таким образом, необходимость в понимании природы изоморфизма подменяется созданием дополнительных сущностей.

Иные выводы следуют из работ Г.А. Заварзина (1979), автора параметрической системы царств, число которых определяется «пространством логических возможностей», образуемых комбинацией трёх вариантов трофики (осмо-, авто- и голотрофия) и трёх уровней организации (прокариоты, бестканевые и тканевые эвкариоты). Из потенциально возможных 9-ти царств живой природы реализовано 7, а две логические возможности являются «конструктивными запретами»,

преодолеваемыми отдельными группами организмов из соседних царств, не образующими отдельных таксонов. В каждом из семи царств собраны существа, описываемые в традиционной систематике как монофилетические группы разных таксономических рангов: растения, животные, грибы, эубактерии (царства), простейшие (подцарство), сине-зелёные водоросли (тип). Присутствует также сборная группа эвкариотных водорослей, а в одной из клеток таблицы вместе с эубактериями помещены и архебактерии, генетически отличающиеся от всех остальных форм организмов вместе взятых. Возникает вопрос о необходимости унификации критериев выделения таксонов и их рангов, а также о соответствии этих рангов в разных группах организмов. В целом, в системе Г.А. Заварзина, наряду с комбинаторным принципом построения в основе природы царства проявляется не генеалогический, а преимущественно экологический императив.

Вариант макросистемы живой природы с признаками комбинативности, иерархии и возможностью существования межцарствий, реализован в системе Ю.В. Чайковского (1990, 2010). Автор свою задачу формулирует следующим образом: естественность системы может быть достигнута использованием разных конструктивных приёмов на разных уровнях её организации, поэтому избегать древ в классификации следует лишь там, где они явно противоречат материалу. В итоге «... макросистема выглядит как «парк», в котором «рассажены деревья» - таксоны привычной систематики. Эволюционный аспект системы виден в «планировке парка»: концентрические кольцевые «аллеи» - это уровни организации, возникавшие в ходе эволюции последовательно ... в центре находится «озеро» (царство прокариот), окружённое тремя «массивами деревьев» (эвкариотными царствами), причём каждое «дерево» - это тип (отдел). Каждый «массив» отделён от двух других «поляной» (межцарством) из малых типов» (Чайковский, 2010, с. 262-263). Там же (с. 246) Ю.В. Чайковский, ссылаясь на идеи А.А. Любищева и Б.С. Кузина, постулирует: «искусственную систему надо строить, а естественную – искать в природе». Таким образом, сочетание разных конструктивных подходов в отдельных частях макросистемы представляется отражением реальных отношений в природе.

Биоразнообразие на разных таксономических уровнях (от вида до царства), действительно, существенно отличается характером связи таксонов. На низших уровнях иерархии часто проявляется комбинативность, ранги уровня семейства-отряда удовлетворительно описываются формой древа, а в

мегасистематике может быть использован даже линейный принцип связи таксонов в порядке усложнения их архетипов (Любищев, 1982).

Все приведённые примеры касаются традиционной генеалогической систематики. Экоморфологическая же система, в представлении Ю.В. Чайковского, является заведомо искусственной: «... попытки *построить* экоморфологическую систему не имели успеха, поскольку не доходят до уровня вида и неудобны для определения, но если этих задач перед ними не ставить, то надо признать, что они весьма полезны – именно для уяснения картины мира» (Чайковский, 1910, с. 251). Думается, тем не менее, что есть основания ожидать пользу от экоморфологических систем и в некоторых других отношениях. Добавим, что уровень вида не является элементом экоморфологической системы, поскольку категория «экоморфа» относится к другому понятийному ряду. В реальной природе наиболее типичным случаем является существование нескольких экоморф у одного вида (например, в их смене в ходе метаморфоза) в сочетании с выраженностью признаков единой экоморфы у совершенно разных по происхождению видов (в силу сходств их сред обитания). Таким образом, система экоморф необходима для оценки не существующего биоразнообразия, представленного известными науке видами, а для описания геометрии самой вмещающей их среды, что позволило бы в идеале говорить о потенциальных формах организмов, способных существовать в данной среде. Для среды, в том числе – вмещающей экосистемы, важен не столько конкретный вид, характеризующийся множеством разнообразных, в том числе и ещё не выявленных признаков, или их специфичным сочетанием, сколько его интегральная функция в едином для экосистемы круговороте веществ. Поэтому для экоморфологической системы должны быть разработаны собственные принципы построения, выявлены подчинённые категории и определены критерии их выделения.

Наиболее известным, разработанным и универсальным примером экоморфологического подхода остаётся система экоморф Ю.Г. Алеева (1986), искусственный характер которой бросается в глаза. Иерархический принцип её построения определяет и очевидные недостатки: идиографичность и отсутствие эвристичности, нечёткость (отсутствие дискретности) признаков, положенных в её основу, и др. (Зелеев, 2007, 2010а). Между тем, характер проявления используемых в этой системе признаков указывает на возможность её преобразования в вариант параметрической системы. Данная работа представляет собой попытку развития ранее изложенных в этом русле идей (Зелеев, 2007, 2010а). Новым в таком подходе является представление о

биосистеме, включающем известные её варианты: *организм (особь)*, как наиболее интегрированный вариант биосистемы, способный порождать менее интегрированные формы - *популяцию* и *экосистему*. В первом случае это происходит путём многократного дублирования данной разновидности организма с возможностью её последующей интеграции в сверхорганизм более высокого уровня сложности. При рождении экосистемы происходит интеграция исходно разных форм организмов, способных наладить единый биогенный круговорот. Эта интеграция также может завершиться формированием сверхорганизма, но на симбиотической, а не репродукционной основе.

Идея вариантов и взаимных переходов биосистем основана на представлениях о том, что все известные структуры биосистемы (например, системы органов организма) образуют функциональные модули: метаболический, репродуктивный и локомоторный. Варианты превращений биосистем связаны с различиями в функционировании этих модулей. Так, при переходе от особи к популяции задействован репродуктивный модуль, он же первым приобретает общепопуляционный масштаб при дальнейшей интеграции популяции в сверхорганизм (например, возникновение репродуктивной касты у общественных насекомых), а два других модуля могут реализовываться лишь в пределах особи. Следующая стадия интеграции сопровождается формированием общего метаболического модуля, например, трофаллаксис у тех же общественных насекомых. В отличие от отдельных членов, колония в целом является весьма малоподвижной биосистемой, напоминая растение. Животным она становится с выработкой общеколониальной подвижности (локомодуль) у бродячих муравьёв из тропических биомов. Таким образом, указанные модули - это оси координат, в пространстве которых можно обозначить положение любой биосистемы в виде точки, ареала или траектории (для онто- и филогенеза).

Нами (Зелеев, 2010б) также было показано, что собственные признаки принадлежности к одному из царств: растений или животных может иметь каждый из уровней организации - в терминах Ю.Г. Алеева (1986) – это монобионт, метабионт и ценометабионт. Приведём примеры комбинаций признаков растения и животного у конкретных видов биосистем. Вольвокс как монобионт – растение, а как метабионт – животное. Сидячие кишечнополостные, мшанки, асцидии и другие животные-обрастатели – наоборот: как монобионты – животные, а как мета- и ценобионты – растения. Ранее упомянут пример «абсолютного животного» - бродячие муравьи, а

«абсолютным растением» можно считать отдел цветковых, делегировавших опылителям функции расселения гамет.

Разделение признаков, используемых в традиционной систематике, в соответствии с идеей функциональных модулей, позволяет примирить разные конкурирующие варианты систем, известных для конкретных систематических групп организмов. Если в трёхмерной системе координат, образованной осями указанных ранее трёх функциональных модулей, обозначить признаки отдельных таксонов, можно получить образуемые ими пространственные «ареалы». Проведение такой работы с «геометризацией» признаков различных царств традиционной систематики показало, что растения являются биосистемами, в отличие от животных, не обладающими единым на уровне особи локомоторным модулем, поэтому на соответствующей оси расположены ниже животных, являясь предшествующей им стадией интеграции метабионта. Значения двух других модулей у представителей обоих царств перекрываются. Тот же принцип можно использовать для обозначения таксонов более низких рангов, например, типов в царстве животных, классов в типе членистоногих, отрядов в классе насекомых, семейств в отряде двукрылых и т.д. Для этого достаточно на осях функциональных модулей обозначить признаки, актуальные для данного масштаба.

Литература

- Алеев Ю.И. Экоморфология.- Киев: Наукова думка, 1986. - 423с. Заварзин Г.А. Пространство логических возможностей в многообразии бактерий и их филогения // Природа. - 1979. - № 6. - С. 9-19. Зелеев Р.М. Вариант построения параметрической системы жизненных форм организмов // Современные проблемы эволюции: XXI Любичевские чтения. - Ульяновск, 2007. - С. 77-90. Зелеев Р.М. Ценогенетические аспекты в системе экоморф // Современные проблемы эволюции: XXIV Любичевские чтения. - Ульяновск, 2010а. - С. 49-57. Зелеев Р.М. Принципы построения системы жизненных форм организмов / Принципы и способы сохранения биоразнообразия: материалы IV Всероссийской научной конференции с международным участием / Мар.гос.ун-т. - Йошкар-Ола, 2010б. - С. 23-27. Любичев А.А. Проблемы формы, систематики и эволюции организмов: сб. статей. - М.: Наука, 1982. - 278с. Павлинов И.Я. Введение в современную филогенетику (кладогенетический аспект). - М.: изд-во КМК, 2005. - 391с. Павлинов И.Я. Концепции рациональной систематики в биологии // Журн. общей биологии, 2011, т. 72, №1. С. 3-26. Чайковский Ю.В. Элементы эволюционной диатропики. - М.: Наука, 1990. - 270с. Чайковский Ю.В. Диатропика, эволюция и систематика. К юбилею Мейена. Сборник статей. - М.: Т-во научных изданий КМК, 2010. - 407с.

ОЦЕНКА ПИТАНИЯ ЛЕСНОЙ СОНИ (*DRYOMYS NITEDULA* PALLAS 1779) В РАЗЛИЧНЫХ ТИПАХ ЛЕСА ДАГЕСТАНА

Магомедов М. Ш.¹ Мамаева С. К.²

¹Прикаспийский институт биологических ресурсов Дагестанский научный центр РАН, Махачкала, Россия, mmsh78@mail.ru

²Дагестанский Государственный Педагогический Университет, Махачкала, Россия

Современный ареал лесной сони охватывает восточную и южную Европу, центральную Россию, Кавказ Малую и Центральную Азию

(Россолимо и др., 2001). Понятно, что условия среды, в том числе и трофические, неодинаковы на столь обширном ареале, что может влиять на состояние вида. В Дагестане вид обитает в предгорной физико-географической зоне, проникая по поймам рек в Высокогорную зону Дагестана (Лавровский, Колесников, 1956). При этом лесная соня остается одним из мало изученных видов грызунов в Дагестане. В том числе мало данных по питанию вида, исключение составляет работа Магомедова (2008) по интенсивности питания лесной сони в лабораторных условиях (Магомедов, Магомедов, 2008).

Согласно литературным данным, в диете лесной сони встречаются плоды, семена практически всех видов деревьев и кустарников, трав распространенных местах их обитания (Айрапетьянц, 1983; Россолимо и др., 2001; и др.). Однако же состав и сезонное соотношение кормов – вопросы остающийся открытыми.

Цель работы: оценить динамику рациона питания лесной сони в двух типах леса дагестанского ареала обитания.

Исследование проводились в Предгорной зоне Дагестана. Были выбраны два района: нижние предгорья – дубовые ассоциации с хорошо развитой кустарниковой растительностью (150-450 м н.у.м.) (далее по тексту дубовый лес) и верхние предгорья – грабово-буковые ассоциации с менее развитой кустарниковой растительностью (800-1000 м н.у.м.) (далее по тексту грабово-буковый лес).

Для изучения особенностей питания содержимое желудков анализировалось, разделяя по типам кормов и определяя список потребляемых кормов. Расчет размера трофической ниши велся по индексу Симпсона: $B = 1 / \sum p_i^2$, где p_i – доля ресурса i в рационе питания вида.

Для сравнения трофической ниши лесной сони в различных лесах, значения индекс Симпсона (B) подвергался стандартизации, разделяя его на число видов кормов и умножая на 100%.

Для определения степени схожести кормов в обоих типах леса использовался показатель сходства (S): $S = 2C / A+B$, где C – число общих видов кормов на сравниваемых участках, A – число видов кормов на первом участке, B – число видов кормов на втором участке.

Работа велась в 2002-2004, 2009-2010 гг.

В Таблице 1 дан сводный процент (средняя за три года) присутствия потребляемых кормов в составе желудка лесной сони. Из таблицы видно, что основным кормом в дубовом лесе являются желуди (24,05%), затем идет группа неопределенных растений (19,21%), мятлик луковичный и

злаки - по 9% (табл. 1). В грабово-буковом лесу проценты видов потребляемых кормов более сглажены; группа неопределенные растения (14,82%), гусеницы (11,06%), грецкий орех (10,35%), лещина и злаки - более восьми процентов (Табл. 1).

Таблица 1.

Состав и процент встречаемости потребляемых кормов в желудках лесной сони

Виды потребляемых кормов	Дубовый Лес	Грабово-буковый лес
Гусеницы	3,46	11,06
Чернотелки (<i>Nalassus Mulsant.</i>)	9,87	6,88
Цикады (<i>Cicadidae Latreille</i>)	4,11	0
Дождевой червь (<i>Lumbricus Linnaeus.</i>)	6,88	7,76
Кузнечики (<i>Titigonidaea Batsch.</i>)	2,81	2,81
Пауки (<i>Aranei</i>)	2,43	2,43
Дуб скальный (<i>Quercus petraea L.</i>)	24,05	4,7
Граб кавказский (<i>Carpinus caucasica Grossh.</i>)	-	4,59
Грецкий орех (<i>Juglans regia L.</i>)	-	10,35
Лещина обыкновенная (<i>Corylus avellana L.</i>)	-	8,12
Боярышник ложнораздельнолистный (<i>Crataegus pseudogeterophilla Pojark.</i>)	1,44	1,17
Боярышник одностолбиковый (<i>Crataegus monogina Jacq.</i>)	1,64	0
Можжевельник многоплодный (<i>Juniperus polycarpus C. Koch</i>)	0	0
Шиповник (<i>Rosa canina L.</i>)	0,82	1,53
Мушмула германская (<i>Mespilus germanica L.</i>)	1,71	0,82
Кизил обыкновенный (<i>Cornus mas L.</i>)	0,62	1
Терн (<i>Prunus spinosa L.</i>)	1,1	1,17
Алча растопыренная (<i>Prunus divaricata Ldb.</i>)	1,16	0,59
Ежевика неприкосновенная (<i>Rubus sanctum Schreb.</i>)	0,89	0,82
Мятлик луковичный (<i>Poa bulbosa L.</i>)	9	8,12
Злаки (<i>Gramineae L.</i>)	19,21	14,82
Неопределенные растения		
Размер трофической ниши (B)	7,66	12,67
Всего % (N) *	100 (30)	100 (17)

* - число желудков

Размер трофической ниши в дубовом лесу равен 7,66, составляя 45,06% от реализованной трофической ниши, состоящей из 18 категорий кормов. Ширина трофической ниши в грабово-буковом лесу составила 12,67 или 57,59 % от реализованной трофической ниши, состоящей из 22 видов кормов (Табл. 1). Различия трофических ниш в рассматриваемых лесах у лесной сони более 1,5 раза. Подобная картина сформировалась за счет более сглаженных долей кормов в грабово-буковом лесу, тогда как в

дубовом лесу основная доля приходится на дубовые желуди и группу неопределенные растения (24,05, 19,21% соответственно).

Анализ сезонной динамики рациона питания лесных сонь показал: весной после выхода из спячки, большое место занимают корма животного происхождения более 60 процентов, ближе к осени процент этого типа корма снижается в обоих лесах. Картина по корнеплодам: в дубовом лесу процент корнеплодов примерно схожий по сезонам, в грабово-буковом лесу пик пришелся на лето, а осенью процент данного типа кормов нулевой. Летом доля зеленых кормов в рационе составила максимальную величину, вместе с животным типом корма. Осенью процент концентрированных кормов в рационе вида составлял более 70% (табл. 2). В целом сезонный анализ рациона питания лесной сони показал схожую закономерность по основным типам кормов; снижения процента животного корма к осени ($r=-0,99$, $p=0,01$ – дубовый лес, $r=-0,99$, $p=0,03$ – буково-грабовый лес) и рост процента семян к осени ($r=0,89$, $p=0,29$ – дубовый лес, $r=0,88$, $p=0,31$ – буково-грабовый лес).

Таблица 2.

Сезонное соотношение типов кормов в рационе питания лесной сони (%)

	Тип корма	Дубовый лес	Грабово-буковый лес
Весна	Животные	60,4	64,83
	Семена	4	5
	Сочные	1,89	2,66
	Корнеплоды	9,89	7
	Зелень	23,8	20,5
		(N=9)	(N=6)
Лето	Животные	31,9	35,83
	Семена	8,33	7,53
	Сочные	14,73	13
	Корнеплоды	9,55	10
	Зелень	35,47	33,83
		(N=12)	(N=6)
Осень	Животные	1,97	2,2
	Семена	74,63	76,4
	Сочные	9,72	8,6
	Корнеплоды	8,99	0
	Зелень	4,67	12,8
		(N=9)	(N=5)

Таким образом, наши данным показали, что рацион питания лесной сони характеризуется высокой лабильностью, в зависимости от сезона года объемы различных кормов значительно колеблются. По типу питания вид – абсолютный эврифаг. В диете вида встречаются плоды, семена

практически всех видов деревьев и кустарников, распространенных на данном биотопе.

Литература

Айрапетьянц А.Э. Сони. – Л.: ЛГУ, 1983. – 187 с.; Россолимо О.Л., Потапова Е.Г., Павлинов И.Я., и др. Сони (Myoxidae) мировой фауны. – Москва: Изд-во МГУ, 2001. – 229 с.; Лавровский А. А., Колесников И. М. Материалы к познанию грызунов Дагестанской АССР // Труды научно-исследовательского противочумного института Кавказа и Закавказья. – Ставрополь: Ставропольское книжное изд-во, 1956. Вып.1. – С. 277-353; Магомедов М.-Р.Д., Магомедов М.Ш. Сравнительная оценка интенсивности питания лесной сони (*Dryomys nitedula*, DRYOMYS, RODENTIA) и желтогорлой мыши (*Apodemus flavipectus*, MURINAE, RODENTIA) в связи с особенностями их сезонной активности // Зоологический журнал. – 2008. – Том 87, № 6. – С. 748-753.

АКТУАЛЬНЫЕ ВОПРОСЫ ФЕНЕТИКИ ПОПУЛЯЦИЙ КРУПНОГО РОГАТОГО СКОТА

Сиротина М. В.

Костромской государственный университет им. Н.А.Некрасова,
mvsirotna@gmail.com

Согласно современным воззрениям, фенетика рассматривается как область популяционных морфологических исследований, основанная на проявлениях эпигенетической изменчивости, приводящих к реализации в морфогенезе устойчивых состояний неметрических признаков – фенов и их композиций, а фены представляют собой маркеры путей эпигенеза популяций и внутривидовых группировок (Васильев, 2005, 2009). Одним из наиболее информативных фенов крупного рогатого скота являются дерматофены носогубного зеркала.

Целью исследований было изучение полиморфизма дерматоглифов носогубного зеркала костромской, ярославской и красной горбатовской пород крупного рогатого скота и его связи с хозяйственно-полезными признаками животных. Нами изучено 1905 животных костромской породы в ОАО «Минское» и ОАО «Племенном заводе «Караван» Костромской области, 376 коров ярославской породы в ОАО «Михайловское» Ярославской области и 239 коров красной горбатовской породы в ОАО «Племенном заводе «Зименки» Владимирской области. Выявлено десять дерматотипов носогубного зеркала: «колосок», «ветка», «крона», «зернистый», «колосок-зернистый», «колосок-крона», «ветка-крона», «параллель», «неупорядоченный», «ветка-зернистый», среди которых дерматотип «ветка-зернистый» описан впервые.

Как показали исследования, у коров костромской породы преобладают дерматотипы «колосок» – 38,67%, «крона» (16,76%), «ветка» – (13,67%). Коровы ярославской породы характеризуются высокой встречаемостью дерматотипов «колосок» (33,78%), «колосок-зернистый»

(22,61%) и «крона» (21,82%) . Ярко выраженной особенностью ярославской породы является очень низкая встречаемость дерматотипа «ветка» (3,99%), что в 5,8 раз ниже, чем у коров красной горбатовской породы. Зато встречаемость дерматотипа «зернистый» в 2,4 раза выше, чем у коров костромской породы и в 3,6 раза выше, чем у животных красной горбатовской породы.

Красная горбатовская порода характеризуется высокой встречаемостью дерматотипов «колосок» (38,08%), «ветка» (22,59%) и «крона» (18,41%). В отличие от животных костромской и ярославской пород среди коров красной горбатовской породы не выявлено животных с дерматотипом «параллель».

Нами изучены показатели молочной продуктивности животных в зависимости от дерматотипа носогубного зеркала. По нашим исследованиям наибольшим пожизненным удоём среди коров костромской породы обладают животные с дерматотипами «ветка» и «крона» (рис.). Разница по пожизненному удою между коровами с разными дерматотипами носогубного зеркала может составлять 12028 кг и является статистически достоверной ($P < 0,001$).

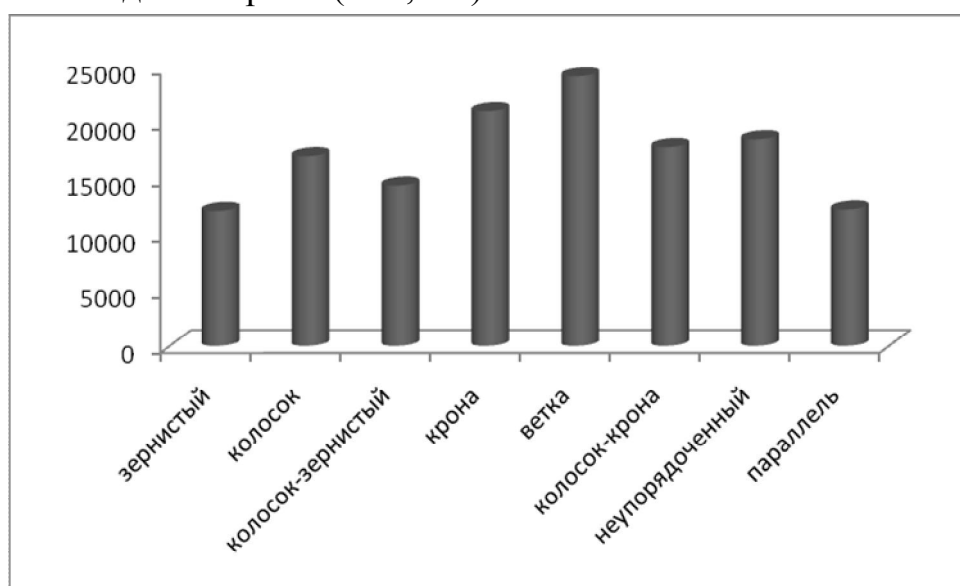


Рис. Пожизненный удой (кг) коров стада ОАО «Минское» с разными дерматотипами носогубного зеркала

Чёткие закономерности проявляются и по показателям продолжительности хозяйственного использования животных, которые являются чрезвычайно важными для наиболее эффективной работы животноводческих хозяйств. Так, продолжительность хозяйственного использования коров костромской породы с дерматотипом «ветка» составляет $6,45 \pm 0,65$ отёла, «крона» – $6,43 \pm 0,74$ отёла, а «зернистый» – $3,29 \pm 0,67$, «колосок-зернистый» – $3,75 \pm 0,64$, «параллель» – $4,50 \pm 0,82$ отёла.

Разница по продолжительности хозяйственного использования между животными с разными дерматотипами может достигать 3,16 отёла, что позволяет использовать дерматоглифы носогубного зеркала при отборе.

Нами изучены показатели продуктивности коров костромской породы ОАО «Племзавод «Караваево» в зависимости от генотипа по группам крови и дерматотипа носогубного зеркала. В качестве «наиболее желательных» нами были взяты дерматотипы «ветка» и «крона», в качестве «менее желательных» – «колосок-зернистый», «колосок-крона», «параллель», «неупорядоченный», «зернистый».

К животным с «менее желательным» генотипом были отнесены коровы, имеющие аллели $B_1G_2KE_1'F_2'O'$ и $B_1G_2KY_2E_1'F_2'O'G''$, являющиеся маркерами генотипа коров с низкой продуктивностью. «Желательным» генотипом обладали животные, имеющие аллели I_1Y_2Y' , $B_1P_1Y_2G'Y'$, $B_1I_1T_1A_1'$, $I_1Y_2E_3Y'G''$, $Y_2A_2'D'E_1'$ и $G_2E_3'F_2'O'$, являющиеся маркерами генотипа коров с высокой продуктивностью. Все остальные коровы, не имеющие маркерных аллелей, были отнесены к животным с «нейтральным» генотипом.

Исследования показали, что у коров с «наиболее желательным» дерматотипом наблюдается превышение показателей молочной продуктивности во всех трёх выделенных группах над животными с «менее желательными» дерматотипами (Табл.).

Таблица

Показатели продуктивности по первой лактации коров ОАО «Племзавод «Караваево» в зависимости от генотипа и дерматотипа носогубного зеркала

Показатели	Наиболее желательный дерматотип					
	менее желательный генотип		нейтральный генотип		желательный генотип	
	$\bar{X} \pm S_{\bar{x}}$	C_v	$\bar{X} \pm S_{\bar{x}}$	C_v	$\bar{X} \pm S_{\bar{x}}$	C_v
Удой, кг	5781±246	15,3	6327±126	12,6	7412±262	7,1
Содержание жира в молоке, %	4,07±0,06	5,8	4,05±0,05	7,8	4,14±0,08	4,2
Количество молочного жира, кг	241±6	9,2	256±6	14,1	306±10	6,3
Менее желательный дерматотип						
Удой, кг	5680±279	14,8	6198±128	12,7	6565±279	12,8
Содержание жира в молоке, %	4,13±0,07	1,8	4,01±0,04	6,8	3,95±0,08	6,1
Количество молочного жира, кг	234±12	15,6	248±5	13,3	258±12	14,2

Удой коров с «наиболее желательным» дерматотипом и «желательным» генотипом по первой лактации выше удоя животных с «менее желательным» дерматотипом и «менее желательным» генотипом

на 1732 кг ($P < 0,001$). Удой коров с «наиболее желательным» дерматотипом и «желательным» генотипом выше удоя животных с «менее желательным» дерматотипом и «нейтральным» генотипом на 1214 кг ($P < 0,001$) (Табл.).

Таким образом, если в селекционной практике при отборе и подборе животных руководствоваться генетическими признаками, в частности, наличием или отсутствием маркерных аллелей групп крови, и при этом учитывать фенетические признаки, такие как дерматофены носогубного зеркала, можно получить животных с высокой молочной продуктивностью, использование которых позволит значительно повысить экономику скотоводства.

По нашему мнению, эти закономерности можно объяснить явлением сцепленного наследования в составе сложных полигенных систем генов, детерминирующих проявление хозяйственно-полезных признаков и отвечающих за формирование дерматоглифических узоров в процессе эпигенетического взаимодействия. В связи с этим, мы предлагаем использовать дерматофены носогубного зеркала в качестве дополнительного признака отбора при формировании племенного ядра стада и отбора коров в быкопроизводящую группу.

Литература

Васильев А.Г. Эпигенетические основы фенетики: на пути к популяционной мерономии // Екатеринбург: Академкнига, 2005. – 640 с. Васильев А.Г. Гомологическая изменчивость морфологических структур и эпигенетическая дивергенция таксонов: основы популяционной мерономии / – М.: КМК, 2009. – 511 с.

РАЗРАБОТКА И АПРОБАЦИЯ МЕТОДОВ МОНИТОРИНГА ФАУНЫ И ЖИВОТНОГО НАСЕЛЕНИЯ С ИСПОЛЬЗОВАНИЕМ ГИС НА ТЕРРИТОРИИ ЗАПОВЕДНИКА «КОЛОГРИВСКИЙ ЛЕС»

Терентьев А. Ю.

ФГБУ ГПЗ «Кологривский лес» им. М.Г. Сеницына, г. Кологрив, aut@bk.ru

Заповедник «Кологривский лес» - это классический пример современного подхода к оптимизации расходов на изучение и охрану природы. Штат научного отдела включает всего 4 сотрудника, включая заместителя директора по науке, при этом заповедник состоит из двух кластеров, удаленных друг от друга более чем на 70 км общей площадью 58937 Га, при всем том разнообразии родов деятельности научных работников, во вновь созданном заповеднике, на слабоизученной территории, этого явно недостаточно. Для проведения полноценного мониторинга скорость и трудоемкость сбора материалов, подготовки картографической информации, выбора мест для прокладки маршрутов,

закладки пробных площадей и, особенно, своевременная обработка данных, имеют очень большое значение.

Для сокращения трудоемкости вышеописанных операций в заповеднике успешно применяется комплекс программного обеспечения и сопутствующего оборудования, чем удалось частично компенсировать сокращение числа постоянных сотрудников заповедника.

На текущий момент в распоряжении сотрудников заповедника имеется векторная геоботаническая карта Кологривского участка, созданная при проектировании заповедника, векторизованная схема квартальной сети и несколько спутниковых снимков различного разрешения, привязанные в ГИС, кроме того, в ГИС были привязаны растровые изображения топографических карт М 1:50000 и, для Мантуровского участка заповедника М 1:25000. Для хранения данных сотрудниками заповедника была разработана предварительная структура базы данных, позволяющая хранить разрозненные материалы по погоде, фенологии, встречах животных, растений, постоянных площадях и маршрутах, проводимых работах на территории заповедника, материалов публикаций и первичных материалов. Таблицы спроектированы так, чтобы отвечать стандартам, предъявляемым к реляционным базам данных, где записи хранятся в одной таблице, а в остальных таблицах содержатся лишь «ссылки» на них, обеспечиваемые связями между таблицами, таким образом, исключается избыточность в хранении данных и облегчается поиск. По мере заполнения данными за предыдущие годы функционирования заповедника, в структуру базы вносятся некоторые коррективы, чтобы добиться минимальной трудоемкости при работе с ней. Материалы учетов заносятся в таблицы MS Excel, полностью повторяющие структуру разработанной для нужд заповедника БД, это сделано для облегчения переноса данных в полноценную СУБД, когда она будет создана на базе СУБД Firebird, управление ей будет осуществляться с помощью оболочки отечественной разработки IVExpert.

В первую очередь в заповеднике «Кологривский лес» требуется провести инвентаризацию данных собранных на территории, занимаемой заповедником до его создания и в процессе проектирования, а также организовать мониторинг состояния биоты. Кроме того, требуется привязка растровых снимков и топографических карт и векторизация материалов лесотаксационного картирования с созданием БД по материалам описаний выделов. Особо важно оценить действительное состояние квартальной сети заповедника и на основе этой информации создать векторный слой

квартальной сети заповедника, чтобы фактическое расположение просек и квартальных столбов на местности совпадало с графическим представлением в ГИС, это нужно для упрощения привязки топокарт и спутниковых снимков, а также для полноценного использования спутниковых навигаторов в ориентации на местности.

Для ведения зоологического мониторинга, закладываются постоянные маршруты для учета птиц, околотовных млекопитающих и зимних маршрутных учетов, размечаются ловушко-линии для отлова мелких млекопитающих, планируется установка автоматических метеостанций на каждом участке заповедника. Здесь, также, удалось воспользоваться возможностями техники. Например, предварительный поиск мест, где размещаются маршруты для зимних учетов млекопитающих и летних учетов птиц, проводились с использованием спутникового снимка территории заповедника, и уже после этого проводилось рекогносцировочное обследование, что сильно сэкономило затраченное время и силы. Маршруты размещались так, чтобы они охватили как можно большую территорию заповедника, была возможность добраться до них на транспорте, и, чтобы в состав маршрута вошло как можно больше типов характерных для территории заповедника местообитаний. Учитывались особенности доступности территории, степени антропогенных нарушений, методических требований к маршрутам для учета млекопитающих и птиц. Как показало дальнейшее обследование на местности, такое размещение оказалось практически безальтернативным. Примерно таким же образом прокладывались маршруты для учетов околотовных животных по малым рекам заповедника. В дальнейшем планируется расширение маршрутной сети для полноценного покрытия всей территории заповедника.

При проведении зимних маршрутных учетов млекопитающих, все встречи следов отмечаются в спутниковом навигаторе в виде точки с названием, составленным по определенному алгоритму, ведутся и стандартные записи в полевой дневник и составляются карточки учета. Для подготовки участников маршрутных учетов млекопитающих были проведены специальные занятия по видам животных и птиц, встречающихся на территории Костромской области, занесенных в красную книгу, правилам заполнения дневников и карточек встреч, а также были проведены занятия по основам применения спутниковых навигаторов и правилам занесения точек, прокладки маршрутов и т.д. Спутниковые навигаторы также активно использовались для фиксации следов жизнедеятельности при учете околотовных млекопитающих. Фиксировались все замеченные следы жизнедеятельности, оставленные непосредственно перед

учетом на молодом снегу, погрызы бобров и следы заготовки ими древесины фиксировались только свежие (в пределах подготовки к текущей зиме), в случае обнаружения отмечались норы и следы ремонта плотин. Все эти материалы были занесены в соответствующие слои ГИС, что позволяет ускорить ознакомление с ними и дальнейшую обработку впоследствии. В проведении мониторинга на территории заповедника принимают активное участие и сторонние специалисты-биологи, так, сотрудником ИПЭЭ РАН Черенковым Сергеем, на Кологривском участке заповедника, в 2010-11 гг. были проложены учетные маршруты и проведены летние учеты птиц. Маршруты закладывались в виде точек, расстояние между которыми равно 100 метрам. Все точки имеют свое обозначение, они могут быть отображены как на карте, или спутниковом снимке, так и загружены в спутниковый навигатор для ориентирования на местности. Учет проводился таким образом, что для всех встреченных птиц был указан номер точки, где она была встречена. Это позволит использовать материалы учетов, как для подсчета численности, так и для наглядного представления распределения птиц по территории заповедника, а также, более точно размещать на карте их гнездовые территории и обнаруженные гнезда в случае картирования. В настоящий момент сотрудниками заповедника только начата обработка этих материалов. Маршруты занесены в ГИС, обрабатываются материалы учетов.

Литература

Рыжков О.В. Методическое пособие к семинару «Геоинформационные системы и особо охраняемые природные территории». – Тула, 2007. Шапошников Е.С., Жилтухин А.С., Минаева Т.Ю. Труды Центрально-лесного заповедника выпуск 4. – Тула, 2007. Организация научных исследований в заповедниках и национальных парках. Сборник докладов семинара-совещания, г. Пушино-на-Оке, 18-26 декабря 1999 г. - Москва, 1999. Проект организации государственного природного заповедника «Кологривский лес». - Москва, 2001.

СОСТАВ КОНСОРТОВ *BETULA PENDULA* ROTH В НЕКОТОРЫХ РАЙОНАХ РЕСПУБЛИКИ МАРИЙ ЭЛ

Турмухаметова Н. В., Пайдышева Т. П.

Марийский государственный университет, г. Йошкар-Ола, Россия,

bonid@mail.ru

Вопрос о взаимодействии растений и их обитателей – консортов – привлекает внимание исследователей разных специальностей: экологов, зоологов, ботаников, микробиологов, биогеоценологов и других (Негробов, Хмелев, 2000). Целью настоящей работы является изучение структуры консорции березы повислой (*Betula pendula* Roth) в различных экологических условиях Республики Марий Эл (РМЭ). Консортивные связи *B. pendula* достаточно разнообразны. В лесохозяйственной практике

обычно рассматриваются типичные вредители *B. pendula* (Синадский, 1973; Гусев, 1984). Однако, работ, посвященных всему комплексу членистоногих консортов древесных растений вообще и березы повислой, в частности, немного (Рафес, 1980; Солодовникова, 1981; Кутенкова, 1991; Крюков, 2004; Турмухаметова, 2009).

Исследование проводили в 2009-2010 годах в Мари-Турекском и Куженерском районах РМЭ, а также в г. Йошкар-Оле. Изученные участки в двух районах РМЭ относятся к зоне низкого загрязнения среды, участок в микрорайоне «Дубки» г. Йошкар-Олы – к зоне слабого загрязнения, окрестности завода ОАО «ICN Марбиофарм» – к зоне среднего загрязнения среды промышленно-транспортными выбросами (Ежегодный доклад..., 2010).

Членистоногих консортов собирали с деревьев *B. pendula* виргинильного (v) и средневозрастного (g2) онтогенетических состояний, в городской среде – только с g2 особей с помощью энтомологического сачка или вручную (Руководство ..., 1983; Егорова и др., 1987). Членистоногих определяли до вида или рода, реже – только до семейства (Определитель насекомых ..., 1965; Гусев, 1984), рассчитывали относительное обилие дендробионтов (Песенко, 1982).

Консортами изученных насаждений *B. pendula* в некоторых районах Республики Марий Эл являются 109 видов членистоногих животных. Структура консорции g2 и v деревьев *B. pendula* представлена тремя концентриями: 1 концентр – 63 и 43 вида членистоногих-фитофагов, соответственно, 2 концентр – 50 (31) зоофагов первого порядка, 3 концентр – 17 (11) зоофагов второго порядка. 27 (17) видов занимают промежуточные смешанные концентры. С увеличением фитомассы и появлением генеративных структур у взрослых особей детерминанта консорции *B. pendula* возрастает разнообразие членистоногих консортов.

Среди фитофагов *B. pendula* доминируют представители Coleoptera (31 %). Обнаружены жуки семейств Curculionidae, Apionidae, Chrysomellidae, Attelabidae, Staphylinidae, Scarabaeidae. В кронах *B. pendula* были найдены жуки-пыльцееды семейств Dascillidae, Nitidulidae, которые, по-видимому, имеют с детерминантом лишь топические связи. В изученных насаждениях *B. pendula* преобладающими трофическими группами являются листогрызущие и сосущие листья насекомые, для генеративных деревьев добавляются карпофаги. В условиях среднего загрязнения среды в многочисленных разрывах корки *B. pendula* увеличивается обилие видов-экрисотрофов и отмечены повреждения опасного стволового вредителя

Scolytus ratzeburgi (Janson, 1856), что может свидетельствовать об ослаблении деревьев вследствие ухудшения качества среды обитания.

Численность фитофагов на *B. pendula* контролируют консорты 2-го концентрира – хищные беспозвоночные, среди которых доминируют паукообразные (37 %). В кронах *B. pendula* Мари-Турекского района был обнаружен новый для РМЭ вид паука *Araniella opistographa* (Kulczynski, 1905), определенный И.О. Камаевым (Камаев, 2010). В кронах *B. pendula* описаны консорты смешанного порядка: представители *Aranei*, а также *Pyrrhocoris apterus* (Linnaeus, 1758), *Pentatoma rufipes* (Linnaeus, 1758), *Carpocoris fuscispinus* (Boheman, 1851), *Panorpa communis* (Linnaeus, 1758), *Formica rufa* L. и другие.

Видовой состав консортов *B. pendula* в двух районах республики и городских насаждениях различается, что подтверждают невысокие показатели индекса Чекановского-Сьеренсена ($C_s = 0,41-0,48$). Разнообразие дендробионтов лесных насаждений *B. pendula* в 1,72-2,23 раза превышает таковое для городских посадок. С увеличением антропогенной нагрузки уменьшается разнообразие дендробионтов *B. pendula*, при этом возрастает относительное обилие самых распространенных видов-вредителей ($P < 0,05$). Так, в условиях среднего загрязнения среды в г. Йошкар-Оле многочисленными (балл 4) и массовыми видами (балл 5) являются такие вредители листьев и плодов *B. pendula*, как тли, цикадки, некоторые клопы, а также клещи. Неблагоприятные условия вегетационного периода 2010 г. способствовали сокращению относительного обилия большинства дендробионтов детерминанта консорции, особенно в условиях городской среды.

Большинство описанных видов не входят в списки основных вредителей *B. pendula* (Синадский, 1973; Гусев, 1984), что возможно, связано с недостаточной изученностью консорции детерминанта в нашем регионе. Таким образом, структура консорции *B. pendula* представлена тремя концентрирами, образованными 109 видами насекомых и паукообразных, связанных с популяцией детерминанта трофическими и топическими связями.

Авторы выражают благодарность Матвееву В.А., к.б.н., доценту кафедры зоологии Марийского государственного университета, за помощь в определении некоторых видов насекомых, В.Б. Семенову, сотруднику Института медицинской паразитологии и тропической медицины им. Е.И. Марциновского Московской медицинской академии им. И.М. Сеченова, – за определение некоторых видов жуков, Камаеву И.О., м.н.с. ЦЭПЛ РАН, – за определение пауков.

Литература

Гусев В.И. Определитель повреждений лесных, декоративных и плодовых деревьев и кустарников. – М.: Лесная пром-ть, 1984. – 472 с. Егорова В.Н., Гусева В.С., Литвинова Н.Ф. и др. Некоторые аспекты организации и методики комплексных ботанико-зоологических исследований // Подходы к изучению ценопопуляций и консорций. – М.: МГПИ, 1987. – С. 38-56. Ежегодный доклад о состоянии окружающей среды Республики Марий Эл за 2009 год. – Йошкар-Ола, 2010. – 190 с. Камаев И.О. К видовому разнообразию пауков лиственных деревьев Республики Марий Эл // Принципы и способы сохранения биоразнообразия: материалы IV Всеросс. науч. конф. с международ. участием / Мар. гос. ун-т. – Йошкар-Ола, 2010. – С. 119-120. Крюков В.Ю. Некоторые итоги

изучения дендробионтных чешуекрылых Южного Зауралья // Материалы конференции «Осенние Зоологические Сессии памяти И.И. Шмальгаузена». – Новосибирск, 2004. – С. 9-17. Кутенкова Н.Н. Комплексы беспозвоночных в кронах берез и использование ими кормового ресурса // Энтомологические исследования в заповеднике «Кивач». – Петрозаводск, 1991. – С. 75-98. Негрбов В.В., Хмелев К.Ф. Современные концепции консорциологии // Вестник ВГУ. Сер. химия, биология. – 2000. – С. 118-121. Определитель насекомых Европейской части СССР. В 5-ти томах. – М.-Л.: Наука, 1965. Песенко Ю.А. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. – М.: Наука, 1982. – 287 с. Рафес П.М. Биоценологические исследования растительных лесных насекомых. – М., 1980. – 168 с. Руководство по энтомологической практике: Учебное пособие / Под ред. В.П. Тыщенко. – Л.: Изд-во ЛГУ, 1983. – 230 с. Синадский Ю.В. Береза. Ее вредители и болезни. – М.: Наука, 1973. – 215 с. Солодовникова В.С., Белоконов А.С., Миняйло В.Г. К изучению формирования консорций на юго-востоке УССР // Биогеоценологические особенности лесов Прикарпатья и их охрана. – Днепропетровск, 1981. – С. 174-178. Турмухаметова Н.В. К изучению состояния березы повислой и видового состава ее консортов в условиях городской среды // Актуальные проблемы экологии, биологии и химии: Материалы конф. по итогам научно-исследовательских работ за 2008 год. – Йошкар-Ола: МарГУ, 2009. – С. 93-95.

БИОТОПИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ КОНХОЛОГИЧЕСКОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ *EOBANIA VERMICULATA* MULL. (КОРРЕЛЯЦИОННЫЙ АНАЛИЗ)

Хлус Л. Н., Ткачук А. Д.

Черновицкий национальный университет имени Юрия Федьковича,
г. Черновцы, Украина, khlus_k@rambler.ru

Исследовали внутри- и межпопуляционную изменчивость метрических конхологических параметров *Eobania vermiculata* (O.F. Müller, 1774) (Gastropoda: Geophila: Helicidae) из четырех различных географических точек на юго-востоке и двух на западе Крымского полуострова: 1) г. Судак, подножье горы Алчак (44°50' с.ш., 34°59' в.д.), 2) Карадагский заповедник (44°54' с.ш., 35°13' в.д.), 3) г. Феодосия (45°02' с.ш., 35°23' в.д.), 4), с. Курортное Ленинского района (45°28' с.ш., 36°20' в.д.), 5) г. Бахчисарай (44°45' с.ш., 33°51' в.д.), 6) пос. Николаевка Симферопольского района (44°56' с.ш., 33°36' в.д.).

Всего проанализировано 1059 раковин половозрелых моллюсков с полностью сформированным отворотом губы, собранных в период активной жизнедеятельности из естественных и урбанизированных местообитаний: Николаевка – июль 2009 г., 209 ос. (25 ос. – футбольное поле в селе возле церкви; 57 ос. – степной биотоп на окраине села; 127 ос. – луговой биотоп в окрестностях); Феодосия – август 2002 г., 538 ос. (233 ос. – дворы и пустыри на ул. Гарнаева, селитебная зона вдали от пляжей; 211 ос. – территория Генуэзской крепости, окраина города; 104 ос. – Карусельная горка, изолированное местообитание в центре города, в курортной зоне); Судак – август 2009 г., 141 ос. (окрестности и склоны горы Алчак, курортная зона); массив Карадаг, территория биостанции – май 2010 г., 79 ос.; окрестности с. Курортное – июнь 2009 г., 23 ос. (берег оз. Чокрак, курортная зона); Бахчисарай – лето 1999 г., 59 ос.

Для морфологической характеристики выборок, описанной нами ранее (Хлус, Кривко, 2006; Хлус, Ткачук, 2011), использовали пластические

конхологические признаки: высоту раковины (ВР), ее большой (БД) и малый (МД) диаметры, ширину (ШУ) и высоту (ВУ) устья, количество оборотов (КО). Рассчитывали парные коэффициенты параметрической корреляции указанных морфологических показателей (Лакин, 1990).

E. vermiculata – циркумсредиземноморский вид, природный ареал которого расширен за счет антропохории, был завезен в Крым не позже середины 19 века, успешно акклиматизировался и расселился по территории полуострова (Шилейко, 1978). В условиях юго-восточного Крыма выражено тяготеет к урбоэкосистемам, населяя сады, палисадники, прибрежный кустарник, разреженный древостой на узкой прибрежной полосе в крупных курортных населенных пунктах (Хлус, 2002; Хлус, Ткачук, 2011).

Проведенный нами ранее конхиометрический анализ показал, что раковины улиток из исследуемых популяций достоверно различаются размерами: габитуальные показатели раковин моллюсков с заповедной территории (Карадаг) оказались существенно большими, чем из зон, испытывающих рекреационную нагрузку; максимально эти различия проявлялись в интегральном параметре – объеме раковины.

Для более детальной характеристики структуры изменчивости раковин эобаний в условиях биогеоценозов, испытывающих рекреационное и урбанизационное влияние различной интенсивности, оценили корреляционные связи пяти пластических и одного меристического (КО) признаков выборок из популяций, населяющих курортные и селитебные зоны в административных границах и ближайших окрестностях курортных городов и поселков, а также – из зон неистощаемого использования. Оказалось, что, в целом, общая структура корреляционных связей изученных конхологических параметров из всех десяти популяций имеет общие черты: основные габитуальные показатели достаточно тесно скоррелированы между собой и слабо или очень слабо – с числом оборотов раковины. В то же время, шестимерные матрицы интеркорреляций конхологических параметров каждой из популяций (в том числе – населяющих различные местообитания в пределах одной административной единицы) имеют специфические черты (Табл.).

Так, у моллюсков из степного биотопа в районе Николаевки тесно скоррелированы 2 пары признаков – БД-МД и БД-ВУ, у эобаний с футбольного поля – только пара БД-МД (средняя корреляционная связь характерна только для габитуальных и радиальных параметров), а у животных из лугового биогеоценоза их нет вообще (при наибольшей суммарной доле тесно- и среднескоррелированных пар). При сравнении корреляционных матриц эобаний из местообитаний с различной степенью рекреационной и

урбанизационной нагрузки в урбозкосистеме Феодосии наибольшее число пар средне скоррелированных признаков при отсутствии тесно коррелирующих выявлено у моллюсков с Карусельной горки (максимальный антропогенный пресс), минимальная суммарная доля тесно- и среднескоррелированных – у животных с ул. Гарнаева. Во всех трех популяциях наибольший коэффициент корреляции – у пары БД-МД. У моллюсков из Судака и Карадага слабо коррелируют пары ВР-БД и БД-МД, что не характерно ни для какой другой (только у моллюсков из лугового биотопа в окрестностях Николаевки связь ВР-БД немного не достигает средней тесноты, $r=0,478$).

Таблица.

Матрица интеркорреляций метрических конхологических параметров *E. vermiculata*

		ВР	БД	МД	ВУ	ШУ	КО
Николаевка – луг							
ВР	Николаевка- Степь	-	0,478	0,627	0,499	0,504	0,195
БД		0,670	-	0,798	0,610	0,641	0,094
МД		0,769	0,901	-	0,614	0,670	0,230
ВУ		0,582	0,850	0,758	-	0,657	0,044
ШУ		0,660	0,790	0,796	0,729	-	0,043
КО		0,226	0,113	0,154	-0,004	0,084	-
Николаевка – футбольное поле							
ВР	Феодосия- ул. Гарнаева	-	0,702	0,793	0,437	0,357	0,287
БД		0,519	-	0,849	0,265	0,641	0,403
МД		0,565	0,856	-	0,377	0,526	0,285
ВУ		0,265	0,399	0,267	-	-0,394	-0,246
ШУ		0,277	0,527	0,417	0,302	-	0,487
КО		0,332	0,156	0,204	0,126	-0,061	-
Феодосия – Генуэзская крепость							
ВР	Феодосия- русельная горка	-	0,552	0,541	0,509	0,432	0,203
БД		0,581	-	0,824	0,453	0,444	0,076
МД		0,623	0,743	-	0,470	0,487	0,087
ВУ		0,331	0,515	0,450	-	0,778	0,133
ШУ		0,410	0,617	0,591	0,540	-	0,131
КО		0,249	0,141	0,037	0,046	-0,044	-
Судак							
ВР	Карадаг	-	0,226	0,514	0,483	0,459	0,090
БД		0,281	-	0,277	0,187	0,292	0,018
МД		0,563	0,244	-	0,551	0,535	0,262
ВУ		0,650	0,165	0,657	-	0,617	-0,029
ШУ		0,575	0,280	0,484	0,592	-	0,111
КО		0,257	-0,003	0,258	0,262	0,180	-
Курортное							
ВР	Бахчисарай	-	0,635	0,565	0,713	0,491	-0,068
БД		0,628	-	0,548	0,648	0,459	0,116
МД		0,662	0,762	-	0,625	0,463	0,300
ВУ		0,265	0,430	0,336	-	0,409	-0,079
ШУ		0,415	0,619	0,644	0,475	-	0,259
КО		0,188	0,079	-0,012	-0,040	-0,243	-

Примечание: полужирным шрифтом выделены коэффициенты, характеризующие высокую тесноту корреляции, полужирным курсивом – корреляцию средней тесноты

Таким образом, корреляционный анализ показал, что морфометрическая конхологическая изменчивость изученных популяций *E. vermiculata* с Крымского полуострова характеризуется как общими чертами, так и специфическими особенностями структуры.

Литература

Лакін Г.В. Биометрия. – М: Наука, 1990. – 352 с. Хлус Л.М. Онтогенетична мінливість конхологічних параметрів *Eobania vermiculata* Müller у зв'язку з адаптацією до аридних умов існування // Питання біоіндикації та екології. – Запоріжжя, 2002. – Вип. 7, № 1. – С. 84-91. Хлус Л.М., Кривко Л.А. Структура ізольованої популяції *Eobania vermiculata* Müll. (Gastropoda: Helicidae) на північній межі ареалу // Наук. вісник Чернівецького університету. Збірник наук. праць. – 2006. – Вип. 298. – Біологія. – С. 16-22. Хлус Л.Н., Ткачук А.Д. Морфометрическая структура популяций *Eobania vermiculata* (Mull.) в зонах рекреационной нагрузки // Эко- и агротуризм: перспективы развития на локальных территориях: материалы III международной научно-практической конференции / Баранов. гос. ун-т. – Барановичи, 2011. – С. 208-211. Шилейко А.А. Наземные моллюски надсемейства Helicoidea. – Л.: Наука, 1978. – 384 с.

**Математические модели и мониторинг как
способ изучения, прогнозирования развития
популяций и сообществ.**

КОМПЛЕКСНАЯ ОЦЕНКА КАЧЕСТВА ВОДЫ РЕКИ МИАСС

Артеменко Б. А.

Челябинский государственный педагогический университет,
г. Челябинск, boris_chpu@mail.ru

В связи с интенсивной урбанизацией все большую роль приобретает проблема предотвращения загрязнения водных объектов поверхностными стоками с городских территорий, которые попадая в водные объекты изменяют кислородный режим, вызывая заиливание и загрязнение водоема (Кокин, 1982).

Основным источником загрязнения водных экосистем, как правило, являются бытовые и производственные сточные воды. Проведение мероприятий по очистке загрязненных вод не всегда позволяет добиться полного изъятия некоторых органических и неорганических загрязнителей. Поэтому в настоящее время остается актуальным биологический контроль за качеством природных и поступающих очищенных производственных вод, так как его результаты служат достаточно надежными показателями сложившейся экологической ситуации (Никулина, 2006; Калинин, 2007).

Одной из основных водных артерий Челябинской области, на которой размещены два крупных водохранилища, имеющих питьевое и хозяйственно-бытовое значение – Аргазинское и Шершневское, является река Миасс.

Ведущим источником загрязнения воды реки являются хозяйственно-бытовые и промышленные сточные воды (ОАО «Уральский автомобильный завод», ОАО «Челябинский электрометаллургический комбинат», ОАО «Челябинский металлургический комбинат», ООО «Равис – птицефабрика Сосновская», ЗАО «Карабашмедь» и др.), а также организованные и неорганизованные поверхностные стоки с территории населенных пунктов, расположенных по ее течению, в том числе гг. Миасс и Челябинск, д. Бутаки, с. Миасское и др. (Лихачев, Артеменко, 2011).

В настоящей работе предпринята попытка комплексной оценки качества воды реки Миасс в черте г. Челябинска.

Исследования химического состава воды реки Миасс были проведены в течение 2010 года, в местах, наиболее подвергшихся антропогенной нагрузке. Обработка анализов проб проведена в аккредитованном УНИЦ биологии биологического факультета Челябинского государственного университета. Среди исследуемых показателей были выделены те, значение которых явно превышает ПДК из перечня рыбохозяйственных нормативов ПДК и ОБУВ вредных веществ для воды, водных объектов, имеющих рыбохозяйственное значение, а также наиболее значимые для оценки контроля за эффективностью работы очистных сооружений. Результаты сопоставлены с показателями исследований проводимых ГУ «Челябинский ЦГМС», представленных в ежегодных комплексных отчетах (Табл. 1).

Таблица 1.

№ п/п	Определяемая характеристика	Года исследования						ПДК
		2006		2007		2010		
		1*	2	1	2	1	2	
1.	Аммоний-ион	0,20	1,33	0,33	0,53	0,29±0,10	0,56±0,20	0,5
2.	Фосфат-ион	0,062	0,172	0,038	0,070	0,17±0,03	0,54±0,05	0,2(Р)
3.	Железо общее	0,07	0,10	0,11	0,20	0,08±0,02	0,40±0,08	0,1
4.	Взвешенные вещества	5,8	8,8	6,0	22,0	<3,0(1,0)	26,0±7,8	0,75 к фону

* 1 – минимальное, 2 – максимальное содержание в реке в течение года

Анализ результатов по представленным показателям позволяет заключить, что содержание взвешенных веществ превышает почти в 35 раз веществ предельно-допустимые концентрации.

Кроме того, был определен показатель биохимического потребления кислорода через 5 суток (БПК₅). Он варьируется на разных станциях от (1,7±0,4) мгО₂/дм³ до (44,5±5,8) мгО₂/дм³, при норме 2,0 мгО₂/дм³. Таким образом, экспериментально было установлено, что показатели БПК₅ превышают ПДК более чем в 20 раз, являясь косвенным доказательством загрязнения воды органическими веществами.

Для биоиндикационной оценки качества воды был осуществлен забор проб планктона. В качестве тест-объектов использованы виды отдела *Cyanoprokaryota*. Отбор проб осуществлялся батометром, они фиксировались раствором формалина. Установление видового статуса тест-объектов проведено под микроскопом в камере Горяева, с использованием стандартных определителей (Голербах и др., 1953). Степень сапробности устанавливалась по таблицам А.В. Макрушина (1974) и С.С. Бариновой и др. (2006).

Наши результаты показали, что река Миасс – β-α-мезоспробный водоем, то есть водоем, где происходит смена участков от: «с не

значительным дефицитом кислорода», до «с значительным дефицитом кислорода», что и согласуется с результатами химического анализа воды.

Таким образом, комплексная оценка экологического состояния воды реки Миасс показала, что под воздействием антропогенных факторов происходит трансформация исследуемой экосистемы. С некоторой долей вероятности можно утверждать, что очистные сооружения вышеприведенных предприятий, производящих сброс сточных вод в реку, а также хозяйственно-бытовых сточных вод жилмассивов, размещающихся по ходу течения реки Миасс работают не эффективно.

Дальнейшее отрицательное воздействие на реку постепенно приведет к ее полной непригодности в качестве источника для питания водохранилищ, размещенных по ходу течения реки, и играющих значительную роль для питьевого и промышленного водоснабжения Челябинской области. Только неукоснительное соблюдение режима водоохранных зон в соответствии с действующими нормами санитарного законодательства и законодательства в области охраны окружающей среды помогут сохранить данный водный объект.

Литература

Баринова С.С., Медведева Л.А., Анисимова О.В. Биоразнообразие водорослей-индикаторов окружающей среды. Тель-Авив : PiliesStudio, 2006. 498 с. Голлербах М.М., Косинская Е.К., Полянский В.И. Определитель пресноводных водорослей СССР : Синезеленые водоросли. М. : Госиздат, 1953. Вып. 2. 652 с. Калинин В.М. Мониторинг поверхностных вод. Тюмень : изд-во ТюмГУ, 2007. 208 с. Кокин К.А. Экология высших водных растений. М. : изд-во Моск. ун-та, 1982. 160 с. Лихачев С.Ф., Артеменко Б.А. Гидрохимическая и биоиндикационная оценка качества воды реки Миасс // Вестн. ЧПУ. 2011. № 6. С. 298-305. Макрушин А.В. Библиографический указатель по теме «Биологический анализ качества вод» с приложением списка организмов-индикаторов загрязнения. Л. : изд-во ЗИН АН СССР, 1974. 51 с. Никулина Т.В. Оценка экологического состояния р. Раздольная по составу индикаторных видов водорослей // Вестн. ДВО РАН. – 2006. № 6. С. 71-78.

ОЦЕНКА ВОЗДЕЙСТВИЯ КАТАСТРОФИЧЕСКОГО ВЕТРОВАЛА НА ЛЕСНЫЕ ЭКОСИСТЕМЫ КОСТРОМСКОЙ ОБЛАСТИ ПО ДАННЫМ КОСМИЧЕСКОЙ СЪЕМКИ LANDSAT

Владимирова Н. А.¹, Малахова Е. Г.², Крылов А. М.³, Глушков И. В.⁴,
Петухов И. Н.⁵

¹ НП «Прозрачный Мир», Москва, nadiopt@yandex.ru

² ФГУ «Российский центр защиты леса», Москва, katyarlz@yandex.ru

³ ФГУ «Российский центр защиты леса», Москва, amkrylov@gmail.com

⁴ НП «Прозрачный Мир», Москва, glushkov2igor@gmail.com

⁵ Костромской технологический университет, Кострома, xen8787@mail.ru

Массовые ветровалы, наряду со сплошными вырубками и пожарами, являются основными факторами нарушения растительного покрова в таежных лесах европейской части России (Уланова Н.Г., 2006, Уланова Н.Г. и др., 2007, Скворцова Е.Б. и др., 1983). Для выявления и

мониторинга массовых ветровалов используют космические снимки разного пространственного разрешения. Существует множество алгоритмов обработки космических снимков. В данной работе, для выделения массового ветровала, были использованы три метода обработки космических снимков и проведен сравнительный анализ их результатов.

Объектом исследования был выбран массовый ветровал 2010 года, прошедший по территории Судиславского и Островского районов Костромской области.

Нами были обработаны две пары сцен Landsat TM, полученных до и после ветровала: 176 20 и 177 19 по сетке WRS-2 (Worldwide Reference System). По сценам, снятым до ветровала, были созданы маски нелесных земель, которые затем применялись к пост-ветровальным сценам. Таким образом, для выявления ветровалов достаточно было провести бинарную классификацию: неповрежденный лес – ветровал. Для этого для каждого класса путем визуального отбора были созданы обучающие выборки.

Для решения этой задачи нами были опробованы три вида алгоритмов классификации: метод опорных векторов в среде ENVI (впервые предложен В. Вапником, 1979), дерево решений в среде R (метод описан на сайте Гис-Лаб, <http://gis-lab.info/qa/classify-trees-r.html>) и дискриминантный анализ. Для всех трех методов были отобраны 100 точек эталонов в границах ветровала и за его пределами, которые использовались как эталоны при работе с опорными векторами и деревом решений, а для дискриминантного анализа в программе STATISTICA было рассчитано уравнение, по которому затем с помощью расширения для QGIS RasterCalc были выделены ветровалы.

Оценка точности результатов дешифрирования проводилась в среде ERDAS Imagine по следующему алгоритму: с помощью встроенного инструмента ERDAS составляется матрица ошибок для каждой из проведенных классификаций. Для этого программа генерирует набор случайно расположенных точек и в специальной таблице показывает, к какому классу они отнесены по результатам классификации. Оператор вводит в другом столбце этой же таблице реальное значение класса. По данным матрицы ошибок, полученной в результате вышеописанной работы, подсчитывается процент правильного отнесения пикселей к определенному классу.

В таблицах 1-3 представлены оценки точности классификации по трем опробованным нами алгоритмам.

Таблица 1.

Оценка точности выявления ветровалов по методу опорных векторов.

	всего тестовых участков	из них отклассифицировано правильно	точность производителя	точность пользователя
неповрежденный лес	237	232	100,00%	97,89%
ветровал	19	19	79,17%	100,00%
всего	256	251		
общая точность 98,05%				

Таблица 2.

Оценка точности выявления ветровалов по методу дерева решений

	всего тестовых участков	из них отклассифицировано правильно	точность производителя	точность пользователя
неповрежденный лес	237	233	100,00%	98,31%
ветровал	19	19	82,61%	100,00%
всего	256	251		
общая точность 98,82%				

Таблица 3.

Оценка точности алгоритма Крыла

	всего тестовых участков	из них отклассифицировано правильно	точность производителя	точность пользователя
неповрежденный лес	237	232	98,31	97,89
Ветровал	1	18	78,26	94,74
Всего	256	251		
общая точность 97,65%				

Как видно из таблиц 1-3, все три метода показывают очень высокую точность в выявлении ветровалов по снимкам Landsat. При этом метод опорных векторов несколько завышает площадь ветровалов за счет неповрежденного леса (особенно это характерно для небольших по площади поваленных участков). Метод дерева решений показал самую высокую точность, хотя и при нем несколько участков неповрежденного леса было ошибочно отнесено к ветровалам. Дискриминантный анализ ошибочно отнес участок ветровала к неповрежденному лесу (один случай) и в пяти случаях, наоборот, завысил площадь ветровала за счет неповрежденного леса. Во всех случаях ошибочная классификация связана с краевыми эффектами, т.е. ошибочно классифицировались участки по краям ветровала, а не участки внутри неповрежденных массивов или крупных ветровалов.

Для уточнения площадей поврежденных ветровалами насаждений необходимы снимки более высокого разрешения и полевые работы по обследованию поваленных участков.

Сравнение всех описанных методов показало, что для выявления и первичной оценки площадей ветровалов по снимкам среднего разрешения можно применять любой из них. Для успешной реализации любого из алгоритмов необходима качественная маска лесов и по возможности отграничение на снимке области, пострадавшей от ветровала.

Литература

Уланова Н.Г. Восстановительная динамика растительности сплошных вырубок и массовых ветровалов в ельниках Южной тайги// Дис. ... д-ра биол. наук: 03.00.05 – М.: РГБ, 2006 – (из фондов Российской Государственной библиотеки). – С. 7-8.
Уланова Н.Г., Демидова А.Н., Богданова Н.Н., Зотеева Е.А. Структура и состав растительности на тринадцатый год после катастрофического ветровала сосняка при разных сценариях освоения// Актуальные проблемы геоботаники. III Всероссийская школа конференция. II часть. Петрозаводск, КарНЦ, РАН, 2007 - С. 245-249. Скворцова Е.Б., Уланова Г.Н., Басевич В.Ф. Экологическая роль ветровалов. – М.: Лесн. пром., 1983 – 192 с.; Вапник, В. Н. Восстановление зависимостей по эмпирическим данным.— М.: Наука, 1979. - 448 с.; Классификация растровых данных с помощью деревьев решений в R // <http://gis-lab.info/qa/classify-trees-r.html>

О МАТЕМАТИЧЕСКОМ МОДЕЛИРОВАНИИ КОИНФОРМАТИВНОГО КОМПЛЕКСА ПОПУЛЯЦИЙ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

Владимирова Э. Д.

Самарский государственный аэрокосмический университет
им. академика С.П. Королева, elyna-well@nm.ru

Эколого-этологические особенности обыкновенной лисицы (*Vulpes vulpes* L.), енотовидной собаки (*Nyctereutes procyonoides* Gray), лесной куницы (*Martes martes* L.), горноста́я обыкновенного (*Mustela erminea* L.) и ласки обыкновенной (*Mustela nivalis* (L.)) изучали в биотопах Среднего Поволжья методом зимних троплений. Предположили существование коинформативного комплекса популяций (ККП) – экосистемы, «расположенной» между популяцией и биоценозом, включающей популяции животных близкой экологии, функционирующей на основе использования гетероспецификами информации совместной среды обитания, выраженной в идентичной кодовой форме. На основании эмпирических данных предположили, что ККП обеспечивает эффекты межпопуляционной протокооперации или комменсализма, однако позитивное действие, доминирующее над конкуренцией этих хищных млекопитающих-родентофагов, обеспечивается не при всех уровнях численности, а только при уровнях, лежащих ниже критических (Владимирова, Мозговой, 2006 а). Действие ККП, по-видимому,

проявляется интенсивнее в условиях высокой антропогенной нагрузки, негативное влияние которой на популяции куницы, горноста и енотовидной собаки выше, чем на популяции ласки и лисицы. Поскольку в условиях протокооперации «присутствие вида-партнера всегда снижает нижнюю критическую численность» (Базыкин, 1985), была поставлена математическая задача определения критериев (этологических и демографических характеристик популяций), при которых функционирование ККП повышало бы устойчивость видов, слабо адаптированных к антропогену. Для характеристики оптимальных межпопуляционных информационных взаимодействий разрабатывается математическая модель (1), базирующаяся на содержательной модели, описывающей структуру и свойства ККП как системы (2), а также ряд промежуточных моделей, описывающих внутренние параметры ее составляющих (3), (4), (5).

Функционирование ККП как системы S , в общем случае (Советов, Яковлев, 2001), можно представить оператором F_S , преобразующим входные воздействия x , воздействия внешней среды v и внутренние параметры системы h , являющиеся независимыми (экзогенными) переменными, в зависимые (эндогенные) переменные, описывающие законы функционирования системы S

$$\vec{y}(t) = F_s(\vec{x}, \vec{v}, \vec{h}, t) \quad (1).$$

Если неопределенность проявления некоторых поведенческих реакций гетероспецификов из двух (и более) популяций ниже величины H , то эти популяции входят в один коинформативный комплекс популяций (ККП) (2). Особь, не входящая в данный ККП, проявляет активность в пространстве случайных событий, где $x_1, x_2, \dots, x_n$ – возможные события, а $p(x_k)$ – их вероятности (при том что $k = 1, 2, \dots, n$), причем неопределенность (энтропия) возможной двигательной реакции особи определяется как

$$H = -\sum_{k=1}^n p(x_k) \log p(x_k) \quad (2),$$

где x_k – алфавит кода данного сообщения, $p(x_k)$ – вероятность наступления отдельных символов в сообщении. Вхождение особи в популяцию ККП выражается а) в повышении вероятности исследовательских и подражательных реакций на следы зверей «своего» ККП, б) в поведенческих реакциях особей различных популяций на относительно сходный набор объектов внешней среды, в) повышенной информационной ценности объектов, совместно воспринимаемых представителями одного ККП, в сравнении с ценностью объектов,

воспринимаемых видоспецифично (ценность измеряется по количеству элементарных реакций, генерированных при восприятии объекта).

Модель поведения, направленного на получение, переработку, генерацию и сохранение особью внешней информации (и о результатах своей деятельности), может быть выражена процессами, происходящими с особью и ее окружением (Владимирова, Мозговой, 2006 б). Характеристика ситуации, обуславливающей формирование той или иной единицы поведения особи (3), включает внутренние детерминанты поведения, комбинации явлений среды как внешние детерминанты поведения, а также системные механизмы развития ситуативной единицы поведения как события (по П.К. Анохину, 1978) – информационный запрос особи о смысловом содержании внешних объектов, оценка новизны ситуации, содержание памяти о прошлых подобных взаимодействиях, сличение реальных и ожидаемых информации, принятие решения, формирование действия, реализация активности, согласование результата активности с прогнозируемым, ориентация на следующий объект

$$y = a_0 + a_1x_1 + a_2x_2 + \dots + a_nx_n \quad (3),$$

где y – двигательная реакция в данный момент времени, $x_1, x_2, x_3, \dots, x_n$ – факторы, определяющие поведение, a_i – вес фактора (Владимирова, Мозговой, 2006). К внутренним детерминантам поведения отнесем воздействие видовой (x_1), возрастной (x_2) и половой (x_3) принадлежности особи, физиологического (x_4) и мотивационного (x_5) состояний, функциональной формы активности (x_6), особенностей ВНД (x_7) и онтогенеза (x_8), закономерности суточной (x_9) и сезонной (x_{10}) активностей, а к внешним – взаимодействие внешних стимулов (x_{11}), влияние абиотических условий (x_{12}) и биоты (плотность популяции (x_{13}), биосоциальные отношения (x_{14})), уровень антропогенной нагрузки – (x_{15}). Кроме того, поведенческие реакции корректируются памятью о результатах похожей деятельности и самим результатом действия, согласованным или рассогласованным с целью деятельности, «запускающим» двигательную поправку в случае рассогласования результата и цели (а также ряд других факторов). Коэффициент a_i показывает, насколько интенсивно изменяется поведение по отношению к изменению данного фактора: $a_i = \frac{dy}{dx_i}$.

Часть компонентов выявляется в полевых условиях по следам, другие постулируются на основании непосредственных наблюдений за поведением и состоянием поля – «биологического сигнального» (Наумов, 1977) или, в иной трактовке – «информационно-знакового».

Последнее описывается количественными показателями, рассчитанными на 1000 м следовой дорожки особи, – числом объектов (анизотропность), классов объектов (величина) и элементарных двигательных реакций (напряженность) (Мозговой, 2005). Среди причин, определяющих поведение особи в данный момент времени, большим весом обладает актуальная мотивация, связанная с текущей биологической потребностью. Она определяет особенности восприятия внешних объектов, функционирование рабочей и долговременной памяти, характер ответной двигательной реакции (Neisser, 1967). Различают, к примеру, пищевую, оборонительную, комфортную мотивации. При минимальном уровне мотивации выбор любого внешнего стимула равновероятен, а вероятность реакции может быть определена как

$$p(x_k) = \frac{1}{n} \quad (4),$$

где p – вероятность данного исхода, n – число возможных исходов, $0 \leq p(x_k) \leq 1$. Уровень мотивации особи может быть выражен как

$$mL = \frac{A}{M} \quad (5),$$

где mL – уровень мотивации (*motivation level*); A – анизотропность поля (число воспринятых объектов), M – величина поля (число классов объектов n) (Владимирова, Мозговой, 2006 б). При этом иерархическая структура поведения особи имеет следующий вид: 1) элементарная двигательная реакция, 2) унитарная реакция; 3) ситуационно обусловленная единица поведения; 4) поведенческая активность определенной функциональной формы (Владимирова, 2010). Особенность моделирования поведения по материалам троплений состоит в учете влияния на избирательное восприятие не столько материальных свойств внешних объектов, сколько актуальности информации в соответствии с динамикой контекста (функциональной формы поведения).

Дополнительную информацию о функционировании ККП дает применение языковой (семиотической модели). Млекопитающие используют среду в качестве коммуникативного средства (Рожнов, 2004). Как звуковой поток текста на языке, неизвестном слушателю, следовую дорожку сложно разделить на значащие единицы. Для этого нужно знать набор инвариантов (элементарных двигательных реакций). В отличие от субъекта, генерирующего текст языка людей, животные оставляют следы непреднамеренно, и как информационные сообщения они могут быть восприняты при определенной установке (например, на подражательное поведение). Кроме того, следы зверей несут информацию, синхронную и топографически совпадающую с экологической ситуацией, а текст сообщает об иной (или воображаемой) ситуации.

В составе одного ККП наблюдается иерархия межвидовых информационных отношений (виды отличаются по потребности в сведениях о поведении гетероспецификов из «своего» ККП, минимальной у обыкновенной лисицы). Наличие ККП следует учитывать при экологическом мониторинге, поскольку при высокой плотности популяций отношения комменсалов заменяются конкуренцией. К примеру, рост численности обыкновенной лисицы негативно влияет на лесную куницу и горностая, находящегося в трофической конкуренции с лаской, норкой и выдрой. При интродукциях (например, вселении енотовидной собаки) следует принимать во внимание возможное воздействие интродуцентов на популяции других млекопитающих.

Литература

Анохин П.К. Философские аспекты теории функциональных систем // Избранные труды. Философские аспекты теории функциональных систем. – М.: Наука, 1978. – С. 27–49. Базыкин А.Д. Математическая биофизика взаимодействующих популяций. М.: Наука, 1985. – 182. Владимирова Э.Д. Структура поведения хищных млекопитающих // Фундаментальные науки и практика. Сб. научных трудов. Т. 1, № 4. – Томск, 2010. – С. 173. Владимирова Э.Д., Мозговой Д.П. Влияние следов жизнедеятельности лисицы обыкновенной на зимнюю экологию некоторых куниц // Вестн. Самар. ун-та. Естеств. выпуск. – Самара: Самарский ун-т, 2006 а. № 6 (46). – С. 220–234. Владимирова Э.Д., Мозговой Д.П. Проблемы моделирования поведения млекопитающих в знаковом поле (на примере лисицы и куниц) // Вестн. Самар. ун-та. Серия «Биология». – Самара: Изд-во «Самарский ун-т», 2006 б. № 7 (47). – С. 19–29. Мозговой Д.П. Информационно-знаковые поля млекопитающих: теория и практика полевых исследований. Дисс. в форме научн. докл. на соиск. уч. ст. доктора биол. наук. – Тольятти, 2005. – 49 с. Наумов Н.П. Биологические (сигнальные) поля и их значение в жизни млекопитающих // Успехи современной териологии. – М.: Наука, 1977. – С. 93–108. Рожнов В.В. Опосредованная коммуникация млекопитающих: о смене парадигмы и новом концептуальном подходе в исследовании маркировочного поведения // Зоол. журнал, 2004. Т. 83, № 2. – С. 132–158. Советов Б.Я., Яковлев С.А. Моделирование систем. М.: Высш. шк., 2001. – 343 с. Neisser U. Cognitive psychology. N.Y.: Apleton-Century-Crotis. 1967. 230 p.

ИССЛЕДОВАНИЕ ДИНАМИКИ ВИТАЛИТЕТНОГО СПЕКТРА ЭКСПЛЕРЕНТОВ НА БАЗЕ КОМПЬЮТЕРНОЙ МОДЕЛИ

Гиссовский В. Б.

Институт экологии Карат НАН Украины, г.Львов, gnovina@gmail.com

Актуальной задачей ценопопуляционной теории и практической хозяйственной деятельности является исследование жизнеспособности популяции растений как интегральный эффект процессов реализации популяционных функций (Жилиев, 2003). Для решения данной задачи мы применили метод компьютерного визуального имитационного моделирования с использованием методики мультиагентных систем и в дальнейшем на построенной модели провели численные эксперименты (Гиссовский, 2010). Такой подход дал возможность визуализировать виталитетную структуру популяции, которая порождает мозаику локальных пространственных неоднородностей, изменяющихся во времени, и определить соотношения особей разной жизненности. При построении модели учитывались основные свойства функционирования популяции (жизненность, стратегия жизни, вегетативное и семенное возобновление, дистанция расселения, приживаемость, плотность особей,

вымерзание, внутривидовая конкуренция), а также дискретный характер виталитетного спектра и синонтогенеза, как обобщенного онтогенеза особей (Жилиев, 2005). Численный эксперимент показал, что на начальном этапе функционирования системы чётко формируется инвазионная волна и её первичный контур (Рис. 1). Максимальную активность в этом процессе проявляет высшая группа жизненности. В дальнейшем формируется вторичный контур инвазионной волны и ядро системы. С увеличением плотности активизируется средняя группа жизненности. Источником формирования инвазионных волн в большинстве случаев есть особи вегетативного происхождения, а особи семенного происхождения постоянно “сбивают” амплитуду волны, изменяя их регулярность и периодичность, тем самым усиливают устойчивость формируемой популяции. Ядро системы по мере захвата территории расширяется, а динамика его развития принимает пульсирующий характер.

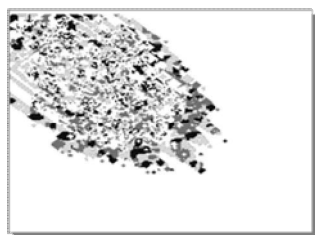


Рис.1. Формирование инвазионной волны

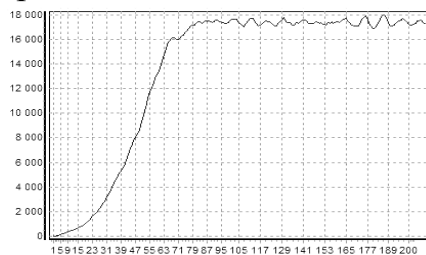


Рис.2. Интегральная демографическая кривая

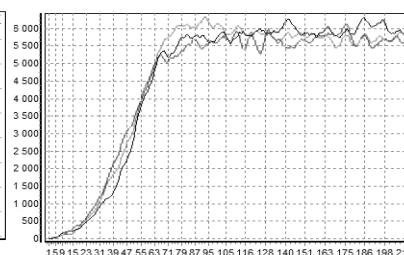


Рис. 3. Демографическая кривая по группам жизненности

Анализ данных указывает на волновой характер развития модели. Первично происходит стремительный подъём демографической кривой, обусловленный свободным пространством для расселения (Рис. 2). Разная активность проявляется в группах жизненности (Рис. 3). Первоначально активна высшая группа, на втором месте – средняя и на третьем – низшая. Завершается этап захвата свободного пространства интеграцией кривых групп жизненности. Определим значения абсолютного прироста особей за определённый интервал формулой $\Delta_i = y_i - y_{i-1}$. Полученные результаты представим в виде графика (Рис. 4), где Дел-1, Дел-2, Дел-3 – это прирост по группам жизненности. График показывает, что после инвазионного периода процесс развития тоже носит колебательный характер. Анализ темпов роста популяции определяем формулой $\Delta_{wi} = y_i/y_{i-1}$, где к-ж1, к-ж2, к-ж3 – это темпы прироста по группам жизненности соответственно. Результаты, представленные на Рис. 5, показывают, что после окончания инвазионного периода темпы роста популяции постоянные, несмотря на перманентные

колебательные процессы. Объяснить это можно факторами гетерогенности, как имманентным свойством виталитетного спектра, колебательными процессами динамики развития и разной реакцией групп жизненности на пространственную топологию. Перечисленное порождает синергетические свойства, которые реализуют эмерджентность системы в целом. Резюмируя, в процессе развития популяции выделим два периода. Инвазионный период, характеризующийся первичным расселением, стремительным ростом численности популяции и доминантой особей, принадлежащих высшей группе жизненности. На этом временном интервале формируется инвазионная волна и образуются субпопуляционные локусы. Преимущественно они состоят из особей высшей и средней групп жизненности. Популяция еще не сформировалась как целостная система с общим популяционным полем. Второй период – стабилизационный, в котором приостанавливается неограниченный рост популяции, обусловленный отсутствием доступного для заселения пространства. При этом для численности особей разных групп жизненности свойственны флуктуационные процессы, пространственные контуры сливаются в общее гетерогенное за характеристикой жизненности поле. Общим для этих периодов есть проявление эффекта самоорганизации с целью структуризации системы и реализация её стабилизирующих свойств. Разные за жизненностью и синонтогенезом группы проявляются как коррелирующие структуры, которые принимают участие в динамических процессах развития популяции. Однако эта система сохраняет внутреннюю когерентность, несмотря на свою гетерогенность и постоянное влияние экзогенных параметров. Таким образом, функция стабильности в развитии популяции базируется на принципах самоорганизации. Она порождается функциями виталитетного спектра и динамикой процессов, которые образуют структуры на базе синонтогенеза, и выступают как два взаимно дополняющих фактора единого живого организма.

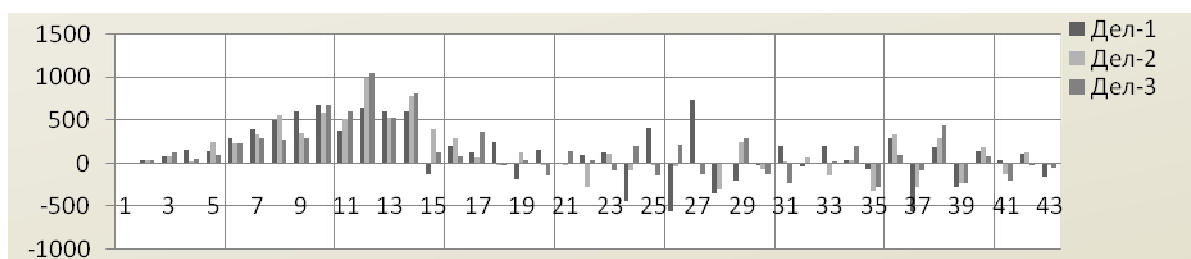


Рис. 4. Динамика абсолютного прироста особей.

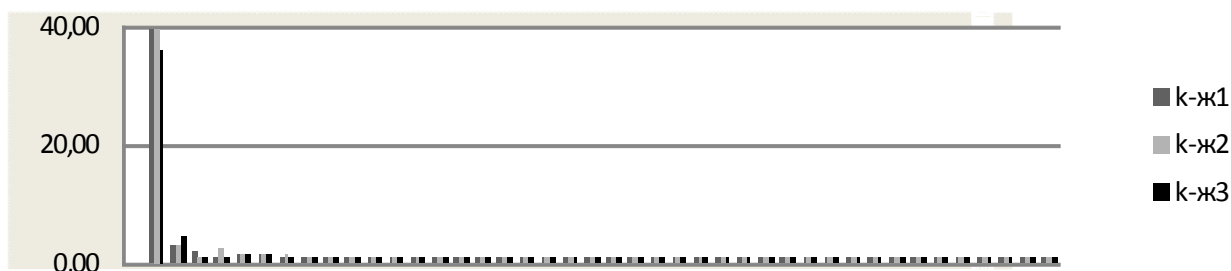


Рис.5. Темпы прироста популяции.

Литература

Гіссовський В.Б. Мультиагентні системи, як інструментарій побудови візуальних імітаційних моделей популяцій трав'янистих // Матер. наук. практ. конф., "Ресурси природних вод Карпатського регіону" – Львів, 2010. – С. 201-205. Жилев Г.Г. Жизнеспособность популяций растений. – Львів: ЛПМ НАНУ, 2005. – 450 с. Жилев Г.Г. Новые аспекты концепции жизнеспособности популяций (по результатам многолетнего мониторинга на территории Карпатского национального природного парка) // Матер. наук. конф. "Роль природно-заповітних територій у підтриманні біорізноманіття" (Канів, 9-11 вересня 2003 р.). – Канів: Б.и., 2003. – С. 314-315.

БАЗА ДАННЫХ ПО БИОМАССЕ ГРУПП ВИДОВ СОСУДИСТЫХ РАСТЕНИЙ ТРАВЯНО-КУСТАРНИЧКОВОГО ЯРУСА ЛЕСНЫХ СООБЩЕСТВ ДЛЯ РАЗРАБОТКИ МОДЕЛИ НАПОЧВЕННОГО ПОКРОВА В СИСТЕМЕ МОДЕЛЕЙ EFIMOD-DLES

Грозовская И. С.

Институт физико-химических и
биологических проблем почвоведения РАН,
г. Пушкино, Московская обл., irinagrozkovskaya@gmail.com

Для выбора оптимального пути ведения лесного хозяйства, который бы позволил сохранить не только продуктивность лесов, но и их биологическое разнообразие, экологические функции, необходимо проведение долгосрочных прогнозов как продукционных, так и экологических параметров лесных экосистем. Решить данные задачи можно с применением модельного подхода. Компьютерная система имитационных моделей динамики лесной экосистемы EFIMOD-DLES (Komarov et al., 2003) позволяет делать долгосрочные прогнозы по основным экологическим параметрам, необходимым для анализа состояния лесных сообществ. Большинство существующих на данный момент моделей, имитирующих динамику продукционных процессов в лесных сообществах, не содержат модуля напочвенного покрова (травяно-кустарничкового и мохово-лишайникового ярусов фитоценоза). Вместе с тем, учет продуктивности напочвенного покрова необходим для оценки продукционных параметров лесных экосистем, т.к. велика его роль в образовании органического вещества экосистемы.

Цель наших исследований состоит в разработке методики прогноза динамики биомассы напочвенного покрова лесных сообществ в рамках

системы моделей EFIMOD-DLES на основе расширения программного модуля Biosalc (Бобровский и др., 2005, Ханина и др., 2006). На данном этапе программный модуль Biosalc совместно с системой моделей EFIMOD-DLES позволяет прогнозировать динамику видового и экосистемного разнообразия растительности на уровне лесотаксационного выдела путем использования эколого-ценотических групп видов (ЭЦГ) растений, выделенных О.В. Смирновой совместно с Л.Б. Заугольной на основе ЭЦГ А.А. Ниценко (1969) и исторических свит Г.М. Зозулина (1973) (Смирнова и др., 2004); состав групп был уточнен формальными методами анализа растительности (Смирнов и др., 2004, 2006).

Одной из задач на пути достижения поставленной цели является создание базы данных по биомассе групп видов напочвенного покрова лесных сообществ. Источниками информации для данной базы являются результаты анализа литературных источников и собственные полевые исследования. На настоящий момент разработанная нами база данных включает информацию из 13-ти литературных источников и содержит 2180 записей.

Основная таблица базы данных включает следующие поля: литературный источник, данные о местоположении объекта исследований, данные по структуре фитоценоза, информация об отдельных видах растений напочвенного покрова и данные по биомассе видов и (или) групп видов растений напочвенного покрова (Таблица). Также в базу данных нами вводилась дополнительная информация по биомассе видов и (или) групп видов сосудистых растений и мохообразных с учетом деления их на фракции. Под фракцией мы понимаем части растения, на которые исследователь делит отдельные особи вида при сборе полевого материала (листья, многолетняя надземная часть, однолетняя надземная часть, подземная часть и др.). На данный момент в базу данных занесена информация о биомассе 96-ти видов сосудистых растений и мохообразных из 13-ти источников литературы.

В настоящее время не существует общепринятой всеми исследователями методики сбора данных по биомассе видов напочвенного покрова, нет общепризнанной классификации групп видов сосудистых растений и мохообразных на функциональные группы видов. Унификация способа деления видов растений на функциональные группы позволила бы получить сравнимые результаты при дальнейшем анализе информации. На диаграмме отмечено число собранных данных по биомассе функциональных групп видов растений и мохообразных. Приведены

встречающиеся в проанализированных литературных источниках наименования групп видов растений (Рис. 1).

Большая часть собранной на данный момент информации по биомассе видов и (или) групп видов напочвенного покрова относится к бореальным типам леса. Это ельники, сосняки подзон северной, средней, южной тайги и подзоны хвойно-широколиственных лесов, находящихся на территории Европейской части России. Среди данных, собранных по ельникам, преобладает число записей, сделанных по черничной, травяно-сфагновой и кисличной группам типов леса (Рис. 2). Мало информации содержится по ельникам, относящимся к травяной группе типов леса. Поэтому главной задачей полевых исследований мы ставим сбор данных по биомассе напочвенного покрова травяных групп типов леса бореальной зоны, т.к. модель EFIMOD-DLES ориентирована на бореальные типы лесов.

Одной из задач нашей работы является сбор полевой информации по биомассе видов сосудистых растений и мохообразных напочвенного покрова бореальных лесов. Особый интерес представляют старовозрастные леса, относящиеся к высокотравным и крупнопапоротниковым типам ельников. Оценка продукционных характеристик старовозрастных лесов, находящихся на поздних стадиях восстановительных сукцессий, необходима для анализа длительного устойчивого состояния лесных экосистем, которого они могут достичь в современных условиях при отсутствии сильных преобразований, связанных с деятельностью человека. В июле 2011 года в Костромской области на территории Октябрьского района проводился сбор данных по биомассе видов напочвенного покрова в трех типах ельников: ельнике-пихтарнике бореально-мелкотравно-чернично-крупнопапоротниковом, ельнике-пихтарнике разнотравном и в ельнике черничном. Древостой на всех исследованных лесных участках имел возраст более 100 лет. В древесном ярусе доминирующее положение занимали пихта сибирская (*Abies sibirica* Ledeb) и ель европейская (*Picea abies* (L.) H. Karst.). Исследованные участки отличались высокой гетерогенностью древесного яруса (выраженностью оконной динамики, наличием разновозрастного подроста и развитым кустарниковым ярусом) и наличием развитого вывального микрорельефа.

Учет биомассы напочвенного покрова производился методом монолитов. В пределах выделенного относительно однородного участка типа леса закладывалась пробная площадь. В пределах пробной площади делались геоботанические описания в трехкратной повторности. Для этого на площадке $10 \times 10 \text{ м}^2$ описывалось проективное покрытие древесного, кустарникового, травяно-кустарничкового и мохово-лишайникового ярусов сообщества, для каждого вида в выделенном ярусе фиксировалось его покрытие-обилие по шкале Браун-Бланке. Виды мохообразных опре-

Таблица

Структура базы данных по биомассе групп видов напочвенного покрова лесных сообществ

Информация о местоположении объекта исследований	Информация об истории природопользования а месте исследований	Информация о структуре ярусов фитоценоза	Информация о видах или группах видов сосудистых растений и мохообразных
Географические координаты Природная зона Область Район Лесхоз Лесничество Квартал Выдел Номер площади Ближайший населенный пункт Ближайший водоток Характеристика рельефа (макрорельефа, мезорельефа, микрорельефа)	Вид антропогенных нагрузок (пожары, рубки) Характер антропогенных нагрузок (тип рубки, верховой или низовой пожар) Год, когда был пожар или была рубка Источник информации о характере антропогенного воздействия на изучаемый участок леса (данные лесотаксации, информация о лесоустроительных работах, собственные наблюдения и др.)	Древесный ярус: Общая сомкнутость древесного яруса Полнота древесного яруса Формула древесного яруса Бонитет Высота Максимальный диаметр Средний диаметр Возраст леса Травяно-кустарничковый ярус: Общее проективное покрытие яруса Высота яруса Мохово-лишайниковый ярус: Общее проективное покрытие яруса Высота яруса	Латинское название вида Русское название вида Обилие вида (шкала Друде, шкала Браун-Бланке) Встречаемость вида Проективное покрытие вида (%) Данные по биомассе видов и (или) групп видов сосудистых растений и мохообразных

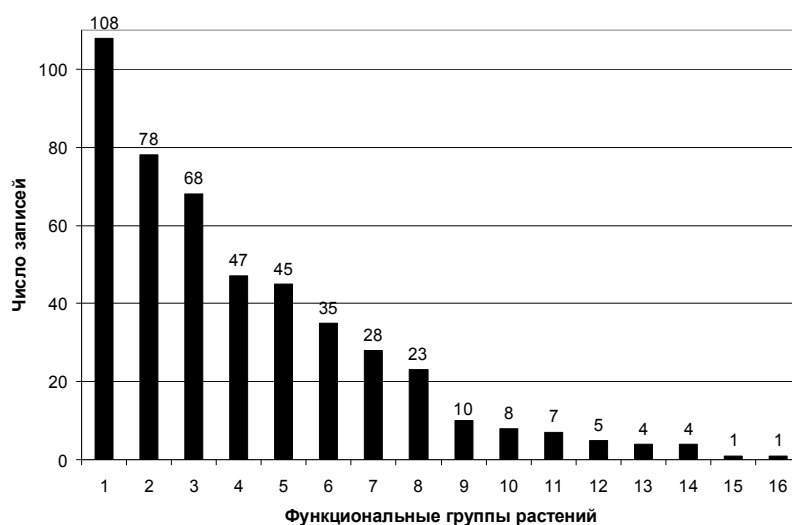


Рис. 1. Количество данных по биомассе функциональных групп растений и мохообразных напочвенного покрова

1 – мхи, 2 – кустарнички, 3 – травы, 4 – мхи зеленые, 5 – лишайники, 6 – разнотравье, 7 – мелкотравье, 8 – злаки, 9 – гилокомиевые мхи, 10 – осоки, 11 – мхи сфагновые, 12 – крупнотравье, 13 – хвощи, 14 – политриховые мхи, 15 – плауны, 16 – папоротники.

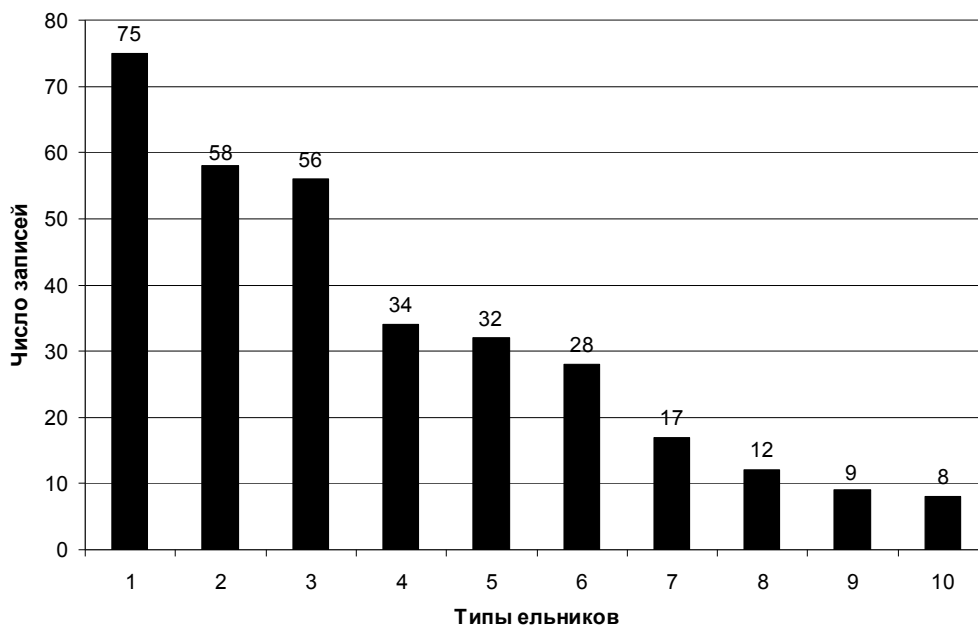


Рис. 2. Количество данных по продукционным характеристикам видов и (или) групп видов напочвенного покрова в разных типах ельников

1 – ельник черничный, 2 – ельник травяно-сфагновый, 3 – ельник кисличный, 4 – ельник зеленомошный, 5 – ельник травяной, 6 – ельник чернично-зеленомошный, 7 – ельник зеленомошно-кустарничковый, 8 – ельник долгомошный, 9 – ельник лишайниково-каменистый, 10 – ельник брусничный.

делялись до рода, а также фиксировалась информация по их проективному покрытию и обилию в мохово-лишайниковом ярусе. Далее на учетной площади выделялись парцеллы по признаку пространственной и структурной однородности напочвенного покрова; при этом различали подкروновые и межкروновые участки. В пределах выделенных парцелл закладывались площадки размером $25 \times 25 \text{ см}^2$. На парцеллу одного типа закладывалось от 3-х до 6-ти пробных площадок. Пробные площадки располагались случайным образом. Для каждой из них составлялся список видов растений и мхов с учетом их обилия. Травянистые растения срезались у поверхности земли и разделялись на виды. Кустарнички также срезались у поверхности земли и делились на следующие фракции: листья, многолетнюю фотосинтезирующую и многолетнюю нефотосинтезирующую части. Мхи снимались с поверхности почвы без деления на виды. Для определения подземной биомассы растений на заложенной площадке выкапывался монолит объемом $25 \times 25 \times 25 \text{ см}^3$. Подземные части растений также делились по видам. В камеральных условиях образцы высушивались до абсолютно-сухого состояния. Для каждого типа сообщества заложено по 20 пробных площадок. Образцы для определения надземной биомассы

растений собирались на 20-ти заложённых площадках, образцы для определения подземной биомассы растений брались на 10-ти из 20-ти заложённых площадок.

Таким образом, для определения биомассы лесного напочвенного покрова в полевом сезоне 2011 г. было заложено 60 пробных площадок в пределах трёх типов сообществ темнохвойных лесов южной тайги. В результате собраны данные по биомассе 30-ти видов сосудистых растений напочвенного покрова исследуемых типов леса. На 17-ти пробных площадках собраны данные по общей биомассе мохообразных без деления их на виды. На рис. 3 приведены данные по числу собранных образцов для разных ЭЦГ видов. Дальнейшая обработка собранного материала предполагает получение и анализ данных по общей биомассе видов напочвенного покрова на пробных площадках; получение усреднённых данных по биомассе напочвенного покрова для каждого типа парцеллы, выделенной в исследуемых участках леса 3-х типов сообществ; проведение сравнительного анализа по биомассе отдельных видов и (или) групп видов сосудистых растений в пределах одного типа сообщества и между 3-мя исследуемыми типами сообществ и др.

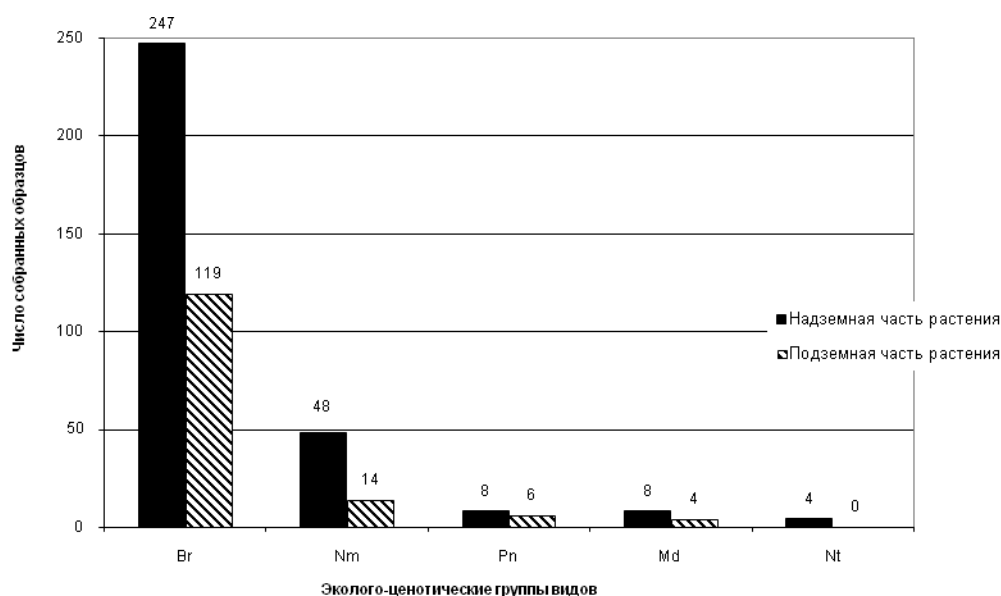


Рис. 3. Число образцов, собранных по биомассе ЭЦГ видов растений напочвенного покрова в исследуемых типах леса

Дальнейшее расширение и пополнение существующей базы данных по биомассе отдельных видов и групп видов растений и мохообразных позволит уточнить данные по биомассе напочвенного покрова бореальных

лесов разных типов и провести анализ продукционных характеристик видов различных функциональных групп.

Литература

Бобровский М.В., Ханина Л.Г., Комаров А.С., Михайлов А.В. Моделирование динамики напочвенного покрова лесных экосистем // Г.Ю. Резниченко (ред.). Математика. Компьютер. Образование. Ижевск: Регулярная и хаотическая динамика. 2005. Выпуск 12. Т. 3. С. 1022—1030. Зозулин Г.М. Исторические свиты растительности Европейской части СССР // Бот. журн. 1973. Т. 58, № 8. С. 1081—1092. Ниценко А.А. Об изучении экологической структуры растительного покрова // Бот. журн. 1969. Т. 54, № 7. С. 1002—1014. Смирнов В.Э., Ханина Л.Г., Бобровский М.В. Уточнение эколого-ценотических групп видов растений лесной зоны Европейской России // Принципы и способы сохранения биоразнообразия. Сборник материалов Всероссийской научной конференции. Йошкар-Ола: Мар. гос. ун-т, 2004. С. 26—28. Смирнов В.Э., Ханина Л.Г., Бобровский М.В. Обоснование системы эколого-ценотических групп видов растений лесной зоны Европейской России на основе экологических шкал, геоботанических описаний и статистического анализа // Бюлл. МОИП. Сер. Биологическая. 2006. Т. 111. № 1. С. 27—49. Смирнова О.В., Ханина Л.Г., Смирнов В. Э. Эколого-ценотические группы в растительном покрове лесного пояса Восточной Европы / Ред. Смирнова О.В. Восточноевропейские леса (история в голоцене и современность), М.: Наука, 2004. Т. 1. С. 165—175. Ханина Л.Г., Бобровский М.В., Комаров А.С., Михайлов А.В., Быховец С.С., Лукьянов А.М. Моделирование динамики разнообразия лесного напочвенного покрова // Лесоведение. 2006. № 1. С. 70—80. Komarov A.S., Chertov O.G., Zudin S.L. Nadporozhskaya M.A., Mikhailov A.V., Bykhovets S.S., Zudina E.V. EFIMOD 2 – a model of growth and cycling of elements in boreal forest ecosystems // Ecological Modelling. 2003. № 2—3. V. 170. P. 373—392.

ДИНАМИКА ЛУГОВОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ В РАЗНЫХ ЧАСТЯХ ПОЙМЫ РЕКИ УГРЫ В КАЛУЖСКОЙ ОБЛАСТИ ПО ДАННЫМ МНОГОЛЕТНЕГО МОНИТОРИНГА

Ермакова И. М., Сугоркина Н. С.

Московский педагогический государственный университет, г. Москва,

geranium.08@mail.ru

Огромный объем материала, собранного на Залидовских лугах за годы мониторинга, даёт возможность проводить разносторонний анализ динамики растительности поймы р. Угры. Наблюдения идут с 1965 г. на постоянных участках в разных частях поймы, в их пределах проводятся ежегодные геоботанические описания (Ермакова, Сугоркина, 2008а). Этот природный луговой массив на правом берегу р. Угры напротив села Дворцы в Калужской области никогда не перепахивался, за исключением небольшой площади в прирусловой части поймы, вошёл в состав образованного в 1997 г. Национального парка «Угра».

Для оценки влияния на динамику луговой растительности положения участков в пойме выбраны 3 пары участков: 1 и 4, 2 и 3, 5 и 3. Участки 3 и 4 расположены в прирусловой части поймы, 1, 2 и 5 – в центральной. Периоды мониторинга участков на всей пойме: 1-ый – сенокосный (1965-1979 гг.); 2-ой - сенокосно-пастбищный (1980-2001 гг.); 3-ий - (2002-2005 гг.) - сенокосный, влияние смены характера использования, 4-ый (2006-2010 гг.) сенокосное использование. Этапы мониторинга: 1-ый состоит из 1 и 2-го, 2-ой этап – из 3 и 4-го периодов. Эти периоды анализируем и при сохранении типа использования.

Участки первой пары все годы мониторинга – сенокосы, скашиваются и подвергаются хозяйственным мероприятиям почти одновременно, что позволяет отвлечься от характера использования и сосредоточиться на изучении влияния части поймы; они были под наблюдением в 1969-2010 гг. Анализ динамики растительности участков 2 и 3, 3 и 5 проведен в 1980-2001 гг. – сенокосно-пастбищное использование (2-ой период) и 2002-2010 гг. – сенокосное использование (3-й и 4-й периоды (Ермакова, Сугоркина, 2000, 2008б)).

За 41 год наблюдений в сводных списках отмечено близкое число видов: участок 1 – 103, участок 4 – 104, входящих в 75 родов и 27 семейств на каждом участке. Только на участке 4 присутствовали представители семейств вьюнковые и зверобойные, а на участке 1 – семейства крапивные и синюховые. Видовая насыщенность за 1969 – 2010 гг. изменялась на участке 1 в диапазоне 19 – 51 вид, на участке 4 было 29 – 50 видов на 100м², это максимальный диапазон, отмеченный во 2-ом периоде. Средняя видовая насыщенность была немного выше на участке 4 – 42,3 вида, на участке 1 – 39,9 вида, для обоих участков показатель был максимальным во 2-ом этапе – 44,5 и 41,1 соответственно.

По проективному покрытию более чем в половине выполненных описаний этих участков преобладало разнотравье, злаково-разнотравные сообщества составили на участках 4 и 1 – 50,0 % и 59,6 %. Описаний сообществ разнотравно-злаковых и со значительным участием бобовых было больше на участке 4.

Общим постоянным видом был подмаренник мягкий (*Galium mollugo* L.). На участке 1 также постоянно встречались костер безостый (*Bromopsis inermis* (Leys.) Holub), свербига восточная (*Bunias orientalis* L.), подмаренник настоящий (*Galium verum* L.), а на участке 4 – овсяница луговая (*Festuca pratensis* Huds.) и жабрица порезниковая (*Seseli libanotis* (L.) Koch.). Постоянные виды одного участка встречались и на другом, их встречаемость – 80-98 %.

Сообществам характерна полидоминантность. Постоянно доминирующих видов на участках не было. 15 доминирующих видов (более половины списка) были общими. Наиболее частым доминантом на участках был *Bromopsis inermis* (72,3 и 61,8 % на участках 1 и 4). Монодоминантные сообщества описаны на участках в 1993 г. с *Bromopsis inermis*. В двудоминантных описаниях на участке 1 одним из доминантов был *Bromopsis inermis*, в 2-х описаниях к нему добавлялся лисохвост луговой (*Alopecurus pratensis* L.), в 2-х – пырей ползучий (*Elytrigia repens* (L.) Nevski), в 1-ом – мятлик узколистный (*Poa angustifolia* L.), герань

луговая (*Geranium pratense* L.), *Bunias orientalis*. Из 9-ти описаний с 2-мя доминантами на участке 4 в 6-ти одним из доминантов был *Bromopsis inermis*, 2 раза и ежа сборная (*Dactylis glomerata* L.), по 1 разу – овсяница красная (*Festuca rubra* L.) и *Festuca pratensis*, в 2-х случаях – *Seseli libanotis*. С этим видом 1 раз в паре был овсец пушистый (*Helictotrichon pubescens* (Huds.) Pilg.) и 2 раза *Poa angustifolia*. Анализ данных показал, что состав доминантов на 2-х участках, частота их встречаемости, диапазон изменения числа доминантов, среднее число доминантов, динамика среднего числа доминантов во многом сходны, что объясняется, по-видимому, одинаковым хозяйственным использованием.

Коэффициент общности Жаккара (Ко) между сводными списками этих участков – 69,7%. Эта величина близка к средним значениям Ко за все годы наблюдений: для участка 1 (62,6%) и для участка 4 (63,2%). Ко между первым и последним описаниями мониторинга на каждом участке сходны (50,0 и 49,2%). Средний Ко между конкретными описаниями двух участков по годам наблюдений гораздо ниже – 45,7 %, по периодам – 46,9; 45,0; 49,2 и 43 %, что говорит о большом различии описаний из разных частей поймы. Максимально сходными описания участков были во 2-ом периоде мониторинга.

Средняя высота генеративных частей травостоя на участках сходна: 127,9 см на участке 1; 129,1 см – на участке 4. Средняя высота основной массы травостоя была больше на участке 1 – 67,2 см; на участке 4 – 52,9 см. Показатель возрастал от 1-го к 4-му периоду мониторинга, соответственно от 1-го этапа ко 2-му. Среднее проективное покрытие травостоя на участках было сходным: 78,7 % на участке 1 и 75,2 % на участке 4.

Увлажнение почвы (У), определенное по экологическим шкалам (Раменский и др., 1956), в среднем было выше на участке 1 (У = 65,4) в центральной части поймы, чем на участке 4 (У = 61,7) в прирусловой части поймы. Показатели богатства и засоленности почвы (БЗ) были немного выше на участке 1 (13,1), чем на участке 4 (12,1).

На других участках увлажнение почвы, определённое по экологическим шкалам (Раменский и др., 1956), в среднем было выше в центральной части поймы на участке 2 (66,9) и 5 (65,7), чем на участке 3 (64,2). Средний показатель богатства и засоленности почвы (БЗ) также был несколько выше на участках центральной части поймы (участки 2 и 5: 12,7 и 12,8), на участке 3 – 12,2.

За 30 лет мониторинга сводные списки видов на участках 2, 5 и 3 насчитывали 79, 76 и 95 видов соответственно, входящих в 54, 54 и 72

рода, 24, 21 и 25 семейств, т.е. видовое богатство, число родов и семейств было больше в прирусловой части поймы на участке 3.

Средний коэффициент общности Жаккара Ко между погодично сравниваемыми описаниями участков 2 и 3 по периодам мониторинга равен 46,8; 50,1; 51,4. Это значительно ниже, чем Ко на участках 2 и 3. Ко между сводными списками видов участков за 2 – 4 периоды равен 60,7, что уже ближе к Ко по участкам. Средний коэффициент общности Жаккара Ко между погодично сравниваемыми описаниями участков 3 и 5 по периодам: 45,6; 46,2; 49,8, т. е. происходило небольшое сближение состава сообществ от 1980 г., которому предшествовало разное хозяйственное использование, до настоящего времени с одинаковым использованием. Коэффициент общности между описаниями участков 3 и 5 значительно меньше, чем между описаниями каждого из участков.

Видовая насыщенность за 1980-2010 гг. изменялась на участке 2 в диапазоне от 30 до 48, на участке 3 в бóльшем диапазоне – от 33 до 59 видов на 100 м². Средняя видовая насыщенность тоже была больше на участке 3 – 41,4, чем на участке 2 – 38,4. Видовая насыщенность на участке 5 имела несколько меньший диапазон – 33-49. Средняя видовая насыщенность была практически одинакова с участком 3 – 41,5.

Анализ растительности участков в прирусловой и центральной частях поймы выявил сходство и различия в структуре и динамике. Общие черты сходства 3-х пар участков следующие: 1. Наибольший диапазон видовой насыщенности наблюдался во 2-ом, самом длинном, периоде мониторинга. 2. Средняя видовая насыщенность была максимальной во 2-ом этапе мониторинга при сенокосном использовании. 3. Более половины описаний составили злаково-разнотравные сообщества. 4. Есть общие постоянные виды: от 1-го в паре участков 1 – 4 до 4-х в паре участков 3 – 5. *Galium mollugo* – общий постоянный вид на всех участках. 5. Наличие более половины общих доминантных видов в каждой паре участков. 6. Преобладание полидоминантности сообществ. 7. Самый длинный список доминантов во 2-ом длинном периоде мониторинга. 8. Средняя высота генеративных частей травостоя максимальна в 3-ем периоде.

Общие различия для 3-х пар участков в разных частях поймы следующие: 1. Положение в пойменном ландшафте. 2. Бóльшее увлажнение и богатство почв участков (1, 2, 5) в центральной части поймы. 3. В составе флор были представители семейств, присущих только одному из участков. Растения семейства вьюнковых встречены на каждом участке в прирусловой части поймы. 4. Более богатые списки видов на участках

прирусловой части поймы. 5. Только в описаниях прирусловой части поймы встречены *Convolvulus arvensis*, *Erigeron acris*, *Pimpinella saxifraga*, *Senecio jacobaea*, *Tanacetum vulgare*, *Amora hybrida*. 6. Средние коэффициенты общности Жаккара между описаниями участков с разных частей поймы за весь срок и по периодам мониторинга значительно ниже, чем на каждом из участков, что говорит о значительно бóльшем сходстве списков видов на одном участке, чем в паре. 7. Бобовые по покрытию играли бóльшую роль в сложении сообществ на участках в прирусловой части поймы. 8. Относительное число видов бобовых в описаниях было больше на прирусловой части поймы, злаков – в центральной части. 9. Списки постоянных и доминирующих видов имеют разный состав. Только в описаниях центральной части поймы доминантами были *Alopecurus pratensis*, *Phleum pratense*, *Poa trivialis*, *Galium verum*. Встречаемость их была невелика. 10. Средняя высота основной части травостоя и средняя величина проективного покрытия больше на участках в центральной части поймы. 11. Минимальные и максимальные показатели состава и структуры травостоя зафиксированы в разные годы.

Таким образом, наличие большого числа различий между растительностью участков в прирусловой и центральной частях поймы говорят о существенном влиянии положения участков в пойме на состав, структуру и динамику луговых сообществ. Сходство в динамике растительности определяется одинаковым хозяйственным использованием, общим влиянием погодных условий, разливов и т.п.

Литература

Ермакова И. М., Сугоркина Н. С. Мониторинг луговой растительности в пойме реки Угры // Ботанический журнал. 2000. Т. 85. № 12. С. 50 – 59. Ермакова И. М., Сугоркина Н. С. Изменение растительности пойменных лугов в национальном парке «Угра» // Экологические проблемы музеев-заповедников. М. 2008а. С. 452 – 493. Ермакова И. М., Сугоркина Н. С. Флора и растительность Залидовских лугов реки Угры в Калужской области // Вопросы археологии, истории, культуры и природы Верхнего поочья. Материалы XII Всероссийской научн. конф. Калуга: Полиграф-информ. 2008б. С. 404 – 407. Раменский Л. Г., Цаценкин И. А., Чижиков О. Н., Актинин Н. А. 1956. Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову. М. 471 с.

ДИНАМИКА ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ *CYPRIPEDIUM CALCEOLUS* L. В ЗАБОЛОЧЕННЫХ ЛЕСАХ МОСКОВСКОЙ ОБЛАСТИ

Железная Е. Л.

Государственный биологический музей им. К.А.Тимирязева

Москва, Россия, Zheleznaya@yandex.ru

Динамику ценопопуляций *C. calceolus* изучали в заболоченных сосняке осоково-сфагновом и ельнике башмачковом в 2001-11 г. на постоянных учетных площадях в сети заказников «Журавлиная родина» Московской области (Железная, 2008). Для общей характеристики

фитоценозов проводили геоботанические описания на квадратных площадках - 100 м² в 3-10 кратной повторности, где составляли полный флористический список и давали оценку обилия - покрытия каждого вида по шкале Й. Браун-Бланке во всех ярусах. Экологическая оценка фитоценозов в целом и составляющих их микрогруппировок проведена по шкалам Н. Ellenberg и Д.Н.Цыганова с использованием компьютерной программы Ecoscale (Ellenberg, 1974; Цыганов, 1983; Комаров и др., 1991). Онтогенетические состояния выделены по общепринятым методикам (Ценопопуляции растений, 1988) с учетом особенностей описания онтогенеза орхидных (Татаренко, 1996). В популяционно-онтогенетических исследованиях за счетную единицу у *C. calceolus* - короткостебельного вида принимали парциальный побег (Ценопопуляции растений, 1988). В ценопопуляциях определяли численность, онтогенетическую структуру и среднюю плотность всех счетных единиц.

Ценопопуляция *C. calceolus* в сосняке осоково-сфагновом включает в себя 15 ценопопуляционных локусов, расположенных на территории площадью 129 м². Анализировали как динамику отдельных локусов, так и динамику всей ценопопуляции в целом. Для ценопопуляции характерно преобладание как виргинильных и генеративных побегов, так и значительная численность ювенильных и имматурных растений (Рис.1). Максимальной численности ценопопуляция достигла в 2006 г. Пик численности этой ценопопуляции в 2006 г. связан с совпадением подъема численности ювенильных растений семенного происхождения (волна возобновления по А.А. Уранову (1975) с годом подъема численности виргинильных растений).

Минимальной численность ценопопуляции была в 2005 и 2010 г. Депрессия численности всей ценопопуляции в 2005 г. связана с тем, что в этом году совпали спады численности ювенильных, виргинильных и генеративных растений. В 2010 г. из-за продолжительной летней жары и засухи снизилась численность как молодых, так и генеративных побегов. Колебания общей численности этой ценопопуляции башмачка настоящего связаны как с изменениями численности ювенильных растений в связи с семенным возобновлением, так и с переходом части побегов разных онтогенетических состояний во вторичный покой и выходом из него.

Ценопопуляционные локусы (скопления) башмачка настоящего могут состоять из одной или нескольких особей (клонов), а каждый клон может иметь до 21 побега (Т.Кулл, К. Кулл, 1991). Разграничить их можно только при выкапывании и изучении подземной части растений, что сопряжено с повреждением растений, либо, путем проведения генетического анализа, который не всегда доступен. Поэтому мы не выделяли отдельные особи, а анализировали их скопления, где наблюдали переход в состояние вторичного покоя и выход из него отдельных побегов и особей в целом, вегетативное разрастание, «всплески» семенного размножения. Каждый ценопопуляционный локус имеет свой цикл развития. Локусы не всегда развиваются синхронно по отношению друг к другу. Имеются и общие тенденции их динамики. В целом, анализируя развитие локусов, можно сказать, что колебания общей численности носят сходный характер (Рис.2а). Так в большинстве изученных локусов максимальная численность была отмечена в 2006 г., а в 2005 в большинстве локусов наблюдался спад численности. Как уже отмечалось выше, подъем численности в 2006 г. связан с появлением большого числа ювенильных растений в части локусов, а также вегетативным разрастанием виргинильных и генеративных растений и выходом их из вторичного покоя. Однако же динамика численности ювенильных растений в разных локусах несинхронна. Максимальная численность ювенильных особей в разных локусах отмечалась в разные годы (Рис.2б.). Общая тенденция – спад численности в 2004-05 г. Динамика численности виргинильных счетных единиц имеет двухгодичную периодичность (Рис.2в.). После года подъема численности обычно, если не накладывается воздействие экстремальных погодных условий, следует год спада (перехода части растений в состояние вторичного покоя). Динамика численности генеративных счетных единиц в разных ценопопуляционных локусах также не синхронна. Общие тенденции – подъем численности 2006 г. и ее спад в 2005 г.

Ценопопуляция *C. calceolus* в ельнике башмачковом включает в себя 15 ценопопуляционных локусов, расположенных на территории площадью 113 м². Онтогенетические спектры ценопопуляции *C. calceolus* в ельнике башмачковом в 2002-11 г. центрированные (Рис.3). Преобладают виргинильные побеги, большая часть которых представлена генеративными временно нецветущими. Характерны колебания общей численности ценопопуляции за счет перехода части виргинильных побегов в состояние

вторичного покоя обычно через год. Для растений отмечается отсутствие или очень низкая численность плодов, связанная с недостатком опылителей в условиях малой освещенности, отсутствие ювенильных и незначительная доля имматурных и генеративных побегов свидетельствуют о низком потенциале семенного размножения. При изучении подземной части 5 имматурных растений, оказалось, что все они имеют вегетативное происхождение. Максимальная численность ценопопуляции зафиксирована в 2002 г. Минимальная численность этой ценопопуляции была отмечена в 2007 г., причем падение численности было очень резким, более 60% растений перешли в состояние вторичного покоя. В частности, два ценопопуляционных локуса в 2007 г. совсем не образовали надземных побегов. Это связано с влиянием поздневесенне-раннелетней засухи в условиях более низких значений почвенного увлажнения в этом фитоценозе, по сравнению с сосняками. Однако в 2008 г. они вышли из вторичного покоя, образовав несколько надземных побегов. В жарком 2010 г. с очень сухим июлем также отмечалось падение численности ценопопуляции за счет перехода части виргинильных побегов во вторичный покой. Один из локусов также не образовал надземных побегов, однако в 2011 г. побеги у него появились. Самоподдержание этой ценопопуляции, видимо, происходит только вегетативным путем.

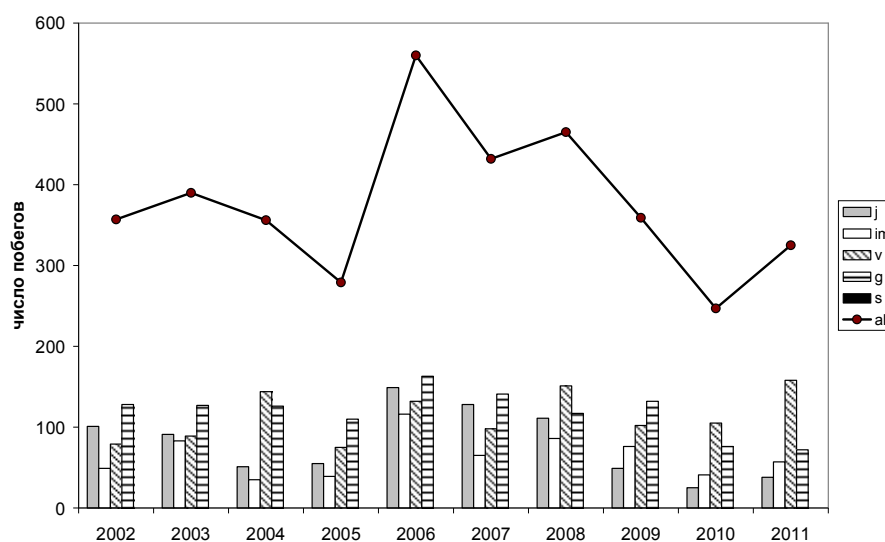
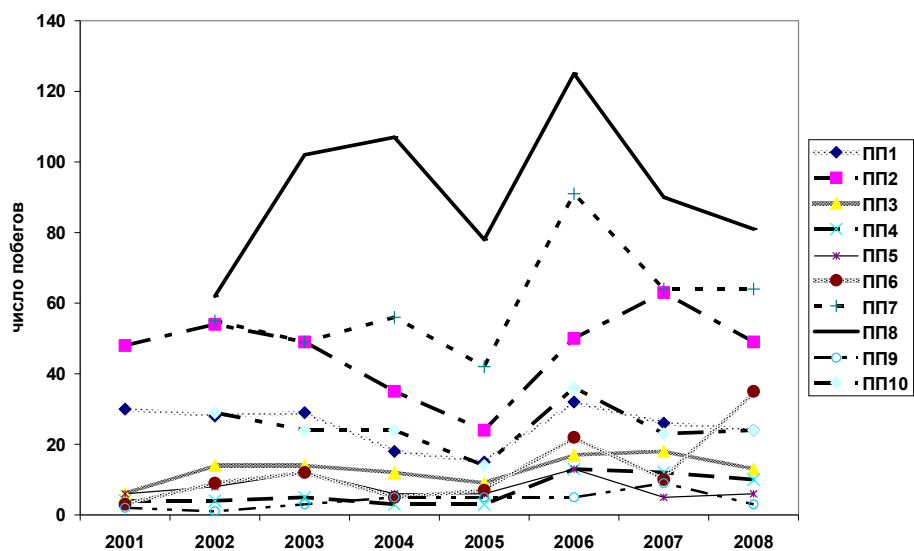
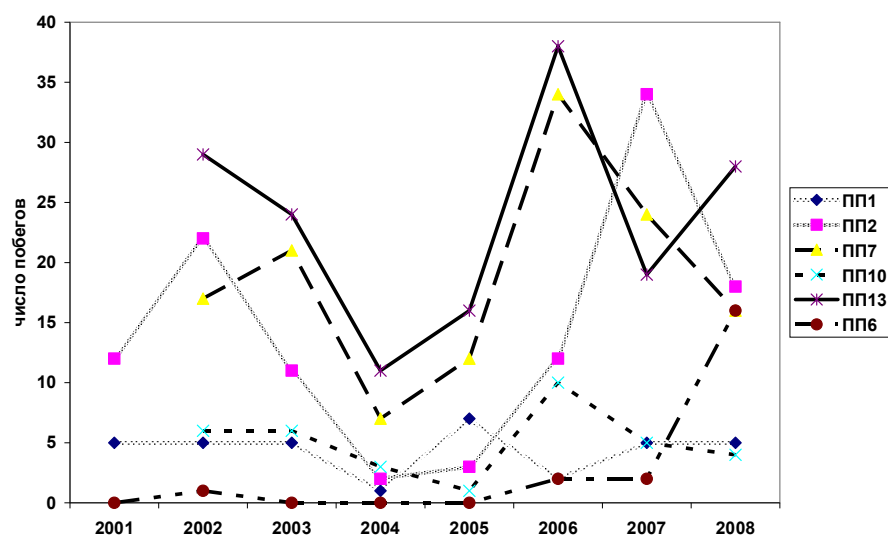


Рис.1. Динамика онтогенетических спектров и численности ценопопуляции *Cypripedium calceolus* в сосняке осоково-сфагновом в 2002- 11 г. (Моск. обл.)

а)



б)



в)

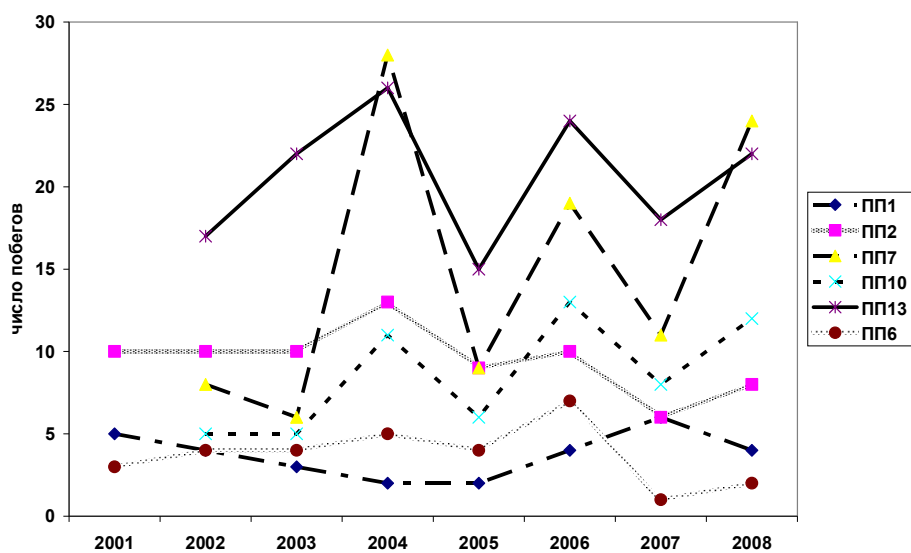


Рис.2. а. Динамика общей численности; **б.** динамика численности ювенильных растений; **в.** динамика численности виргинильных побегов в ценопопуляционных локусах ценопопуляции *Cypripedium calceolus* в сосняке осоково-сфагновом в 2001 - 08 г. (Моск. обл.)

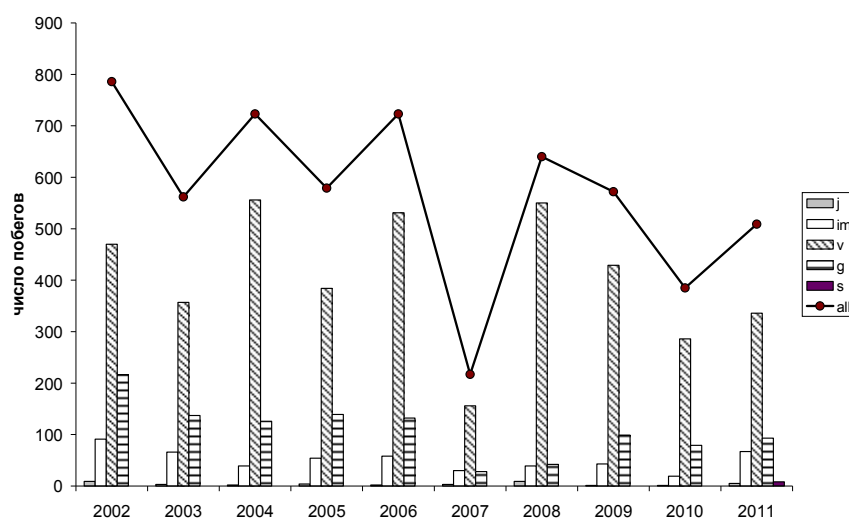


Рис. 3. Динамика онтогенетического состава и численности ценопопуляции *Cypripedium calceolus* в ельнике башмачковом в 2002 - 11 г. (Моск. обл.)

Таким образом, дефинитивные зрелые ценопопуляции *C. calceolus* в хвойных лесах Московской области имеют флуктуационный тип динамики, что обеспечивается асинхронностью развития локусов, периодичностью волн возобновления и перехода растений в состояние вторичного покоя. Ценопопуляции, расположенные на водоразделе в лесном массиве, так же имеют асинхронную динамику численности по годам по отношению друг другу, что обеспечивает относительную стабильность всей экотопической популяции.

Литература

Железная Е.Л. Особенности популяционной биологии некоторых видов орхидных в разных типах фитоценозов (на примере Московской и Брянской областей). Автореф. дис. ... канд. биол. наук, Москва, 2008, 20 с. Комаров А.С., Ханина Л.Г., Зубкова Е.В.. О компьютерной реализации наиболее трудоемких методов обработки геоботанических описаний // Биологические науки. 1991. №8. с.45-51. Татаренко И.В. «Орхидные России: жизненные формы, биология, вопросы охраны». М.: Аргус, 1996, 207 с. Уранов А. А. Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов // Биологические науки. 1975. № 2. С. 7-34. Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии). М.: Наука, 1988, 183 с. Цыганов Д.Н. Фитоиндикация экологических режимов в подзоне хвойно-широколиственных лесов. М.: Наука, 1983, 215 с. Ellenberg H. Zeigerwerte der Gefasspflanzen Mitteleuropas // Scripta Geobotanica, 1974, bd.9. Kull T., Kull K. Preliminary results from a study of populations of *Cypripedium calceolus* in Estonia // Population ecology of terrestrial orchids, 1991, p.69-76.

РАЗЛОЖЕНИЕ РАСТИТЕЛЬНЫХ ОСТАТКОВ В ЛУГОВЫХ СООБЩЕСТВАХ ФОНОВЫХ И ТЕХНОГЕННО НАРУШЕННЫХ ТЕРРИТОРИЙ

Жуйкова В. А., Жуйкова Т. В.

Нижнетагильская государственная социально-педагогическая академия,
г. Нижний Тагил, zhujkova.valia@rambler.ru, hbfnt@rambler.ru.

Скорость разложения растительных остатков – один из важнейших показателей устойчивости экосистем (Гришкан, 1995). Минерализация представляет собой сложный процесс взаимодействия различных факторов

как абиогенной, так и биогенной природы, среди которых особое значение в настоящее время приобретает антропогенный фактор. Тяжелые металлы, накапливаясь в почве в больших количествах, влияют на ее биологические показатели, например, приводят к изменению численности и видового состава микроорганизмов и грибов, участвующих в процессах разложения органического вещества. В настоящем сообщении речь пойдет о результатах исследования актуальной скорости деструкции растительных остатков в луговых сообществах фоновых и техногенно нарушенных территорий.

Исследования проведены в одном из крупных промышленных регионов Свердловской области – г. Нижний Тагил в 2009–2010 гг. Почвы исследуемых биотопов относятся к дерново-подзолистым (разновидность средний суглинок). На техногенно нарушенных территориях загрязняющие вещества (Zn, Cu, Pb, Cd, Mn, Co, Ni, Cr, Fe) содержатся в токсичных для биоты концентрациях. Общий уровень химического загрязнения исследуемых биотопов, оцененный через индекс суммарной токсической нагрузки (S_i) варьировал от 1 до 30 отн. ед. В соответствии с интегральным показателем загрязнения участки были отнесены к фоновой (1,0 отн. ед.), буферной (3,3–6,19 отн. ед.) и импактной (22,78–30,0 отн. ед.) зонам. Почва исследуемых биотопов характеризовалась следующими агрохимическими показателями: гумус – 3,36–4,12%; $C_{орг}$ и $N_{орг}$ – 2,25% и 0,19% соответственно; подвижные формы K_2O и P_2O_5 от 10,0 до 20,47 и от 2,08 до 8,50 мг/100 г почвы соответственно. Почва фоновой и минимально загрязненного участка буферной зоны характеризуется как слабо кислая (5,77–6,21), в биотопах со средним и высоким уровнем загрязнения показатель pH почвы близкий к нейтральному (6,57–6,80), на максимально загрязненном участке среда слабо щелочная (pH=7,66).

Исследование актуальной скорости разложения растительных остатков проводили согласно методическим рекомендациям (Экологическая токсикология, 2001). В сообществах фоновой и загрязненных участков была собрана фитомасса бобовых, злаков и разнотравья. В полевом эксперименте растительные образцы, высушенные до атмосферно-сухого состояния, помещали в верхний пяти сантиметровый слой почвы на тех же участках, с которых была собрана фитомасса. Последовательно по трансекте закладывали по 10 образцов бобовых, злаков и разнотравья через каждые 30 см. Срок экспонирования – два, четыре и шесть месяцев. Всего в эксперименте – 539 образцов.

Статистический анализ результатов выполнен с использованием стандартных методов описательной статистики с вычислением среднего арифметического (M) и его ошибки (m). Статистическую значимость влияния факторов на признак оценивали трехфакторным дисперсионным анализом (вычисление F -критерия Фишера). Сравнение скорости разложения агроботанических групп на разных по уровню химического загрязнения участках проведено методом множественных сравнений Шеффе (S -метод). Зависимость между скоростью разложения растительных образцов и уровнем кислотности почвы (рН) оценивали с помощью коэффициента ранговой корреляции Спирмена (R_s). Статистический анализ выполнен в ПСП Statistica-6.0 (StatSoft, Inc. 1984–2001).

Под скоростью разложения растительных остатков понимают потерю веса растительного образца за определенное время экспонирования, выраженную в долях от исходной фитомассы (%) (Воробейчик, 2007).

В ходе исследования установлено, что независимо от срока экспонирования материала, скорость разложения бобовых, злаков и разнотравья увеличивается с ростом токсической нагрузки (Табл. 1).

Таблица 1.

Характеристика актуальной скорости разложения растительных остатков (%) в зависимости от сроков экспонирования ($M \pm m$)

Агроботанические группы	Токсическая нагрузка, отн. ед.				
	1,0	3,33	6,19	22,78	30,0
срок экспонирования – два месяца					
Р	24,58 $\pm$ 1,21	39,68 $\pm$ 1,43	46,34 $\pm$ 3,40	51,89 $\pm$ 0,90	49,46 $\pm$ 2,17
Б	24,45 $\pm$ 1,62	23,65 $\pm$ 2,24	39,95 $\pm$ 2,66	31,72 $\pm$ 1,63	32,76 $\pm$ 2,12
З	23,66 $\pm$ 1,04	24,72 $\pm$ 1,35	31,18 $\pm$ 0,92	19,96 $\pm$ 1,06	27,26 $\pm$ 1,46
срок экспонирования – четыре месяца					
Р	37,69 $\pm$ 1,63	43,10 $\pm$ 1,54	60,95 $\pm$ 0,75	65,14 $\pm$ 0,65	51,58 $\pm$ 1,90
Б	33,19 $\pm$ 1,13	25,48 $\pm$ 0,94	42,73 $\pm$ 1,81	45,69 $\pm$ 0,59	35,14 $\pm$ 1,81
З	32,14 $\pm$ 0,65	31,93 $\pm$ 2,44	37,19 $\pm$ 1,77	45,67 $\pm$ 0,93	32,54 $\pm$ 0,93
срок экспонирования – шесть месяцев					
Р	33,93 $\pm$ 1,32	45,07 $\pm$ 1,17	61,32 $\pm$ 1,19	59,88 $\pm$ 1,10	43,09 $\pm$ 1,07
Б	31,91 $\pm$ 1,71	28,55 $\pm$ 2,17	39,94 $\pm$ 0,72	42,25 $\pm$ 1,25	30,77 $\pm$ 1,92
З	26,33 $\pm$ 3,05	32,61 $\pm$ 1,58	35,98 $\pm$ 1,23	39,04 $\pm$ 2,77	31,81 $\pm$ 1,22

Примечание: Р – разнотравье, Б – бобовые, З – злаки.

Методом трехфакторного дисперсионного анализа, в котором в качестве действующих на признак факторов выступали период экспонирования, токсическая нагрузка на участках и качественный состав разлагаемого материала, подтверждены статистически значимые различия в скорости разложения растительных остатков на разных по уровню загрязнения участках (Табл. 2). Вклад фактора «токсическая нагрузка» в

общую изменчивость исследуемого признака составил 24%. Кроме того, методом множественных сравнений Шеффе (*S*-метод) проведено сравнение скорости разложения агроботанических групп после шести месяцев экспонирования на участке фоновой зоны с таковой на всех остальных загрязненных территориях. Установлены статистически значимые различия между сравниваемыми группами (разнотравье: $F=26,38$; $df=4$; 42; $p<0,001$; бобовые: $F=4,33$; $df=4$; 39; $p<0,001$; злаки – $F=9,48$; $df=4$; 39; $p<0,001$).

Таблица 2.

Результаты трехфакторного дисперсионного анализа различий в скорости разложения агроботанических групп по уровню загрязнения участков

Фактор	<i>df</i>	<i>F</i>	<i>p</i>	Доля влияния фактора, %
Период экспонирования (1)	2; 341	55,45	< 0,001	6
Токсическая нагрузка (2)	4; 341	108,81	< 0,001	24
Агроботанические группы (3)	2; 341	260,12	< 0,001	29

Разная скорость разложения показана также для исследуемых агроботанических групп. Независимо от уровня загрязнения участков по скорости минерализации растительных остатков выстраивается следующий ряд: *разнотравье* > *бобовые* > *злаки*. Различие в скорости разложения исследуемых групп статистически значимо (Табл. 2). Вклад фактора «агроботанические группы» в общую изменчивость исследуемого признака составил 29%.

Кроме того, скорость разложения растительных остатков зависит от срока экспонирования. Максимальная скорость разложения отмечена в первые два месяца. Влияние срока экспонирования на исследуемый признак статистически значимо (Табл. 2).

Среди факторов, определяющих скорость минерализации органического вещества, можно рассматривать pH почвенного раствора. Выше было показано, что уровень кислотности почв в градиенте увеличивающегося химического загрязнения повышается. Анализ взаимосвязи между скоростью разложения бобовых, злаков и разнотравья и уровнем кислотности почв, проведенный методом ранговой корреляции Спирмена, выявил статистически значимую зависимость только между скоростью минерализации разнотравья и pH почвы ($R_s = 0,39$; $N = 4$; $p < 0,001$). Зависимость скорости разложения бобовых и злаков от уровня pH почвенного раствора не значима (бобовые: $R_s = 0,17$; $N = 4$; $p = 0,28$; злаки: $R_s = 0,021$; $N = 4$; $p = 0,16$).

Таким образом, на участках с высоким уровнем химического загрязнения скорость разложения растительных остатков выше, чем на фоновом. Можно предположить, что скорость разложения образцов связана с активностью почвенной микробиоты, в частности, с наличием в почве техногенно нарушенных территорий групп микроорганизмов устойчивых к химическому загрязнению. Например, в ряде работ показано, что в условиях высоких концентраций микроэлементов в почвах усиливается роль металлоустойчивых деструкторов (бактерий и грибов), следствием чего является ускорение процессов разложения (Паринкина, 1978; Чуркина, 2007).

Различия в скорости минерализации агроботанических групп могут быть обусловлены качественным химическим составом растительного субстрата, который является важнейшим фактором, определяющим величину потери его веса (Гришкан, 1995; Курачев, Батурина, 2005). Зависимость скорости разложения растительных остатков обратно-пропорциональна количеству целлюлозы в их клеточных оболочках. Необходимо отметить, что видовой состав исследуемых растительных фракций, экспонируемых на фоновом и загрязненных участках различается. Так, в группу разнотравья на фоне входят тмин обыкновенный (*Garum carvi* L.), бедренец камнеломка (*Pimpinella saxifraga* L.), льнянка обыкновенная (*Linaria vularis* Mill.), подмаренник цепкий (*Galium aparine* L.), манжетка обыкновенная (*Alchemilla vulgaris* L.). Бобовые представлены следующими видами: клевер луговой (*Trifolium pratense* L.), чина луговая (*Lathyrus pratensis* L.), горошек мышиный (*Vicia cracca* L.). Среди злаков преобладают кострец безостый (*Bromopsis inermis* L.) и овсяница луговая (*Galium malligo* L.).

В условиях загрязнения агроботаническая группа бобовых представлена донником белым (*Melilotus albus* Ders.), донником лекарственным (*Melilotus officinalis* (L.) Pall.), клевером средним (*Trifolium medium* L.); в разнотравье доминирует мать-и-мачеха (*Tussilago farfara* L.); среди злаков – вейник наземный (*Calamagrostis epigeios* (L.) Roth.). Таким образом, можно предположить, что на загрязненных участках в состав фитоценозов входят виды, имеющие в клеточных оболочках меньшее количество дубильных веществ, смол, лигнина и др., что способствует ускорению процессов минерализации.

С точки зрения И. М. Ващенко (Практикум, 1991) слабощелочные значения рН почв благоприятно сказываются на активности микро- и мезофауны – участников преобразования органического вещества. Слабокислые и кислые значения рН повышают биологическую доступность подвижных форм тяжелых металлов, увеличивая их токсичность для почвенной биоты (Воробейчик, 1995; Мещеряков и др.,

2005). Результатом этих процессов является снижение скорости разложения органического вещества. В нашем случае подобный эффект наблюдается в фоновых условиях и на участках со слабым загрязнением. В то время как слабо щелочная среда сильнозагрязненных территорий ускоряет процессы минерализации.

Таким образом, различия в скорости разложения растительных остатков на фоновой и техногенно нарушенных территориях обусловлены рядом экологических факторов: видовым составом разлагающихся агроботанических групп, содержанием тяжелых металлов в почве, сроком экспонирования, уровнем pH среды. Общая изменчивость исследуемого параметра обусловлена уровнем токсической нагрузки на участках и качественным составом растительного материала. Химическое загрязнение среды промышленными поллютантами не всегда приводит к снижению скорости разложения растительных остатков, а как в нашем случае может ускорять процесс гумификации на техногенно нарушенных территориях.

Работа выполнена по тематическому плану научно-исследовательских работ НТГСПА (задание Минобрнауки РФ в 2009–2011 гг., № гос. регистрации 1.1.08).

Литература:

Андреяшана Н. И., Пеикова Н. В. К оценке темпов разложения растительного опада и стандартных образцов целлюлозы в тундровых сообществах // Экология. 2001. № 1. С. 57–60. Воробейчик Е. Л. Изменение мощности лесной подстилки в условиях химического загрязнения среды // Экология. 1995. № 4. С. 278–284. Воробейчик Е. Л. Сезонная динамика пространственного распределения целлюлозолитической активности распределения почвенной микрофлоры в условиях атмосферного загрязнения // Экология. 2007. № 6. С. 427–437. Гришкан И. Б. Разложение растительного опада в основных сообществах бассейна верховий Колымы // Экология. 1995. № 1. С. 9–12. Күрачев В. М., Батурина В. Б. Темпы разложения растительных остатков в почвах техногенных ландшафтов // Сибирский экол. журн. 2005. № 5. С. 789–793. Лакин Г. Ф. Биометрия. М.: Высш. шк., 1990. 352 с. Мецераков П. В., Прокопович Е. В., Коркина И. Н. Трансформация экологических условий почвообразования и формирования гумусовых веществ под влиянием урбогенеза // Экология. 2005. № 1. С. 11–19. Паринкина О. М. Разложение растительного опада и клетчатки в таймырских тундрах // Почвоведение. 1978. № 11. С. 47–54. Практикум по основам сельского хозяйства / И. М. Ващенко [и др.]. М.: Просвещение, 1991. 431 с. Чуркина Г. Н. Биологическая активность чернозема южного карбонатного в зависимости от агротехнических приемов возделывания сельскохозяйственных культур: автореф. дис. канд. биол. наук – 03.00.07. Республика Казахстан, Алматы, 2007. 40 с. Экологическая токсикология: учеб. пособие / Под общ. ред. проф. В. С. Безеля. Екатеринбург: изд-во Урал. ун-та, 2001. 136 с.

КОРРЕЛЯЦИОННЫЙ КРИТЕРИЙ ПРОСТРАНСТВЕННО-ВОЗРАСТНОЙ ОРГАНИЗАЦИИ ГОРИЗОНТАЛЬНОЙ СТРУКТУРЫ ДРЕВОСТОЕВ

Кислов Д. Е., Прилуцкий А.Н., Брижатая А.А.

Ботанический сад-институт ДВО РАН, г. Владивосток, Россия,

kisl_di@mail.ru

Интенсивное развитие вычислительных технологий, происходившее в последние десятилетия, привело к широкому внедрению в практику изучения пространственно-распределенных систем различных статистических подходов, объединенных под единым названием – методы геостатистики (Ripley, 2004; Diggle, 1983). Одной из основных задач, решаемых при помощи указанных статистических приемов, является

выяснение соответствий наблюдаемых данных их модельным представлениям, построенным на базе теоретико-вероятностного аппарата. В частности, для решения задачи оценки случайности пространственного размещения деревьев, являющейся предметом внимания настоящей работы, разработан комплекс достаточно эффективных подходов, позволяющих проводить анализ и устанавливать особенности их организации на базе статистических критериев (Diggle, 1983). Несмотря на значительный опыт использования этих методов в практике изучения сложения древостоев, следует отметить определенную их узость, связанную с интерпретацией понятия организации либо как существенной разреженности размещения объектов, либо как излишней их локальной концентрации.

В развитие подходов, предлагаемых Рипли (Ripley, 1977; Ripley, 2004; Diggle, 1983), в настоящей статье на базе представлений об автоволновой динамике популяций разрабатывается метод локальной оценки вероятных тенденций пространственной динамики древостоев. Статистический критерий строится на основе величин, характеризующих выраженность волнового характера динамических процессов.

Формулировка метода. Пусть $W_r(y)$ круговое окно известного радиуса (r) с координатами центра y . Характеризуем положение в пространстве и оценку возраста объекта парой случайных величин (X, A) , имеющую плотность совместного распределения $u^W(x, a)$, равную нулю вне $W_r(y)$ и удовлетворяющую условию нормировки.

Поставим вопрос об отыскании единичного направления n , доставляющего экстремальные значения коэффициенту корреляции $\rho(n^T X, A)$ (верхний символ “ T ” означает операцию транспонирования вектора или матрицы) и проходящего через центр данного окна. Из постановки оптимизационной задачи и смысла коэффициента корреляции следует, что выбор n по крайней мере двузначен и определяется с точностью до направления: если n доставляет экстремальное (например, максимальное) значение $\rho(n^T X, A)$, то и $-n$ также будет доставлять этой величине экстремальное (но уже минимальное) значение. Разрешение этой неоднозначности обеспечивается выбором такого направления, которое допускает более ценную интерпретацию.

В качестве идейной основы для построения интерпретаций в работе принято явление распространения волны плотности ценопопуляции (Колмогоров, 1936; Свирежев, 1987). Если направление n выбрано так, что

оно указывает на скопление деревьев с малым возрастом, то оказывается возможным локально отождествить n с фронтом распространения волны. Проведем рассуждения, рассматривая для определенности три возрастных группы растительности, условно, — младшую, среднюю и старшую.

Ограничиваясь самой старшей возрастной группой и экстраполируя процесс дальнейшего развития сообщества, можно представить вероятную (локальную) тенденцию пространственного изменения плотности распределения деревьев этой возрастной группы: те экземпляры, которые в настоящий момент являются наиболее старшими через некоторое время выпадут и в эту (старшую) возрастную группу попадут деревья, которые в настоящий момент относятся к средней возрастной группе; таким образом, плотность распределения деревьев старшей возрастной группы имеет тенденцию смещаться в направлении, задаваемом n .

Рассмотрим практические вопросы реализации предложенного подхода и сформулируем на его основе статистический критерий. Сохраняя обозначения, введенные выше, придем к необходимости оптимизации некоторой оценки коэффициента корреляции $\rho(n^T \hat{X}, \hat{A})$ по выборочным данным $(\hat{X}, \hat{A})$, где $\hat{X}$ — выборка векторов координат объектов, $\hat{A}$ — соответствующий набор оценок их возрастов.

Таким образом, задача состоит в том, чтобы для данного зондирующего окна решить оптимизационную задачу $\min_n \rho(n^T \hat{X}, \hat{A})$, где $\rho(n^T \hat{X}, \hat{A})$ — выборочная оценка коэффициента корреляции. В случае традиционного вида для $\rho(n^T \hat{X}, \hat{A})$, эту задачу удастся решить аналитически, полагая $n = (\cos(\varphi), \sin(\varphi))^T$ и выписывая необходимые условия экстремума функции.

Опуская громоздкие выкладки, представим решение оптимизационной задачи в явном виде: $\varphi = \arctan((Q_2 K_{11} - Q_1 K_{12}) / (Q_1 K_{22} - Q_2 K_{12}))$, где $Q = E[(\hat{X} - E\hat{X})(\hat{A} - E\hat{A})] / \sqrt{D(\hat{A})}$; $E(\cdot)$, $D(\cdot)$ — операторы взятия выборочных математического ожидания и дисперсии; K_{ij} — элементы автокорреляционной матрицы координат объектов.

Проделав дополнительные вычисления можно показать, что при $n(\varphi)^T Q < 0$ имеет место минимум, а при $n(\varphi)^T Q > 0$ — максимум $\rho(n^T \hat{X}, \hat{A})$. Случай $n(\varphi)^T Q = 0$ — некоррелированности возраста и

координат положения объектов (учитывая, что $n(\varphi)$ — экстремальное направление для $\rho(n^T \hat{X}, \hat{A})$, возникает только при $Q=0$), не является поводом отказа от метода и устраняется естественным соглашением: при $Q=0$: $\rho=0$, $n=0$.

Рассмотрим вопрос об исследовании случайности пространственного размещения деревьев в лесном сообществе. В качестве модели «случайности» примем независимое равномерное распределение N объектов по площади и возрасту, характеризуемое набором независимых равномерно распределенных случайных величин $\{(X_1, A_1), \dots, (X_N, A_N)\}$, где X_i — вектор пространственных координат, а A_i — возраст объекта. Обозначим через M количество случайно выбираемых на исследуемой площади зондирующих окон радиуса r . На основе экстремальных значений коэффициента корреляции и направлений n , вычисленных для каждого зондирующего окна, может быть построена статистика $Z_*(M, \rho_i^n, n_i, r)$, где $i = \overline{1, M}$ (конкретный вид используемых статистик приводится ниже). Критическая область для принятия решения определяется по результатам статистического моделирования (метод Монте-Карло) для всех значений r . Определив критическую область $I(r, \alpha) = [Z_*^-(r, \alpha), Z_*^+(r, \alpha)]$ при некотором уровне значимости α , необходимо проверить принадлежность вычисленного значения статистики найденному интервалу. Гипотеза о случайном характере пространственно-возрастной структуры не отвергается при данном уровне значимости α , если значение статистики оказывается внутри интервала $I(r, \alpha)$ и отвергается в противном случае. На практике более удобным является графическое (по аналогии, например, с работой (Diggle, 1983)) представление $Z_*(r)$ и соответствующих граничных значений $I(r, \alpha)$ в зависимости от r .

Предлагаемый подход апробирован на материалах таксации древостоя на пробной площади, заложенной в высокотравном дубняке в лесах Горнотаежной станции ДВО РАН (Уссурийский район).

Применение метода предполагает наличие оцифрованных данных, содержащих локальные (или географические) координаты объектов и их возраст. Поскольку на момент написания статьи необходимые данные для получения таких оценок отсутствовали, требуемый для работы метода возраст деревьев был отождествлен с диаметром их стволов, учитывая

принципиальную сторону настоящей работы, такое допущение является вполне правомерным.

В статье рассматриваются особенности пространственно-возрастной структуры ценопопуляции дуба монгольского (*Quercus mongolica* Fisch. ex Ledeb.), которая имеет наиболее «беспорядочное» размещение на пробной площади.

В качестве статистик используем $Z_{mean}(r) = \frac{1}{M} \sum_k \rho_k^n(r)$ и

$Z_{ang}(r) = \frac{1}{M} \sum_k \angle n^i(r)$, где M — количество случайно размещенных

зондирующих окон (опыт вычислений показал, что достаточно ограничиться $M = 1000$); $\angle n^i(r)$ — угол, определяющий оптимальное направление n в i -ом зондирующем окне радиуса r (в данной работе принималось, что $\angle n^i(r) \in [-0.5\pi, 1.5\pi]$; уровень значимости α полагался равным 0.05.

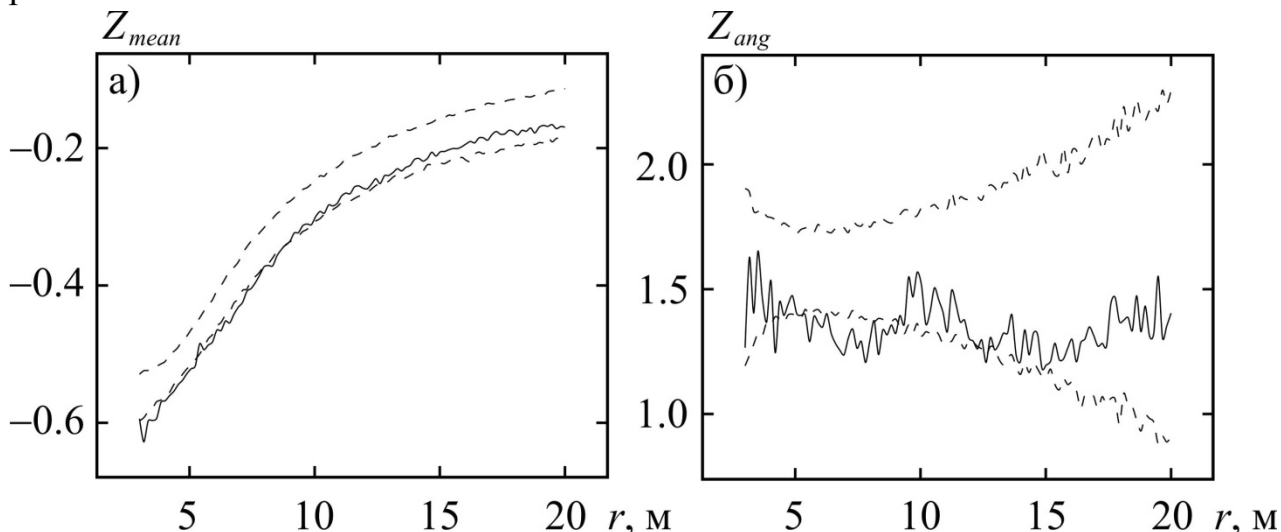


Рис. 1. Статистики (сплошные линии) и критические области при $\alpha = 0.05$ (пунктирные линии): а) — Z_{mean} ; б) — Z_{ang} .

На Рис. 1 представлены результаты вычисления статистик $Z_*(r)$ для дуба монгольского и соответствующие им критические области (расчеты проводились с использованием авторских программ, реализованных в среде Python+SciPy). В силу того, что график $Z_{mean}(r)$ (при $r \leq 10$ м) выходит за границы критической области (рис. 1, а), пространственно-возрастная организация дуба монгольского не должна рассматриваться как случайная на круговых участках радиусом до 10 м. При этом для участков размером около 10 м (рис. 1, б) на исследуемой площади (в целом) наблюдается наибольшая упорядоченность ценопопуляции. При больших радиусах зондирующих окон наблюдаемое размещение объектов при данном уровне значимости не отличается от случайного. Аналогичный

результат получен при изучении структуры ценопопуляции дуба монгольского в более мягких условиях – на территории п-ова Муравьева-Амурского (профиль Ботанического сада-института ДВО РАН, г. Владивосток).

Подводя итоги проделанной работе, отметим возможные модификации предложенного подхода в рамках проблемы оценки организации и анализа динамики растительных сообществ. Альтернативные формулировки метода возможны при отличных от коэффициента корреляции Пирсона видах оптимизируемых функций, в общем случае приводящих к задаче численного отыскания их экстремума и увеличению вычислительного времени. Особый интерес представляют «волновые» интерпретации, найденных тенденций пространственного развития видов, открывающие перспективы построения эвристических прогнозов, а также разработки, верификации и адаптации математических моделей динамики лесных сообществ.

Литература.

Колмогоров А.Н., Петровский И.Г., Пискунов Н.С. Исследование уравнения диффузии, соединенной с возрастанием количества вещества и его применение к одной биологической проблеме // Бюллетень МГУ. сер.~А, Математика и механика, – 1936, – Т. 2. – С. 1-25. Свирижев Ю.М. Нелинейные волны, диссипативные структуры и катастрофы в экологии. – М.: Наука, – 1987. – 368-с. Diggle P.J. Statistical analysis of spatial point patterns. London: Academic Press, –1983. Ripley B.D. Tests of “randomness” for spatial point patterns // J. Roy. Stat. Soc., – 1979, iss. 41, –P. 368—374. Ripley B.D. Spatial Statistics. John Wiley & Sons, – 2004. – 252 p.

О стенобионтности и эврибионтности у лесных растений

Комаров А. С., Зубкова Е. В.

Учреждение Российской академии наук Институт физико-химических и биологических проблем почвоведения РАН, г. Пущино, Московская область, Россия, as_komarov@rambler.ru, elenazubkova@rambler.ru

В последнее десятилетие в экологии возникли новые задачи, связанные с количественным прогнозом, использующие математические модели. К таким задачам следует отнести оценку пригодности местообитаний (habitat suitability) для видов растений и животных (Guisan, Zimmerman, 2000). Эта задача решается вычислением с помощью моделей диапазонов факторов среды, в которых вид может существовать, с последующей визуализацией таких местообитаний на карте средствами геоинформационных систем (ГИС). Оценку комплекса условий абиотических факторов конкретной территории сейчас легко осуществить по дистанционным измерениям с использованием ГИС, изменения факторов определяются математическими моделями такими, как модели изменений климата, рассчитанными полями загрязнений, либо рассчитанными изменениями гидрологического режима территорий.

Однако реакцию видов на изменение факторов в общем случае описать не так просто. Обычно все рассуждения о пригодности местообитаний происходят с привлечением понятия экологической ниши (Hutchinson, 1948). Г. Хатчинсон рассматривал каждую физическую, химическую, биотическую компоненты среды как некий градиент, вдоль которого у каждого организма есть свое значение оптимума и пессимума, таким образом, ниша может быть представлена как n -мерный гиперобъем, охватывающий полный диапазон условий, при котором организм может успешно воспроизводить себя. Варьирование состава растительности вдоль градиента среды является результатом различий требований видов к местообитаниям. Однако, нахождение экологической ниши в конкретном количественном выражении, необходимом для построения карт пригодности местообитаний всегда является непростой задачей, при решении которой проявляется зачастую большая изобретательность. Часто такие оценки построены на сложных теоретических понятиях, компенсирующих отсутствие прямых наблюдений.

Рассмотрим один из примеров теоретических рассуждений (впрочем, и построенных на их основе математических моделей). В западной литературе известны представления о видах-генералистах (менее специализированных видов с широкими пределами толерантности по факторам) и специалистах (более специализированных видов с узкими экологическими нишами) (Kassen, 2002; Richmond et al, 2005). В отечественных исследованиях к этим явлениям применяются термины стенобионты - виды с узкими диапазонами условий жизни по конкретному фактору среды и эврибионты – виды с относительно широкими диапазонами условий жизни по рассматриваемому фактору среды обитания. В дальнейшем мы будем пользоваться этими терминами. Необходимо отметить, что Л.А.Жуковой (2004, 2010 и др.) была предложена и применена на большом фактическом материале методика более детального разделения видов на категории стено-эврибионтности с последующим анализом биологической составляющей этого явления. В зарубежной литературе в настоящее время этой теме посвящен значительный круг теоретических и практических исследований. Так, среди эврибионтов предлагается выделять разные категории видов (McPeck, 1996): 1) виды, состоящие из ценопопуляций особей с разными генотипами стенобионтов, которые могут проявиться при смене условий среды, например, в разных частях ареала; 2) виды, у которых ценопопуляции особей имеют генотипы, обладающие способностью

реализовывать различные фенотипы в зависимости от условий среды (фенотипическая пластичность); 3) виды с более широким диапазоном благоприятных для жизни условий по фактору, чем это проявляется в изучаемой области изменений среды.

Физиологически обусловленная пластичность, позволяющая эврибионтам быть толерантными к различным условиям среды, увеличивает их энергетические затраты (DeWitt et al., 1998; van Kleunen et al., 2000). Тогда при оптимальных условиях стенобионты должны превосходить эврибионтов. Однако, если среда переменчива, либо непредсказуема, то затраты на дополнительную приспособленность эврибионтов могут оцениваться как «малые» по сравнению с преимуществами, получаемыми при физиологической или фенотипической пластичности, и в этой ситуации эврибионты оказываются в выигрыше (Parsons, 1994; Rutherford et al., 1995). Можно предположить, что эврибионт имеет преимущество по выживанию перед стенобионтом в таких условиях среды, когда они неоптимальны для стенобионта, а широта реакции эврибионта в состоянии их скомпенсировать. При этом эврибионты по сравнению со стенобионтами более длительно (в пределах их толерантности) могут вносить свой вклад в сообщество при меняющихся условиях среды. В этой ситуации состав эврибионтов в сообществе не должен меняться так сильно как состав стенобионтов.

Приведенные выше соображения позволяют предположить, что эврибионты обладают относительно меньшей скоростью роста, чем стенобионты при оптимальных условиях, но при этом их скорость роста меньше меняется при отклонениях условий среды от оптимальных (Egas et al., 2004).

Математическое моделирование и предыдущие теоретические и экспериментальные работы показывают, что эврибионты выживают в флуктуирующих средах, в то время как стенобионты успешны в постоянных или медленно меняющихся средах (Bowers and Harris, 1994; Gilchrist, 1995).

Интересно сопоставить эти теоретические выводы с экспериментальными данными, полученными с помощью диапазонных экологических шкал растений (Цыганов, 1983). В работе (Зубкова, 2009) рассмотрено применение шкал Д.Н.Цыганова для нескольких массивов геоботанических описаний (ГБО) в различных частях Европейской России для местообитаний, представляющих собой последовательные ряды лесных сукцессионных стадий. В работе приведено детальное описание экспериментальных данных, представляющих собой большие

совокупности геоботанических описаний, сделанных разными авторами: 1) в лесах Печоро-Илычского заповедника (Смирнова и др., 2007), 2) в лесах Костромской области (Луговая, 2008), 3) в Неруссо-Деснянском полесье Брянской области, (заповедник «Брянский лес») (Евстигнеев, 2000, 2004). Было взято авторское выделение сукцессионных стадий.

По ширине диапазона на шкале фактора виды ГБО были поделены на две группы. Так как шкала увлажнения почв (Hd) описывает изменение фактора 23 баллами, то было принято к стенобионтным отнести виды с шириной диапазона не более 7 баллов; ширина шкалы богатства почв азотом (Nt) - 11 баллов, следовательно, стенобионтными (с узким диапазоном) было принято считать виды с шириной диапазона от 1 до 5. Предложенное деление условно, но оно, как показала работа, позволяет выявить и количественно показать некоторые закономерности в изменении видового состава изученных сообществ в ходе сукцессии. В работе с большими массивами данных была использована программа EcoScaleWin (Грохлина, Ханина, 2006; Зубкова и др., 2008), позволившая существенно ускорить составление списков видов с балловыми характеристиками и получить сводную информацию об экологических условиях изучаемого участка.

В результате анализа экспериментальных данных было найдено, что влажность почв, оцененная с использованием шкал по свойствам видов растений для всех местообитаний, оказывается постоянной и по шкалам Д.Н.Цыганова и по шкалам Г.Элленберга (Ellenberg, 1991). При этом доля стенобионтов, оцененная для каждого геоботанического описания, монотонно возрастает, увеличиваясь от первой к последней стадии в несколько раз. Интересно определить, как располагаются в полном диапазоне фактора появляющиеся новые виды. Это можно сделать следующим образом: у каждого из видов, которых мы относим к стенобионтам, есть минимальная (левая) и максимальная (правая) граница его балльного диапазона. Предполагая, что диапазон узок, относительное его расположение можно характеризовать положением, например, левой границы. Изменение по стадиям средней левой границы может быть интерпретировано следующим образом: если ее значение увеличивается, то вновь заселившиеся виды появляются в местообитаниях с увеличившимся значением фактора, если левая граница не меняется, то виды заселяются равномерно по всему диапазону условий. В случае влажности почвы левая граница остается практически постоянной для всех изученных стадий сукцессии во всех районах, где проводились исследования.

Тот факт, что влажность почвы по стадиям остается постоянной, а число стенобионтов растет, может говорить об увеличении количества экологических ниш от начальной сукцессионной стадии к конечной, вследствие, например, возрастания мозаичности местообитания; при этом, в нашем случае, от фактора влажности почв вероятность заселения территории новыми видами не зависит.

Рассмотрим теперь оценку последовательности местообитаний по фактору богатства почвы. От начальной до конечной стадии сукцессии богатство почвы растет, однако число стенобионтов на разных стадиях статистически не отличается. Вместе с тем, в сукцессионном ряду происходит смещение средних значений левой границы балльных диапазонов стенобионтных видов в сторону более богатых почв. Это показывает, что картина соотношения стенобионтов и эврибионтов совершенно другая – стенобионты относительно более бедных местообитаний при развитии почвы и обогащении ее элементами питания уступают место другим видам, более приспособленным к богатым местообитаниям. Доля стенобионтов в геоботаническом описании относительно эврибионтов не изменяется, хотя суммарное число видов и увеличивается. В этом случае возникающая мозаичность по фактору оказывается относительной.

Как же можно объяснить такую динамику параметров? По нашему мнению, увеличение доли стенобионтов по влажности почвы от первой к последней из изученных стадий сукцессии происходит вследствие двух взаимосвязанных процессов: 1) выпадения из сообществ видов эврибионтных по фактору влажности почвы, приспособленных к бедным по азоту условиям (такие виды имеют невысокую конкурентоспособность в сравнении с поселяющимися на избытке питательных веществ быстрорастущими видами более богатых мест обитания) и 2) приход относительно стенобионтных по фактору влажности новых видов, более приспособленных к богатым местообитаниям. Отсутствие у вновь поселяющихся лесных видов приспособленности к широкому изменению фактора влажности легко объяснить. Это может быть результатом отсутствия в таких сообществах отбора на выживание по этому параметру, вследствие относительно стабильных условий среды, возникающих вследствие депонирования влаги пологом ярусной растительности с большим количеством листовенных, активно транспирирующих пород, а также развитого слоя подстилки и гумусового горизонта, обеспечивающих вместе стационарные условия по влажности без резких колебаний, как это

неизбежно происходит на бедных почвах при отсутствии сомкнутого многоярусного полога. Таким образом, процесс внедрения новых видов нелинейно зависит от факторов. Наблюдаемые тенденции биологически объяснимы и не противоречат общим теоретическим предположениям. Эти результаты показывают большие возможности применения диапазонных оценок для выявления условий пригодности местообитания и анализа общебиологических закономерностей динамики видового сложения растительных сообществ.

Литература:

- Грохлина Т.И., Ханина Л.Г. Автоматизация обработки геоботанических описаний по экологическим шкалам // Принципы и способы сохранения биоразнообразия: материалы II Всероссийской научной конференции / Мар. гос. ун-т. - Йошкар-Ола, 2006. - С. 87-89. Евстигнеев О.И. Характеристика флористического и ценотического разнообразия Неруссо-Деснянского полесья // Оценка и сохранение биоразнообразия лесного покрова в заповедниках Европейской России. - М.: Научный мир, 2000. - С. 127-128. Евстигнеев О.И. Сукцессионные процессы в растительном покрове задровых местностей (на примере заповедника «Брянский лес» и окружающих территорий) // Восточноевропейские леса: история в голоцене и современность. Кн. 2. / Ред. О. В. Смирнова. - М.: Наука, 2004. - С. 245-260. Жукова Л.А. Методология и методика определения экологической валентности, стено-эврибионтности видов растений // Методы популяционной биологии: сборник материалов VII Всероссийского популяционного семинара. - Сыктывкар, 2004. - Ч. 1. - С. 75-76. Жукова Л.А., Дорогова Ю.А., Турмухаметова Н.В., Гаврилова М.Н., Полянская Т.А. Экологические шкалы и методы анализа экологического разнообразия растений. - Йошкар-Ола, 2010. - 368 с. Зубкова Е.В. Ханина Л.Г., Грохлина Т.И., Дорогова Ю.А. Компьютерная обработка геоботанических описаний по экологическим шкалам с помощью программы EcoScaleWin: Учебное пособие. Мар.гос.ун-т, Пушкинский гос. ун-т. - Йошкар-Ола: МарГУ, 2008. - 96 с. Луговая Д.Л. Роль экотопических и антропогенных факторов в формировании видового и структурного разнообразия южнотаежных лесов (восток Костромской области) автореф. на соиск.уч.ст.канд.биол.наук. - М. - 2008. - 26 с. Смирнова О.В., Бобровский М.В., Ханина Л.Г., Смирнов В.Э. Биоразнообразие и сукцессионный статус темных хвойных лесов Шешимопечорского и Большепорожного ботанико-географических районов Печоро-Илычского заповедника // Труды Печоро-Илычского заповедника. - Вып. 15. - Сыктывкар, 2007. - С. 28-47. Цыганов Д.Н. Фитоиндикация экологических режимов в подзоне хвойно-широколиственных лесов. - М.: Наука, 1983. - 196 с. Bowers, M.A., Harris, L.C., 1994. A large-scale metapopulation model of interspecific competition and environmental change. Ecol. Modell. 72, 251-273. DeWitt, T.J., Sih, A., Wilson, D.S., 1998. Costs and limits of phenotypic plasticity. Trends Ecol. Evol. 13, 77-81. Egas, M., Dieckmann, U., Sabelis, M.W., 2004. Evolution restricts the coexistence of specialists and generalists: the role of trade-off structure. Am. Nat. 163, 518-531 and ecosystem functioning. Trends Ecol. Evol. 16, 222-223. Ellenberg, H. Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa [Indicator values of plants in Central Europe] / H. Ellenberg, H.E. Weber, R. Dull, V. Wirth, W. Werner, D. Paulsen // Scripta Geobotanica/- V.18.- Verlag Erich Goltze KG, Göttingen, 1991.- 248 s. Hutchinson G.E. Circular causal systems in ecology. Ann. N.Y.Acad.Sci. 1948. 50, 211-246. Gilchrist, G.W., 1995. Specialists and generalists in changing environments. I. Fitness landscapes of thermal sensitivity. Am. Nat. 146, 252-270. Guisan H. A., Zimmermann, N.E. Predictive habitat distribution models in ecology. - Ecological Modelling 135.- 2000.- P. 147-186. Kassen, R., 2002. The experimental evolution of specialists, generalists, and the maintenance of diversity. J. Evol. Biol. 15, 173-190. McPeck, M.A., 1996. Trade-offs, food web structure, and the coexistence of habitat specialists and generalists. Am. Nat. 148, S124-S138. Parsons, P.A., 1994. The energetic cost of stress. Can biodiversity be preserved? Biodiv. Lett. 2, 11-15. Richmond C.E., Breitburg D.L., Rose K.A. The role of environmental generalist species in ecosystem function. Ecological Modelling 188. 2005. 279-295. Rutherford, M.C., O'Callaghan, M., Hurford, J.L., Powrie, L.W., Schulze, R.E., Kunz, R.P., Davis, G.W., Hoffman, M.T., Mack, F., 1995. Realized niche spaces and functional types: a framework for prediction of compositional change. J. Biogeogr. 22, 523-531. van Kleunen, M., Fischer, M., Schmid, B., 2000. Costs of plasticity in foraging characteristics of the clonal plant *Ranunculus reptans*. Evolution 54, 1947-1955.

АНАЛИЗ СПЕКТРОВ ЖИЗНЕННЫХ ФОРМ ГРУПП ЭКОМОРФ ХВОЙНЫХ ЛЕСОВ

Морозова Т. В., Грыжук Н. В.

Черновицкий национальный университет им. Ю.Федьковича, г. Черновцы,
tetmoroz@rambler.ru

Биогеоценоз хвойного леса, как и любая другая функционирующая система, обладает определенной степенью организации, что позволяет всей системе осуществлять генеральную функцию — материально-энергетический обмен между компонентами и средой. Различают три аспекта в организации биогеоценозных систем: структурно-физический

(характеризует пространственное группирование компонентов), функциональный (отражает взаимосвязи между компонентами), временной (фиксирует динамику структуры и функционирования). Все указанные аспекты тесно связаны, иногда изучаются в комплексе и по сути проявляются как разные стороны одного явления. Жизненные формы растений отражают их приспособленность к условиям среды и характеризуются общими чертами адаптации к этим условиям. Именно функциональность морфологических признаков и их адаптивный характер обуславливают визуальную идентификацию сукцессионного статуса сообществ. И.Г. Серебряков классифицировал жизненные формы по эколого-морфологическим аспектам, понимая под жизненной формой габитус определенной группы растений как выражение приспособленности их к климатическим и почвенным условиям. Проведенный нами анализ спектров жизненных форм показал преобладание многолетников (48-80%) на всех исследуемых участках независимо от возраста насаждений.

Предметом исследований служили разновозрастные фитоценозы хвойных лесов: 1 – свежая вырубка – для такого биогеоценоза характерна максимальная неполночленность, поскольку полностью отсутствует древесный ярус, подрост и подлесок, а также незначительно поврежден травостой; 2 – лесонасаждения 2001 года, состоящих из ели обыкновенной (*Picea abies* (L.) Karsten.) и пихты белой (*Abies alba* Mill.). Неполночленность определяется отсутствием древесного яруса и полночленного подроста; 3 – молодой лес (38 лет) *P. Abies* (L.). Неполночленность этого биогеоценоза обусловлена небольшой мощностью подстилки; 4 – зрелый лес (80 лет) – *P. abies* (L.). и единичные экземпляры березы бородавчатой (*Betula pendula* Roth.).

Сегодня в геобатнических и экологических исследованиях для оценки структуры видового разнообразия растительного покрова, прогнозирования и моделирования динамики растительности и факторов среды все чаще используется понятие эколого-ценотических групп. В эти группы объединяют виды, сходные по отношению к совокупности экологических факторов и приуроченности к группировкам того или иного типа. Последовательные изменения в их доминировании определяют главные этапы сукцессий, что обуславливает целесообразность анализа их соотношения при изучении сукцессионной динамики. Функциональная роль эколого-ценотических групп заключается в том, что виды каждой группы, концентрируя в подстилке питательные элементы и изменяя кислотный режим почв, обеспечивают возможность успешной инвазии и

развития группы видов. Эколого-ценотические группы выделяются с учетом экологических и ценотических свойств видов. В качестве первых выступает совокупность экологических факторов – кислотность почв и их обеспеченность азотом, температурный режим, континентальность климата и в большей степени, освещенность и увлажненность почвы. Мы определяли экогруппы растений исследуемых вырубок в отношении таких экологических факторов, как терморегим, влажность и континентальность климата, суровость зим, водный, кислотный и солевой режим почв, а также содержание усваиваемых форм азота в почвах.

Анализ спектров экогрупп по отношению к терморегиму климата показал преобладание на исследуемых участках свежей вырубки и зрелого леса субмикротерм, а на участках трехлетнего и молодого леса – субмикротерм и субмезотерм. Следовательно, подавляющее большинство растений исследуемых территорий относятся к мезофитным экогруппам.

Большинство растений по отношению к континентальности климата распределились между двумя экогруппами – гемиконтиненталы (доминируют на свежих вырубках) и гемиокеанисты (доминируют в трехлетнем и зрелом лесах). Группа субконтиненталов представлена только в молодом и трехлетнем лесах, где составляет 3-7%, очевидно, их присутствие в составе этих сообществ носит случайный характер.

Анализ флоры исследуемых участков по отношению к омброрегиму свидетельствует о значительном сходстве спектров экогрупп в фитоценозах исследуемых территорий. Это подтверждает чувствительность данного подхода диагностирования состояния экотопов и является следствием близких фитоусловий. Большинство видов растений по отношению к криорегиму принадлежат к субкриофитам, причем в сообществе зрелого леса эта экогруппа доминирует. На свежих вырубках и в сообществах зрелого леса полностью отсутствуют такая акриофиты.

Проанализированные спектры отражают толерантность отдельных групп видов по отношению к абиотическим факторам климатопы. Возможно, для растительных организмов определяющими являются факторы эдафотопы. Это обусловлено тем, что, с одной стороны, физиологические процессы растений определяются почвенными показателями, а с другой – растения осуществляют модифицирующее влияние на почвы, иногда существенно изменяя их структуру и физико-химические свойства.

Растительный элемент биогеоценоза весьма чувствителен к влажности почвы, поэтому в отношении этого фактора выделяют

наибольшее количество экогрупп-гидроморф. Анализ спектров экогрупп растений по отношению к водному режиму показал, что преобладающей группой на свежих срубках являются гидромезофиты, тогда как в зрелом лесу – мезофиты. Только в молодом лесу обнаружена группа субксерофитов. На всех участках мониторинга выявлены гигрофиты.

Существенной характеристикой является также изменчивость увлажнения – важный фактор распределения видов в речных поймах. Для лесных ценозов он не настолько информативен, поэтому в наших исследованиях не учитывался.

Среди характеристик трофотопов стоит остановиться, с одной стороны, на кислотном режиме почв, обнаруживающем зависимость от их химического состава и типа растительности и, с другой, – на солевом режиме, влияющем на процессы почвообразования и определяющем адаптацию растительных организмов. Оказалось, что различие спектров экогрупп вырубок по отношению к кислотному режиму почв носят не качественный, а количественный характер. Виды, присутствующие на всех исследуемых участках, диагностируют кислые и слабо-кислые почвы с pH 4,5-6,5. Так, доля ацидофилов колеблется от 23 до 51%, субацидофилов – от 15 до 35%. На участке свежей вырубки не обнаружено нейтрофилов. Анализ спектров экогрупп по отношению к трофности почвы показал, что на свежей вырубке присутствуют исключительно семиолиготрофы и мезотрофы. На других участках преобладающей группой являются мезотрофы, приуроченные к бедным на соли почвам. На участках трехлетнего и молодого леса обнаружено значительное количество семиевтрофов, что указывает на обогащенные почвы солями. Число видов этой группы на упомянутых участках примерно одинаково. Участкам трехлетнего и зрелого леса присуще наличие евтрофов – видов-индикаторов наиболее обеспеченных солями черноземов с отсутствующими признаками засоленности. Нами обнаружено четкое уменьшение количества субанитрофилов – растений, присущих очень бедным минеральным азотом почвам и увеличение количества нитрофилов на участках от свежей вырубки до молодого леса. На свежих вырубках не обнаружено эунитрофилов – видов богатых азотом почв.

На основании анализа нишевых полей и пространств идентифицированы главные лимитирующие факторы экотопов хвойных лесов: для климатопов таковыми являются терморезим и влажность климата, для эдафотопов – водный и солевой режим почв.

ВЛИЯНИЕ МАССОВОГО ВЕТРОВАЛА НА СОСТАВ И СТРУКТУРУ ЛЕСНЫХ СООБЩЕСТВ

Петухов И. Н.

Костромской государственной университет им. Н.А. Некрасова,
г. Кострома, xen8787@mail.ru.

Массовые ветровалы и сплошные вырубки – основные факторы нарушений в таежных лесах европейской части России (Уланова, 2004). Если процессам лесовосстановления на сплошных вырубках посвящено довольно много исследований, то массовые ветровалы в этом плане изучены слабо (Поздеев и др., 2002; Скворцова и др., 1983; Уланова, 2004, 2006, 2007).

Цель работы: оценка изменение состава и структуры древесного яруса растительности в первый год после массового (катастрофического) ветровала в лесах разного возрастного и породного состава.

Объектом исследования был выбран массовый ветровал 2010 года, прошедший по территории Судиславского и Островского районов Костромской области. Площадь ветровала составила около 4900 га (Петухов и др., 2011). Рельеф территории, охваченной ветровалом, представлен моренными холмистыми лессово-суглинистыми равнинами, моренными лессово-суглинистыми плато, моренно-водноледниковыми плоскими песчано-суглинистыми равнинами, слабо расчлененными долинами малых рек (Хорошев, 2005).

Изменение состава и структуры древесного яруса оценивали на пробных площадях (ПП). Выбор участков пробных площадей осуществляли на основе: планов лесонасаждений, топографических карт, космических снимков (2008, 2010, 2011 год съемки, Landsat TM, разрешение 30 м/пиксель). В программе Quantum GIS (QGIS 1.8.0) определяли географические координаты пробных площадей и заносили их в GPS приемник.

На каждой ПП, с помощью реласкопа Биттерлиха, измеряли сумму площадей сечений стволов, устоявших после ветровала деревьев. Высоту, диаметр, возраст деревьев определяли соответственно: электронным высотомером, мерной вилкой, возрастным буравом.

Для определения состава и структуры древесного яруса, до ветровала, на каждой ПП закладывалась трансекта. Ширина трансекты составляла 2 м, длина 20 метров. Трансекта закладывалась перпендикулярно направлению поваленных деревьев. У всех стволов деревьев, попавших в створ трансекты, измерялся диаметр, длина,

определялась порода и тип нарушения: ветровал или бурелом. Диаметр измерялся в месте пересечения граничных линий трансекты со стволом дерева, т.о. определяли диаметр в верхнем и нижнем сечении двух метрового отрезка ствола.

Запас древесины на трансекте определяли по породам, как сумму двух метровых отрезков, приняв отрезок ствола за усеченный конус с измеренным верхним и нижним диаметром. Интерполировав данные о запасах с 40 м² на 1 га, получили величину запасов древесины и формулу состава лежащих деревьев на гектаре. Сложив сумму запасов лежащих стволов деревьев с запасами устоявших деревьев, получили формулу состава древостоя до массового ветровала.

Пробные площади закладывались преимущественно на участках в средней и сильной степени (70-100%) поврежденные ветровалом. Всего было заложено 36 пробных площадей (Табл.1.).

Лесные сообщества с преобладанием осины (*Populus tremula* L.). В спелых и перестойных осиновых насаждениях (IV-VI класс возраста), в сильной степени поврежденных ветром (Табл.1), наблюдается значительное сокращение доли участия осины в составе древостоя. Деревья осины здесь занимали доминирующее положение, отличались большей высотой и диаметром стволов, что в совокупности с высокой «парусностью» крон и наличием гнили, способствовало вываливанию данной породы (Погребняк, 1968; Мелехов, 1980). Из 63 измеренных деревьев осин 80% было подвержено ветровалу и только 20% бурелому. Также отмечается вываливание отдельных крупных деревьев ели европейской (*Picea abies* Ledeb.) и березы повислой (*Betula pendula* Roth.) яруса А₁. В ярусах А₂ и А₃ происходит частичное сокращение деревьев ели и березы, в результате повреждения упавшими деревьями яруса А₁ или группового вывала. Деревья сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) яруса А₁ в осиновых насаждениях практически не пострадали, в результате этого увеличилась их доля участия в составе древостоя. Увеличение доли участия ели и березы в составе древостоя происходит за счет частичного сохранения ярусов А₂ и А₃.

Лесные сообщества с преобладанием берез. В приспевающих и спелых березовых насаждениях с участием сосны (V-VI класс возраста), в сильной степени поврежденных ветром (Табл.1), наблюдается слом деревьев яруса А₁ на высотах от 3 до 10 метров. Деревья яруса А₂ и А₃, также преимущественно сломаны, возможно в результате падения различных частей деревьев яруса А₁. Состав древостоя после ветровала – единичные устоявшие деревья сосны и березы яруса А₁ и ели яруса А₃.

Таблица 1.

Таксационные характеристики насаждений до и после массового ветровала

№ПП	До ветровала			Повреждение, %	После ветровала		
	Формула состава древостоя	Кл. возраста	Запас, м3/га		Формула состава древостоя	Кл. возраста	Запас м3/га
1	7.7Ос1.5Б0.7Е	IV-VI	114	99.6	-	-	-
2	7Ос1.7Е1.3Б	IV-VI	259	71	5.8Е3.4Б0.8Ос	III-IV	74.9
3	4.5Ос2.3Б2.2Е1С	IV-VI	192	77	3.7С2.2Е2.8Б1.3Ос	III-IV	44.6
4	5.4Ос4.4Е0.2С	IV-VI	299	97.5	7.9С2.1Е	III-IV	7.7
5	8Ос1.8Е0.2Б	IV-VI	254	95	4.1Б3.6Е2.4Ос	IV-V	12.3
6	6.7Ос2.3Е1Б	IV-VI	304	99.2	10Б	II-III	2.5
7	6.6Ос2.6Е0.7Б	IV-VI	171	91.7	5.5Е4.5Б	IV-V	14.6
8	6.4Б2.8С0.5Ос0.3Е	V-VI	209	99.3	10Е	III-IV	1.3
9	5.5Б2.8С1.6Е0.2Ос	V-VI	119	83.9	7.9Б1.4С0.7Е	IV-V	19.1
10	6.1Б2.1С1.8Е	V-VI	248	100.0	-	-	-
11	4.9Б3.3С1.8Е	V-VI	323	99.9	-	-	-
12	5.5Б2.8Ос1.2Е0.5С	V-VI	160	90.6	8.2Б1.8С	V-VI	15.2
13	6.3Б2.1Ос1.6Е	V-VI	231	75.8	7.6Б2.4Е	V-VI	55.6
14	4Б3.5Ос2.4Е	V-VI	220	72.7	5.7Б4.3Е	V-VI	59.8
15	7.2Б2.8Е	V-VI	232	90.1	10Б	IV-V	22.9
16	6.1Б2.6Е1.3С	V-VI	157	98.3	10Е	II-III	2.7
17	7.4Б1.4Е1.2С	V-VI	299	99.2	10Е	II-III	2.7
18	5Б3Е2Ос	V-VI	281	84.2	5.2Б 3.8Е1Ос	IV-V	44.1
19	6.3Б3.3Е0.4Ос	V-VI	253	66.4	7.9Б2.1Е	IV-V	85
20	6Б2.7Е1.3Ос	V-VI	285	98.1	5Б5Е	IV-V	5.4
21	8.8Б0.8С0.4Е	V-VI	232	91.3	10Б	IV-V	20
22	9.3Б0.7Е	V-VI	170	92.9	5.6Е4.4Б	II-III	12
23	10Б	V-VI	63	100.0	-	-	-
24	9Б0.6Ос0.4Е	V-VI	205	99.9	-	-	-
25	9.6Б0.4Е	V-VI	189	87.3	7.1Б2.9Е	IV-V	23.7
26	8.8Б0.8Е0.4С	V-VI	141	49.6	7.7Б1.5Е0.7С	IV-V	70.5
27	5.6Е2.4Б1.8С0.2Ос	V-VI	338	90.6	5.9Е2.6Ос 1.5Б	IV-V	31.9
28	9.6Е0.2Б0.1Ос0.1С	V-VI	232	89	7.9Е2.1Б	IV-V	26
29	7.5Е2.2Б0.3Ос	V-VI	390	66.3	8.7Е1.3Б	IV-V	131.2
30	5.4Е3.2Б0.9Ос0.6С	V-VI	206	54.6	6.5Е1.7Б1.2С0.5Ос	IV-V	93.5
31	8.8Е1Б0.2Ос	V-VI	251	65.7	7Е2.3Б0.7Ос	IV-V	85.7
32	3.5Е3.1Ос2.4Б1.1С	V-VI	178	94.7	4Е6Ос	IV-V	9.7
33	4.9С3.6Б1.2Е0.2Ос	IV-V	102	96.9	10Е	II-III	2.7
34	4.6С3.6Б1.8Е	IV-V	283	100.0	-	-	-
35	8.5С1.2Б0.3Ос	IV-V	162	99.8	-	-	-
36	3.5Е3.4С3.1Б	IV-V	314	90.9	6.2С3.8Б	IV-V	28.5

*Примечание: класс возраста для хвойных 20 лет, для лиственных 10 лет.

В березовых насаждениях с участием осины, в средней и сильной степени поврежденных ветровалом (Табл.1), наблюдается полное выпадение осин из состава древостоя. Также отмечается вываливание берез и елей яруса А₁, А₂ и А₃. Т.о. в результате ветровала, произошла трансформация из насаждения березового с участием осины в березовое насаждение с участием ели.

В березовых насаждениях с участием ели, в средней и сильной степени поврежденных ветровалом (Табл.1), отмечается сохранение или увеличение доли участия ели в составе древостоя за счет сохранения ели яруса A_3 . Следует заметить, что в насаждениях такого типа ель, до ветровала, находилась в ярусе A_2 , после ветровала произошел вывал елей этого яруса, а также массовый вывал берез яруса A_1 .

В чистых березовых насаждениях, в средней и сильной степени поврежденных ветровалом (Табл.1), наблюдается массовый вывал деревьев берез из ярусов A_1 и A_2 , в результате этого произошло увеличение доли участия других пород в составе древостоя.

Лесные сообщества с преобладанием ели. В спелых и перестойных еловых насаждениях (V-VI класс возраста), в средней и сильной степени поврежденных ветром (Табл.1), наблюдается небольшое колебание доли участия ели в составе древостоя. Ель имеет поверхностную корневую систему, поэтому чаще других пород южнотаежных лесов страдает от ветровала (Мелехов, 1980). В результате действий ветра произошел массовый вывал и слом елей яруса A_1 и A_2 , а также вывал деревьев других пород. Т.к. примесь других пород в составе древостоя была не велика, то состав древостоя после ветровала практически не изменился, но произошло омоложение яруса A_1 , за счет частичного вывала старовозрастных деревьев ели.

Лесные сообщества с преобладанием сосны. В приспевающих и спелых сосновых насаждениях (IV-V класс возраста), сильной степени поврежденных ветром (Табл.1), отмечается массовый слом стволов всех пород деревьев на высотах от 4 до 7 метров. Наблюдается полное уничтожение древесных ярусов A_1 , A_2 и A_3 . Состав леса после ветровала – единичные деревья ели яруса A_3 и березы яруса A_2 .

Таким образом, в осиновых насаждениях происходит полное выпадение осины из состава древостоя, что приводит к смене доминанта древесного яруса. Сосновые насаждения и березовые насаждения с участием сосны в большей степени страдают от бурелома, а не от ветровала, сохраняются только единичные деревья ели яруса A_3 и березы яруса A_2 . В березовых насаждениях доля березы настолько велика, что выпадение части деревьев берез яруса A_1 не приводит к смене доминантной породы, если смена и происходит, то за счет елей яруса A_2 и A_3 и полного вываливания первого яруса (A_1). В еловых насаждениях отмечается незначительное колебание состава древостоя после ветровала, но происходит омоложение первого яруса (A_1).

Литература

Мелехов И.С. Лесоведение. – М.: Лесн. пром., 1980. – 408 с. Петухов И.Н., Немчинова А.В. Пространственная структура массовых ветровалов на территории Костромской области// Вестник Костромского государственного университета им.Н.А.

Некрасова – 2011. – №1 (3). – С. 19-24. *Погребняк П.С.* Общее лесоводство – М. Колос, 1968. – 440 с. *Поздеев Е.Г., Алексеенков Ю.М., Зырянов С.Е., Иванчиков С.В.* Динамика восстановления лесной растительности после катастрофических ветровалов / Исследования лесов Урала. Отв. ред. Ю.М. Алесенков, Екатеринбург, 2002. С. 53–57. *Скворцова Е.Б., Уланова Г.Н., Басевич В.Ф.* Экологическая роль ветровалов. – М.: Лесн. пром., 1983 – 192 с. *Уланова Н.Г.* Сравнительный анализ динамики растительности разновозрастного ельника-кисличника, массового ветровала и сплошной вырубке в том же типе леса //Бюл. Моск. о-ва испытателей природы. Отд. биол. 2004. Т. 109. Вып. 6. С. 64–72. *Уланова Н.Г.* Восстановительная динамика растительности сплошных вырубок и массовых ветровалов в ельниках Южной тайги// Дис. ... д-ра биол. наук: 03.00.05 – М.: РГБ, 2006 – (из фондов Российской Государственной библиотеки). - 434 с. *Уланова Н.Г., Демидова А.Н., Богданова Н.Н., Зотеева Е.А.* Структура и состав растительности на тринадцатый год после катастрофического ветровала сосняка при разных сценариях освоения// Актуальные проблемы геоботаники. III Всероссийская школа конференция. II часть. Петрозаводск, КарНЦ, РАН, 2007 - С. 245-249. *Хорошев А.В.* Ландшафтная карта Костромской области. Масштаб 1:200000. – М., 2005. Фонды географ. ф-та МГУ имени М.В. Ломоносова.

СОДЕРЖАНИЕ

АЛЕКСЕЙ АЛЕКСАНДРОВИЧ УРАНОВ – ВЫДАЮЩИЙСЯ УЧЁНЫЙ И ПЕДАГОГ <i>Жукова Л.А.</i>	3
<u>Современные проблемы популяционной экологии растений.</u> АЛЕКСЕЙ АЛЕКСАНДРОВИЧ УРАНОВ И ПРЕДСТАВЛЕНИЯ О БИОЛОГИЧЕСКОМ ВРЕМЕНИ <i>Акшенцев Е.В., Жукова Л.А.</i>	9
СПЕЦИФИКА НАКОПЛЕНИЯ МИНЕРАЛЬНЫХ ЭЛЕМЕНТОВ В ОНТОГЕНЕЗЕ ГИГРОФИТОВ <i>Алябышева Е.А., Жукова Л.А.</i>	12
МОДУЛЬНАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ ДЕРНОВИННЫХ ЗЛАКОВ СТЕПЕЙ ЦЕНТРАЛЬНОЙ ЯКУТИИ <i>Андреева С.Н., Скобелева А.А., Гагарина Е.А., Черосов М.М., Троева Е.И.</i>	15
ПОПУЛЯЦИОННАЯ СТРАТЕГИЯ <i>PANZERINA LANATA</i> (L.) SOJAK. В БУРЯТИИ <i>Асташенков А.Ю.</i>	19
ОЦЕНКА УРОВНЯ ГЕНОТОКСИЧНОСТИ ПОЧВЕННЫХ ЭКСТРАКТОВ С ПРИМЕНЕНИЕМ ТРАДЕСКАНЦИИ (КЛОН О2) <i>Атоянц А.Л., Авалян Р.Э., Агаджанян Э.А., Варжапетян А.С., Арутюнян Р.М.</i>	23
МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ПОЛИВАРИАНТНОСТЬ СПОРОФИТОВ САЛЬВИНИИ ПЛАВАЮЩЕЙ (<i>SALVINIA NATANS</i> (L.) ALL.) В УСЛОВИЯХ МОСКОВСКОЙ ОБЛАСТИ <i>Барабанщикова Н.С.</i>	25
ВАРИАБЕЛЬНОСТЬ КОЛИЧЕСТВЕННЫХ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ НАДЗЕМНЫХ ОРГАНОВ ГЕНЕРАТИВНЫХ РАСТЕНИЙ <i>VALERIANA OFFICINALIS</i> В ЕСТЕСТВЕННЫХ МЕСТАХ ПРОИЗРАСТАНИЯ И ПРИ ИНТРОДУКЦИИ <i>Барышникова Н.И., Харрасова Г.В.</i>	29
О СТРУКТУРЕ ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ <i>JUNIPERUS COMMUNIS</i> L. В НАЦИОНАЛЬНОМ ПАРКЕ "НИЖНЯЯ КАМА" <i>Бекмансуров М.В.</i>	32

ПОПУЛЯЦИОННО-ДЕМОГРАФИЧЕСКИЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ
ДРЕВЕСНЫХ ВИДОВ В СТАРОВОЗРАСТНЫХ ПОЙМЕННЫХ ЛЕСАХ
ВОЛГО-ВЯТСКОГО РЕГИОНА (НА ПРИМЕРЕ ЗАПОВЕДНИКА
«БОЛЬШАЯ КОКШАГА»)

Браславская Т.Ю., Харламбиева М.В., Скоморохова Т.В., Проказина
Т.С., Алдохина Т.М., Табуничик Ю.А. 34

СРАВНИТЕЛЬНЫЙ МОРФОЛОГИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ЛИСТЬЕВ
КЛЕНА ЯСЕНЕЛИСТНОГО (*ACER NEGUNDO* L.)

Бушкова А.В., Сафина И., Османова Г.О. 39

ЭКОМОНИТОРИНГ ПОПУЛЯЦИЙ ОРХИДНЫХ В
ЕСТЕСТВЕННЫХ И АНТРОПОГЕННО НАРУШЕННЫХ
ФИТОЦЕНОЗАХ СИБИРИ

Быченко Т.М. 41

ОСОБЕННОСТИ ВОДНОГО РЕЖИМА *RHODODENDRON*
CAUCASICUM L. В СЕВЕРНОЙ АРМЕНИИ

Вардамян З.С., Асатрян Н.Г., Мхитарян А.К. 48

СОСТОЯНИЕ И РОСТ ИНТРОДУЦЕНТОВ В КОСТРОМСКОМ
ДЕНДРАРИИ

Василенко Н.С. 50

ОСОБЕННОСТИ РЕПРОДУКТИВНОЙ БИОЛОГИИ *DACTYLIS*
GLOMERATA L. В УСЛОВИЯХ УДМУРТСКОЙ РЕСПУБЛИКИ

Веселкова Н.Р., Вознякова Е.М. 54

ИЗМЕНЕНИЕ ВОДНОГО ОБМЕНА В ОНТОГЕНЕЗЕ
ОДНОЛЕТНИХ РАСТЕНИЙ

Воскресенская О.Л. 57

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ
КУСТАРНИКОВ В РМЭ

Гаврилова М.Н., Жукова Л.А. 61

ЭКОЛОГО-ЦЕНОТИЧЕСКИЕ ГРУППЫ ИВ ЮЖНОГО УРАЛА

Гетманец И.А., Москвина И.В. 66

РЕДКИЕ ВИДЫ РАСТЕНИЙ КАК БИОИНДИКАТОРЫ МАЛОЙ
НАРУШЕННОСТИ ПРИРОДНЫХ ЭКОСИСТЕМ ЮЖНОТАЕЖНЫХ
ЛЕСОВ НИЖЕГОРОДСКОЙ ОБЛАСТИ

Глыбина М.А., Бакка С.В. 71

ВЛИЯНИЕ РАЗНЫХ РЕЖИМОВ СЕНОКОШЕНИЯ НА
СОСТОЯНИЕ ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ *THALICTRUM LUCIDUM* L. В
НЕРУССО-ДЕСНЯНСКОМ ПОЛЕСЬЕ

Горнов А.В. 74

АНАТОМО-ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ЛИПЫ СЕРДЦЕЛИСТНОЙ В УСЛОВИЯХ УРБАНИЗИРОВАННОЙ СРЕДЫ <i>Грошева Н.П.</i>	78
ОНТОГЕНЕЗ <i>SCUTELLARIA TUVENSIS</i> JUS. <i>Гусева А.А.</i>	82
СТРУКТУРА ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ АДОНИСА ВЕСЕННЕГО (<i>ADONIS VERNALIS</i> L.) В САРАТОВСКОМ ЗАВОЛЖЬЕ <i>Давиденко О.Н., Невский С.А.</i>	84
ПОБЕГОВАЯ СИСТЕМА СЕМЕННЫХ ОСОБЕЙ ХМЕЛЯ ОБЫКНОВЕННОГО (<i>HUMULUS LUPULUS</i> L.) КАК МОРФОФУНКЦИОНАЛЬНАЯ СТРУКТУРА <i>Дегтерева О.П.</i>	86
СТРУКТУРА ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ <i>DRACOSERPHALUM PALMATUM</i> <i>STERHAN</i> В ВОСТОЧНОЙ СИБИРИ. <i>Денисова Г.Р.</i>	88
СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИЙ НЕКОТОРЫХ ТОНКОКОРНЕВИЩНЫХ ПАПОРОТНИКОВ <i>Денченкова Е. В.</i>	90
РАЗНООБРАЗИЕ ЖИЗНЕННЫХ ФОРМ ЗВЕРОБОЯ ПРОДЫРЯВЛЕННОГО НА ТЕРРИТОРИИ РЕСПУБЛИКИ ТАТАРСТАН <i>Дубровная С.А., Мавлюдова Л.У.</i>	93
ОСОБЕННОСТЬ ФОРМИРОВАНИЯ КРОНЫ ПОДРОСТА ШИРОКОЛИСТВЕННЫХ ДЕРЕВЬЕВ ПОД ПОЛОГОМ ЛЕСА <i>Евстигнеев О.И.</i>	95
ЭФФЕКТЫ ГРУППЫ ПРИ НАРУШЕНИЯХ ЦЕЛОСТНОСТИ ПОПУЛЯЦИЙ ТРАВЯНИСТЫХ РАСТЕНИЙ КАРПАТ <i>Жиляев Г.Г.</i>	98
РАЗВИТИЕ ИДЕЙ А.А. УРАНОВА В РАБОТЕ ПОПУЛЯЦИОННО- ОНТОГЕНЕТИЧЕСКОГО МУЗЕЯ МАРГУ <i>Жукова Л.А., Османова Г.О., Ведерникова О.П., Козырева С.В.</i>	99
ОНТОГЕНЕЗ И ОНТОМОРФОГЕНЕЗ <i>SOLANUM DULCAMARA</i> L. (<i>SOLANACEAE</i>) <i>Журавлёва И.А.</i>	103
ВИТАЛИТЕТНО-ОНТОГЕНЕТИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА ЦЕННОПОПУЛЯЦИЙ СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ В НАЦИОНАЛЬНОМ ПАРКЕ «МАРИЙ ЧОДРА» <i>Забродин И. В., Жукова Л. А.</i>	107

ОНТОГЕНЕТИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ КОСТЯНИКИ В РАЗНЫХ ЭКОЛОГО-ЦЕНОТИЧЕСКИХ УСЛОВИЯХ <i>Закамская Е.С., Скочилова Е.А.</i>	110
СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИЙ <i>LOBARIA PULMONARIA</i> (L.) HOFFM. В ЛЕСАХ РАЗНОЙ СТЕПЕНИ НАРУШЕННОСТИ (КОСТРОМСКАЯ ОБЛАСТЬ) <i>Иванова Н.В.</i>	111
ПОПУЛЯЦИОННО-ОНТОГЕНЕТИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ ПРИ ВЫДЕЛЕНИИ ОСОБО ОХРАНЯЕМЫХ ПРИРОДНЫХ ТЕРРИТОРИЙ И ИЗУЧЕНИИ ИХ РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА <i>Ильина В.Н.</i>	113
РАЗНООБРАЗИЕ ПОЛОВЫХ ТИПОВ ЦВЕТКОВЫХ РАСТЕНИЙ ПРИРОДНОЙ ФЛОРЫ РОСТОВСКОЙ ОБЛАСТИ <i>Карасёва Т.А., Федяева В.В., Черныш Н.М.</i>	116
ЦЕНОПОПУЛЯЦИИ ЖИТНЯКА ГРЕБЕНЧАТОГО (<i>AGROPYRON</i> <i>CRISTATUM</i> (L.) BEAUV.) В ЦЕНТРАЛЬНОЙ ЯКУТИИ <i>Кардашевская В.Е.</i>	120
БУФЕРНЫЕ МЕХАНИЗМЫ В ПОПУЛЯЦИЯХ ЛУКОВИЧНЫХ РАСТЕНИЙ НА ГРАНИЦАХ ИХ АРЕАЛОВ <i>Кобозева Е.А., Шорина Н.И.</i>	124
ОНТОГЕНЕЗ ВИДОВ РОДА <i>THYMUS</i> L. (<i>LAMIACEAE</i>) И СТРУКТУРА ИХ ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ В ХАКАСИИ <i>Колегова Е.Б., Черемушкина В.А.</i>	129
НЕКОТОРЫЕ АСПЕКТЫ ПОПУЛЯЦИОННОЙ СТРУКТУРЫ АГРЕССИВНОГО ЧУЖЕРОДНОГО ВИДА - КЛЕНА АМЕРИКАНСКОГО - В МОСКВЕ <i>Костина М.В., Ясинская О.Г., Битюгова Г.В.</i>	133
БИОРАЗНООБРАЗИЕ СПОРОФИТА <i>BOTRYCHIUM LUNARIA</i> (L.) SW. И ЕГО ЗНАЧЕНИЕ ДЛЯ ГЕТЕРОГЕННОСТИ ПОПУЛЯЦИЙ ВИДА <i>Криницын И. Г.</i>	137
ЗАЛИДОВСКИЕ ПОЙМЕННЫЕ ЛУГА КАЛУЖСКОЙ ОБЛАСТИ КАК МОДЕЛЬ ДЛЯ ИЗУЧЕНИЯ ДИНАМИКИ РАСТИТЕЛЬНОСТИ (ОСНОВНЫЕ ИТОГИ 45-ЛЕТНЕГО МОНИТОРИНГА) <i>Курченко Е.И., Ермакова И.М., Сугоркина Н.С., Маслов Ф.А.</i>	142
ОСОБЕННОСТИ ПОПУЛЯЦИИ <i>ZYGOPHYLLUM PINNATUM</i> SUBSP. <i>CHAKASSICUM</i> PESCHKOVA НА ТЕРРИТОРИИ ЗАПОВЕДНИКА «ХАКАССКИЙ» <i>Лебедева С.А., Лебедев Е.А.</i>	147

ОЦЕНКА ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ <i>COLURIA GEOIDES</i> (PALL.) LEDEB. В РАЗЛИЧНЫХ ЭКОЛОГО-ЦЕНОТИЧЕСКИХ УСЛОВИЯХ	
Лебедева Т.В.	149
ГЕТЕРОЭРЕМОКАРПИЯ И ПОЛИВАРИАНТНОСТЬ ОНТОГЕНЕЗА	
Марков М.В.	153
НАБЛЮДЕНИЯ НАД ПОЛОВЫМ ДИМОРФИЗМОМ ПОПУЛЯЦИЙ <i>GLECHOMA HEDERACEA</i> L. (<i>LAMIACEAE</i>) В УДМУРТИИ	
Мельников Д.Г.	158
ОСОБЕННОСТИ ДИНАМИКИ ПОПУЛЯЦИОННЫХ ПОКАЗАТЕЛЕЙ ПОДЛЕСКА ПОЙМЕННЫХ ЛЕСОВ ПРИХОПЁРЬЯ	
Овчаренко А.А.	164
ОНТОМОРФОГЕНЕЗ И ОНТОГЕНЕТИЧЕСКИЕ СОСТОЯНИЯ МОНОКАРПИЧЕСКИХ СТЕРЖНЕКОРНЕВЫХ ТРАВЯНИСТЫХ РАСТЕНИЙ	
Олейникова Е.М.	169
<i>PARAVER LAPPONICUM</i> SSP. <i>JUGORICUM</i> В СЕВЕРНОЙ ЧАСТИ НАЦИОНАЛЬНОГО ПАРКА "ЮГЫД ВА"	
Полетаева И.И.	171
ЭКОЛОГИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ ПОДМАРЕННИКА ТРЕХЦВЕТКОВОГО (<i>GALIUM TRIFLORUM</i> MICHX.)	
Полянская М.А.	174
ЭКОЛОГИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ НЕКОТОРЫХ БОРЕАЛЬНЫХ ВИДОВ РАСТЕНИЙ	
Полянская Т.А.	175
БИОГЕОХИМИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ ТРАВЯНИСТЫХ РАСТЕНИЙ ЛЕСОСТЕПНОГО И СТЕПНОГО ПОВОЛЖЬЯ	
Прохорова Н.В.	178
ОНТОГЕНЕТИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА ЦП ЗОЛОТАРНИКА ОБЫКНОВЕННОГО (<i>SOLIDAGO VIRGAUREA</i> L.) В ПРИРОДНЫХ СООБЩЕСТВАХ НП «МАРИЙ ЧОДРА»	
Самоукова Д.Ю., Ведерникова О.П.	182
СИНТАКСОНОМИЯ И ЦЕНОПОПУЛЯЦИОННАЯ СТРУКТУРА ЛУГОВЫХ ЭКОСИСТЕМ В ПОЙМЕ НИЖНЕГО ТЕЧЕНИЯ Р. СОЖ	
Сапегин Л.М., Дайнеко С.Ф., Тимофеев С.Ф.	186
МОДЕЛЬ ПОБЕГООБРАЗОВАНИЯ <i>PULSATILLA FLAVESCENS</i> (ZUCC.) JUZ. И <i>PULSATILLA MULTIFIDA</i> (G. PRITZEL) JUZ..	
Сафонова Е.А., Скобелева А.А., Андреева С.Н., Черосов М.М.	189

ХАРАКТЕРИСТИКА ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ <i>PULSATILLA PATENS</i> (L.) MILL. НА ТЕРРИТОРИИ БЕЛОМОРСКО-КУЛОЙСКОГО ПЛАТО (АРХАНГЕЛЬСКАЯ ОБЛАСТЬ)	
<i>Сидорова О.В.</i>	193
СТРУКТУРА ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ СПОРОФИТОВ <i>POLYPODIUM VULGARE</i> L.	
<i>Силаева Ж.Г., Державина Н.М.</i>	198
ЭКОЛОГО-БИОЛОГИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА <i>CALAMAGROSTIS EPIGEIOS</i> (L.) ROTH. ФОНОВЫХ И ТЕХНОГЕННО НАРУШЕННЫХ ТЕРРИТОРИЙ	
<i>Сильных В.А., Жуйкова Т. В., Мочалова Е. В.</i>	202
К ВОПРОСУ О ФОРМИРОВАНИИ КОРНЕВЫХ ОТПРЫСКОВ В ОНТОГЕНЕЗЕ ОЛЬХИ СЕРОЙ (<i>ALNUS INCANA</i> L. MOENCH)	
<i>Ситников К.С.</i>	206
МОДУЛЬНАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ ОСНОВНЫХ МОДЕЛЕЙ ПОБЕГООБРАЗОВАНИЯ ВИДОВ РАЗНОТРАВЬЯ ЛУГОВЫХ СТЕПЕЙ СРЕДНЕЙ ЛЕНЫ (ЦЕНТРАЛЬНАЯ ЯКУТИЯ)	
<i>Скобелева А.А., Андреева С.Н., Черосов М.М., Троева Е.И.</i>	208
ИЗМЕНЕНИЕ СОДЕРЖАНИЯ ПИГМЕНТОВ В ХВОЕ СОСНЫ СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ (<i>Pinus sylvestris</i> L.), ПРОИЗРАСТАЮЩЕЙ В ГОРОДСКИХ УСЛОВИЯХ	
<i>Смирнов Р.В., Воскресенский В.С., Воскресенская О.Л.</i>	214
СТРУКТУРА И ИЗМЕНЧИВОСТЬ ПОДЗЕМНЫХ ОРГАНОВ РАСТЕНИЙ В КРАЕВЫХ И ЦЕНТРАЛЬНЫХ ПОПУЛЯЦИЯХ	
<i>Таршиис Л.Г., Таршиис Г.И.</i>	218
НЕКОТОРЫЕ ОСОБЕННОСТИ РАСПРОСТРАНЕНИЯ ЛОБАРИИ ЛЕГОЧНОЙ (<i>LOBARIA PULMONARIA</i> (L.) HOFFM) НА КОЛОГРИВСКОМ УЧАСТКЕ ЗАПОВЕДНИКА «КОЛОГРИВСКИЙ ЛЕС» им.М.Г. СИНИЦЫНА»	
<i>Терентьева Е.В., Нестерова С.А.</i>	222
АНАЛИЗ ИНТЕНСИВНОСТИ ФОТОСИНТЕЗА РАСТИТЕЛЬНОСТИ ЛИСТВЕННИЧНОГО ПОЛОГА В ЦЕНТРАЛЬНОЙ ЯКУТИИ	
<i>Терентьева М.П.</i>	224
ОЦЕНКА ЖИЗНЕСПОСОБНОСТИ ПОПУЛЯЦИЙ <i>ORCIS MILITARIS</i> L.	
<i>Фардеева М.Б., Лукоянова С.В., Куприянов О.Е.</i>	228
ХАРАКТЕРИСТИКА ЦЕНОПОПУЛЯЦИИ <i>LIPARIS LOESELII</i> (L.) RICH. В ОКР. Г. АНДРЕАПОЛЬ (ТВЕРСКАЯ ОБЛАСТЬ)	
<i>Хомутовский М.И.</i>	233

ОНТОГЕНЕЗ И СОСТОЯНИЕ ПОПУЛЯЦИЙ РЕДКИХ РАСТЕНИЙ ЛЕСОСТЕПИ КАК ОТРАЖЕНИЕ ЭКОЛОГИИ СООБЩЕСТВ	
<i>Чистякова А. А.</i>	236
СЕЗОННОЕ РАЗВИТИЕ И НОВЫЕ ПОДХОДЫ К ОПИСАНИЮ ОНТОГЕНЕЗА <i>CALYPSO BULBOSA</i> (L.) OAKES (СЕМ. <i>ORCHIDACEAE</i>)	
<i>Чупракова Е.И.</i>	242
СЕЗОННОЕ РАЗВИТИЕ <i>RORIPPA AMPHIBIA</i> (L.) BESS. В ОЗЁРАХ КИРОВСКОЙ ОБЛАСТИ	
<i>Шабалкина С. В.</i>	245
ЛУКОВИЧНЫЕ СТОЛОНЫ ТЮЛЬПАНОВ: МОРФОГЕНЕЗ, ФУНКЦИИ, РОЛЬ В САМОПОДДЕРЖАНИИ ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ (НА ПРИМЕРЕ <i>TULIPA VIEBERSTEINIANA SCHULT. ET SCHULT. FIL.</i>)	
<i>Шорина Н.И., Кобозева Е.А.</i>	248
ОСОБЕННОСТИ ЖИЗНЕННОЙ ФОРМЫ КУСТАРНИЧКА	
<i>Шутов В.В.</i>	258
<u>Актуальные проблемы популяционной экологии животных.</u>	
ТРАНСФОРМАЦИЯ КАРАБИДОФАУНЫ (<i>COLEOPTERA</i> , <i>SARABIDAE</i>) НА СТАДИЯХ ВТОРИЧНОЙ СУКЦЕССИИ ЛЕСНЫХ ВЫРУБОК	
<i>Анциферов А.Л., Полежаева А. Ю.</i>	263
ВЛИЯНИЕ ФРАГМЕНТИРОВАННОСТИ МЕСТООБИТАНИЙ НА РАЗНООБРАЗИЕ ПТИЦ ДЪЯКОВСКОГО ЛЕСА	
<i>Батова О.Н., Рыженкова Е.Н.</i>	267
ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ПОПУЛЯЦИЙ <i>GYRORHENA</i> <i>GENTILIS</i> (<i>COLEOPTERA</i> ; <i>STARHYLINIDAE</i>) В ЛЕСНЫХ АССОЦИАЦИЯХ СМОЛЕНСКОЙ ОБЛАСТИ	
<i>Войтенкова Н.Н.</i>	273
ВОЗМОЖНОСТИ ПОДХОДОВ ЭКОМОРФОЛОГИИ И ТРАДИЦИОННОЙ СИСТЕМАТИКИ В РАЗГРАНИЧЕНИИ ПРИЗНАКОВ РАСТЕНИЙ И ЖИВОТНЫХ	
<i>Зелеев Р.М.</i>	275
ОЦЕНКА ПИТАНИЯ ЛЕСНОЙ СОНИ (<i>DRYOMYS NITEDULA</i> <i>PALLAS 1779</i>) В РАЗЛИЧНЫХ ТИПАХ ЛЕСА ДАГЕСТАНА	
<i>Магомедов М.Ш., Мамаева С.К.</i>	280
АКТУАЛЬНЫЕ ВОПРОСЫ ФЕНЕТИКИ ПОПУЛЯЦИЙ КРУПНОГО РОГАТОГО СКОТА	
<i>Сиротина М.В.</i>	284

РАЗРАБОТКА И АПРОБАЦИЯ МЕТОДОВ МОНИТОРИНГА
ФАУНЫ И ЖИВОТНОГО НАСЕЛЕНИЯ С ИСПОЛЬЗОВАНИЕМ ГИС
НА ТЕРРИТОРИИ ЗАПОВЕДНИКА «КОЛОГРИВСКИЙ ЛЕС»

Терентьев А.Ю. 287

СОСТАВ КОНСОРТОВ *BETULA PENDULA* ROTH В НЕКОТОРЫХ
РАЙОНАХ РЕСПУБЛИКИ МАРИЙ ЭЛ

Турмухаметова Н.В., Пайдышева Т.П. 290

БИОТОПИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ КОНХОЛОГИЧЕСКОЙ
ИЗМЕНЧИВОСТИ *EOBANIA VERMICULATA* MULL.
(КОРРЕЛЯЦИОННЫЙ АНАЛИЗ)

Хлус Л.Н., Ткачук А.Д. 293

Математические модели и мониторинг как способ изучения,
прогнозирования развития популяций и сообществ.

КОМПЛЕКСНАЯ ОЦЕНКА КАЧЕСТВА ВОДЫ РЕКИ МИАСС

Артеменко Б.А. 297

ОЦЕНКА ВОЗДЕЙСТВИЯ КАТАСТРОФИЧЕСКОГО ВЕТРОВАЛА
НА ЛЕСНЫЕ ЭКОСИСТЕМЫ КОСТРОМСКОЙ ОБЛАСТИ ПО
ДАНЫМ КОСМИЧЕСКОЙ СЪЕМКИ LANDSAT

*Владимирова Н.А., Малахова Е.Г., Крылов А.М., Глушков И.В.,
Петухов И.Н.* 299

О МАТЕМАТИЧЕСКОМ МОДЕЛИРОВАНИИ
КОИНФОРМАТИВНОГО КОМПЛЕКСА ПОПУЛЯЦИЙ
МЛЕКОПИТАЮЩИХ

Владимирова Э.Д. 302

ИССЛЕДОВАНИЕ ДИНАМИКИ ВИТАЛИТЕТНОГО СПЕКТРА
ЭКСПЛЕРЕНТОВ НА БАЗЕ КОМПЬЮТЕРНОЙ МОДЕЛИ

Гиссовский В.Б. 306

БАЗА ДАННЫХ ПО БИОМАССЕ ГРУПП ВИДОВ СОСУДИСТЫХ
РАСТЕНИЙ ТРАВЯНО-КУСТАРНИЧКОВОГО ЯРУСА ЛЕСНЫХ
СООБЩЕСТВ ДЛЯ РАЗРАБОТКИ МОДЕЛИ НАПОЧВЕННОГО
ПОКРОВА В СИСТЕМЕ МОДЕЛЕЙ EFIMOD-DLES

Грозовская И.С. 309

ДИНАМИКА ЛУГОВОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ В РАЗНЫХ ЧАСТЯХ
ПОЙМЫ РЕКИ УГРЫ В КАЛУЖСКОЙ ОБЛАСТИ ПО ДАННЫМ
МНОГОЛЕТНЕГО МОНИТОРИНГА

Ермакова И.М., Сугоркина Н.С. 315

ДИНАМИКА ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ *CYPRIPEDIUM CALCEOLUS* L. В
ЗАБОЛОЧЕННЫХ ЛЕСАХ МОСКОВСКОЙ ОБЛАСТИ

Железная Е.Л. 319

РАЗЛОЖЕНИЕ РАСТИТЕЛЬНЫХ ОСТАТКОВ В ЛУГОВЫХ
СООБЩЕСТВАХ ФОНОВЫХ И ТЕХНОГЕННО НАРУШЕННЫХ
ТЕРРИТОРИЙ

Жуйкова В.А., Жуйкова Т.В. 324

КОРРЕЛЯЦИОННЫЙ КРИТЕРИЙ ПРОСТРАНСТВЕННО-
ВОЗРАСТНОЙ ОРГАНИЗАЦИИ ГОРИЗОНТАЛЬНОЙ СТРУКТУРЫ
ДРЕВОСТОЕВ

Кислов Д.Е., Прилуцкий А.Н., Брижатая А.А. 329

О СТЕНОБИОНТНОСТИ И ЭВРИБИОНТНОСТИ У ЛЕСНЫХ
РАСТЕНИЙ

Комаров А.С., Зубкова Е.В. 334

АНАЛИЗ СПЕКТРОВ ЖИЗНЕННЫХ ФОРМ ГРУПП ЭКОМОРФ
ХВОЙНЫХ ЛЕСОВ

Морозова Т.В., Грыжук Н.В. 339

ВЛИЯНИЕ МАССОВОГО ВЕТРОВАЛА НА СОСТАВ И
СТРУКТУРУ ЛЕСНЫХ СООБЩЕСТВ

Петухов И.Н. 343

Для заметок

Научное издание

**СОВРЕМЕННЫЕ ПРОБЛЕМЫ ПОПУЛЯЦИОННОЙ ЭКОЛОГИИ,
ГЕОБОТАНИКИ, СИСТЕМАТИКИ И ФЛОРИСТИКИ**

МАТЕРИАЛЫ МЕЖДУНАРОДНОЙ НАУЧНОЙ КОНФЕРЕНЦИИ,
ПОСВЯЩЕННОЙ 110-ЛЕТИЮ А. А. УРАНОВА

Кострома, 31 октября – 3 ноября 2011 г.

Том 1

Статьи печатаются в авторской редакции

Подписано в печать 21.10.2011

Формат 60х90/16

Уч.-изд. л. 23,2

Тираж 300 экз.

Изд. № 126

Костромской государственный университет им. Н. А. Некрасова
156961, г. Кострома, ул. 1 Мая, 14