

ОНТОГЕНЕТИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ РАКИТНИКА РУССКОГО В РЕСПУБЛИКЕ МАРИЙ ЭЛ

В статье излагаются результаты исследования структуры ценопопуляций раkitника русского (кустарника из семейства бобовые) в Республике Марий Эл. В ходе работы определены его экологическая валентность и толерантность вида по отношению к климатическим и почвенным факторам; описан онтогенез и онтогенетическая структура ценопопуляций.

Ключевые слова: раkitник русский, Республика Марий Эл, онтогенетическая структура ценопопуляций.

Одним из основных аспектов исследования в экологии является популяционно-онтогенетическое направление. Изучение особенностей онтогенеза и структуры ценопопуляций (ЦП) позволяет говорить о процветании или угнетении того или иного вида в конкретном местообитании.

Целью нашей работы явилось изучение особенностей онтогенетической структуры ЦП раkitника русского в пределах Республики Марий Эл (РМЭ).

В работе были поставлены следующие задачи:

1. Изучить онтогенез раkitника русского.
2. Описать онтогенетическую структуру ЦП изучаемого вида в разных экологических условиях.

В ходе работы использованы общепринятые методы геоботанических описаний, их обработка проведена с помощью программы EcoScaleWin [1, 2]; по шкалам Д.Н. Цыганова (1983) [3]. Для обоих видов вычислены экологические валентности и индексы толерантности [4, 5, 6]. Изучение индивидуального развития основано на концепции дискретного описания онтогенеза [7, 8, 9, 10, 11]. В работе использовали следующие классификации популяций растений:

1) Т.А. Работнова (1950) [4], выделившего инвазионные, нормальные и регрессивные ЦП; а также классификацию нормальных ЦП, предложенную Л.А. Жуковой [12], А.А. Урановым, О.В. Смирновой (1969) [13] по абсолютному максимуму онтогенетических групп взрослых растений (виргинильной, молодой генеративной – молодая нормальная ЦП; средневозрастная генеративная – зрелая ЦП; старая генеративная – стареющая ЦП; субсенильная – старая нормальная ЦП);

2) Л.А. Животовского (2001) [14] «дельта-омега», где Δ – это индекс возрастности А.А. Уранова [8], который оценивает возрастной уровень ценопопуляции в каждый момент времени, и ω – эффективность растения i -го онтогенетического состояния (величина «нагрузки» на энергетические ресурсы среды, выражаемая в долях нагрузки, производимой растениями средневозрастного генеративного состояния этой популяции). По данной классификации ЦП могут быть молодыми, зреющими, переходными, стареющими и старыми;

3) О.В. Смирновой (2004) [15], также выделяющей инвазионное, нормальное с подразделением на полночленный, вегетативно-полночленный и прерывистый спектр, а также регрессивное состояние ЦП. Классификация добавлена фрагментарным спектром, представленным лишь отдельными онтогенетическими группами.

Рассчитаны индексы восстановления и замещения [9]. Статистическая обработка проводилась с помощью критерия χ^2 .

Раkitник русский (*Chamaecytisus ruthenicus* (Fisch. ex Woloszcz.) Klaskova) – евроазиатский вид. Это небольшой (50-150 см в высоту) многолетний летнезеленый листопадный кустарник с прямыми ветвистыми ортотропными побегами, крепкими разветвленными ксилоризомами, корневая система стержневая, вступает в симбиоз с микоризообразующими грибами. Раkitник русский относится к кустовидной форме [16] или гипогоегенно-геоксильным кустарникам [17]. ЦП изучаемого вида 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 [18, 19, 20].

Таблица 1. Характеристика потенциальной (PEV), реализованной (REV) экологических валентностей и индекса толерантности (It) по шкалам Д.Н. Цыганова [3]

Экологическая шкала		PEV	REV	It	
Климатические шкалы	Tm	0,35 (ГСВ)	0,11 (СВ)	It по клим. шкалам 0,40 (МБ)	It общий 0,48 (МБ)
	Kn	0,47 (МВ)	0,10 (СВ)		
	Om	0,33 (СВ)	0,13 (СВ)		
	Cr	0,4 (ГСВ)	0,13 (СВ)		
Почвенные шкалы	Hd	0,39 (ГСВ)	0,21 (СВ)	It по почв. шкалам 0,56 (МБ)	
	Tr	0,37 (ГСВ)	0,18 (СВ)		
	Nt	0,64 (ГЭВ)	0,27 (СВ)		
	Rc	0,85 (ЭВ)	0,20 (СВ)		
	Lc	0,56 (ГЭВ)	0,26 (СВ)		

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; СВ – стеновалентный, ГСВ – гемистеновалентный, МВ – мезовалентный, ГЭВ – гемиэвривалентный, ЭВ – эвривалентный.

Исследования проводились на территории республики Марий Эл. Нами собран материал в 4 точках: центральная часть РМЭ (окрестности г. Йошкар-Олы), северная часть (Оршанский район), южная часть (Волжский район), западная часть (Горномарийский район). В каждой точке изучены контрастные местообитания, всего изучено 18 ЦП.

Л.А. Жуковой (2005, 2006) [5, 6] экологическая валентность определена как мера приспособленности вида к тому или иному экологическому фактору, а индекс толерантности рассчитывается для группы факторов. При этом стеновалентными (СВ) являются виды, занимающие меньше 1/3 шкалы, мезовалентными (МВ) – от 1/3 до 2/3, эвривалентными (ЭВ) – более 2/3. Мезовалентные виды дополнительно подразделяются на гемистеновалентные (ГСВ), собственно мезовалентные и гемиэвривалентные виды (ГЭВ). Согласно распределению по фракциям ракитник русский является гемистено-, мезо- или гемиэвривалентным по почвенным шкалам и шкале освещенности-затенения. Исключением является его эвривалентность по шкале кислотности почв. Индекс толерантности изучаемого вида составляет 48%, что позволяет отнести его к мезобионтным видам. Ракитник русский в изученных ЦП реализует от 16,6 до 48,0% своих потенциальных возможностей по изученным факторам (табл. 1). Лимитирующими факторами являются увлажнение и богатство почв.

Онтогенез ракитника русского описан М.Н. Гавриловой, Л.А. Жуковой, Е.С. Закамской [21]. На ранних этапах индивидуального развития наблюдается моноподиальное нарастание главного побега, которое в ювенильном или имма-турном онтогенетическом состоянии сменяется на симподиальное. Начало образования гипогенного корневища происходит в конце им-матурного периода, но полностью оно формируется в виргинильном. Завершение формирования жизненной формы происходит обычно у виргинильных растений. К этому времени в подземной части растений формируются ксилоподии [16, 22]. Начальные процессы отмирания замечены уже в средневозрастном генеративном состоянии (происходит отмирание части побегов 2-3-го порядка), в старом генеративном состоянии процессы отмирания выражены в большей степени. Сенильные растения, как правило, – это невысокие неветвящиеся растения с небольшими участками побегов. В результате изучения онтогенеза ракитника русского нами были выделены следующие маркеры онтогенетических состояний (j-ss): 1) смена стержневой корневой системы на смешанную; 2) образование ксилоподиев и их последующее отмирание; 3) смена характера нарастания с моноподиального на симподиальное; 4) интенсивность процессов отмирания и новообразования в разных онтогенетических состояниях; 5) степень одревеснения побегов; 6) порядок ветвления побегов [21].

В результате наших исследований получены данные о том, что все изученные ЦП ракитника русского по классификации Т.А. Работнова [7] можно разделить на инвазионную, представленную только особями прегенеративной фракции (ЦП 6 центрального района РМЭ), и нормальные (оставшиеся 17 ЦП). Регрессивные ЦП, состоящие из особей постгенеративной фракции, нами обнаружены не были. Таким образом, практически все изученные ЦП ракитника русского, кроме инвазионной, способны к самоподдержанию и не зависят от зачатков, поступающих извне.

По классификации А.А. Уранова [8] исследованные ЦП делятся на полночленные, представленные особями всех онтогенетических состояний (4 ЦП), и неполночленные (14 ЦП), в которых отсутствуют особи отдельных онтогенетических состояний (j, im, ss или s). Чаще все-

го нами не были обнаружены только сенильные особи.

В 1967 году Л.А. Жуковой [12] и в 1969 году А.А. Урановым и О.В. Смирновой [13] данная классификация была дополнена и выделены подтипы нормальных ЦП. По абсолютному максимуму среди взрослых растений можно выделить следующие ЦП рабитника русского:

- в молодых нормальных ЦП максимум приходится на особи виргинильного (7 ЦП) или молодого генеративного состояния (5 ЦП);
- у нормальных зрелых ЦП рабитника русского доминируют средневозрастные генеративные особи (3 ЦП);
- нормальные стареющие ЦП характеризуются максимумом на старых генеративных особях (2 ЦП).

По классификации Л.А. Животовского [14], положившего в основу индекс возрастности А.А. Уранова [8] и эффективность, все изученные ЦП рабитника русского делятся на:

1. Молодые ЦП ($\Delta = 0,277$; $\omega = 0,519$);
2. Зреющие ЦП ($\Delta = 0,338$; $\omega = 0,629$);
3. Переходные ЦП ($\Delta = 0,402$; $\omega = 0,495$);
4. Стареющие ЦП ($\Delta = 0,725$; $\omega = 0,486$).

По классификации О.В. Смирновой (2004) [15] нами были выделены следующие типы состояния ЦП:

- инвазионная популяция рабитника русского, онтогенетический спектр которой представлен лишь особями прегенеративного периода;
- нормальные ЦП с левосторонними (9 ЦП), односторонними (7 ЦП) или правосторонними спектрами (1 ЦП).

Рассмотрим онтогенетические спектры основных типов ЦП рабитника русского.

Инвазионные ЦП (рис. 2) представлены особями только прегенеративного периода. Здесь доминируют ювенильные растения (в среднем 73,2%), а растений имматурного и виргинильного состояния соответственно – 17,1 и 9,8%. Нами обнаружена только одна ЦП, принадлежащая к этому типу, – в центральном районе РМЭ.

У молодых нормальных ЦП рабитника русского (рис. 3) максимум приходится на особи виргинильного или молодого генеративного состояний (в среднем 32,3 и 40,8% соответственно). В ЦП *Ch. ruthenicus* высокий процент особей генеративной фракции (в среднем 37,9 и

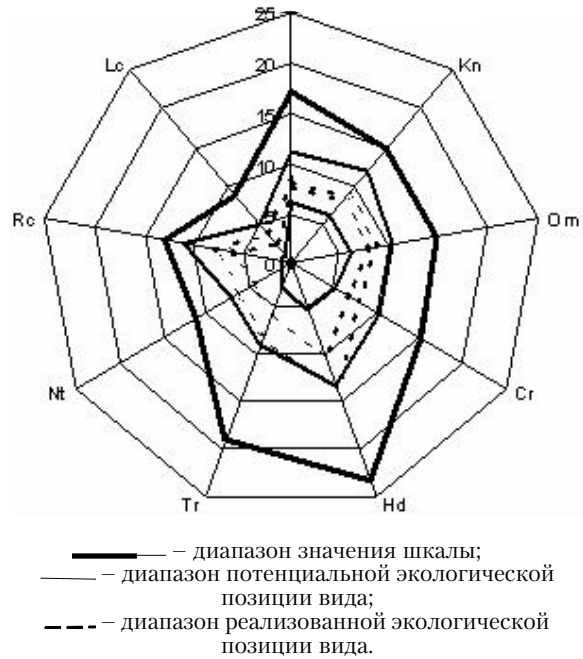


Рисунок 1. Характеристика *Chamaecytisus ruthenicus* по шкалам Д.Н. Цыганова (1983) [3]: климатические (Тм, Кп, Ом, Сг), почвенные (Нд, Тр, Нт, Rc) шкалы и шкала освещенности-затенения (Lc)

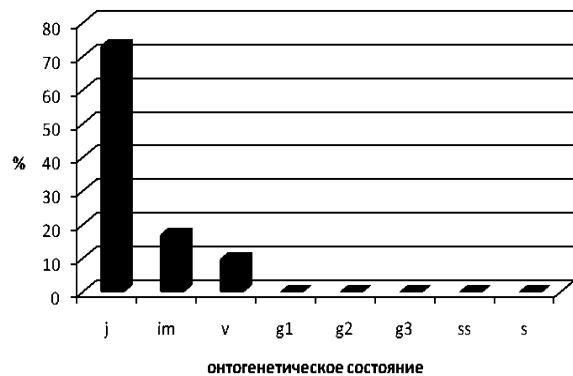


Рисунок 2. Онтогенетический спектр инвазионной ЦП рабитника русского

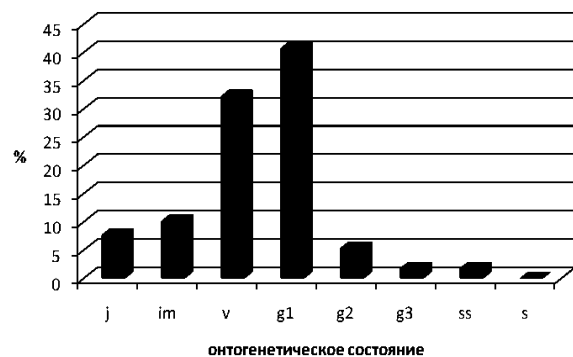


Рисунок 3. Онтогенетический спектр молодой нормальной ЦП рабитника русского

38,8%) и мала доля старых генеративных и субсенильных растений (в среднем 7,6 и 2,0%).

Нормальные зрелые ЦП (рис. 4) отличаются наибольшим содержанием растений генеративного периода (62,0–63,7%) с максимумом на группе средневозрастных генеративных растений (31,0–40,5%). Содержание постгенеративной фракции небольшое (4,8–7,0%), как и в ЦП предыдущего типа.

Стареющие ЦП (рис. 5) характеризуются наличием максимума на старых генеративных (до 45,0%) или двух максимумов на имматурной (17,7%) и старой генеративной группах (23,5%). Поэтому количество особей прегенеративной и генеративной фракций примерно одинаково (41,2 и 41,0%).

Если рассматривать онтогенетическую структуру ЦП ракитника русского в зависимости от района исследования, то самыми молодыми являются северные и западные (здесь все ЦП *Ch. ruthenicus* молодые нормальные), в южном и центральном районах большинство изученных

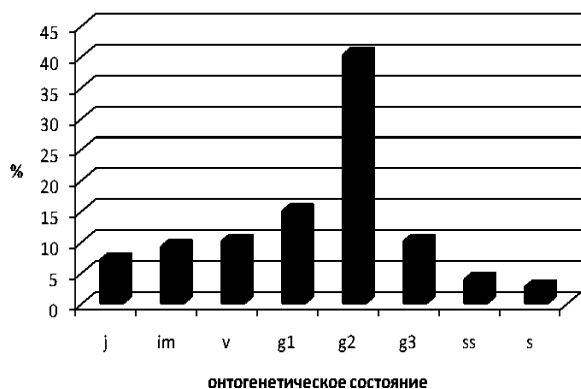


Рисунок 4. Онтогенетический спектр нормальной зрелой ЦП ракитника русского

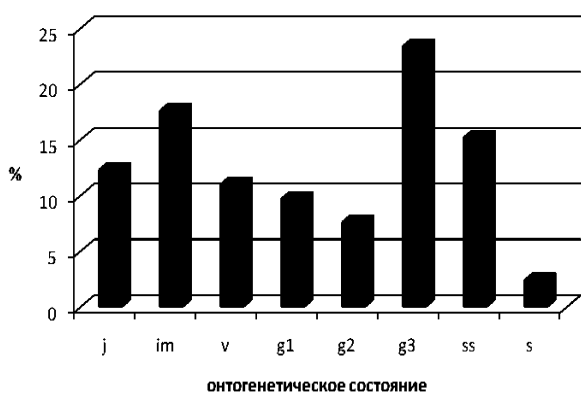


Рисунок 5. Онтогенетический спектр нормальной стареющей ЦП ракитника русского

ЦП являются молодыми нормальными (60% и 71,4% соответственно), но появляются и стареющие нормальные.

Таким образом, преобладают ЦП ракитника русского, представленные большинством онтогенетических состояний. Это говорит об устойчивости и способности его ЦП к самоподдержанию.

У молодых нормальных ЦП ракитника русского индекс восстановления больше 1 ($I_B = 1,20-1,45$), т. е. ЦП устойчивы, производится большое количество семян, которые дают начало жизнеспособным особям. Прегенеративная фракция данных ЦП может полностью заместить особи генеративной фракции. У зрелых ЦП *Ch. ruthenicus* эти индексы снижаются ($I_B = 0,38-0,85$), что говорит о меньшей плотности прегенеративной фракции и меньшей устойчивости данных популяций вследствие того, что подрост не может в достаточной степени обеспечить замещение особей генеративной фракции. Стареющие ЦП близки к критическому состоянию ($I_B = 0,27-0,45$). Если не возникнет новая популяционная волна, такие ЦП ракитника русского могут исчезнуть.

По классификации Л.А. Животовского [14] нами выделены 4 типа онтогенетической структуры ЦП ракитника русского. Индекс возрастности увеличивается в направлении от молодых ЦП к стареющим, т. е. постепенно возрастает количество особей постгенеративной фракции, которые полностью не могут быть заменены подростом. Эффективность изменяется незначительно. Можно говорить только о том, что молодые и зреющие ЦП потребляют большее количество энергии и производят большую нагрузку на энергетические ресурсы среды.

Так как местообитания изученных ЦП ракитника русского отличаются мало (2-4 степени по шкалам Д.Н. Цыганова [3]), поэтому и их онтогенетическая структура сходна и большинство факторов не являются лимитирующими для изучаемого вида и близки к оптимальным. Об этом позволяет судить описание виталитетной структуры ЦП ракитника русского [23]. В ЦП *Ch. ruthenicus* разных районов РМЭ преобладают особи третьего балла жизнестойкости (от 48 до 100%), что обеспечивает их доминирование в изученных сообществах.

В северных районах РМЭ доминируют молодые нормальные ЦП ракитника русского.

При сравнении распределения особей по онтогенетическим группам с помощью критерия χ^2 , нами не выявлено разницы между южными и северными ЦП, т. е. вид *Ch. ruthenicus* распрост-

раняется севернее границ своего ареала. Он может быть постоянным компонентом лесных экосистем, увеличивая их продуктивность за счет обогащения почвы азотом.

Список использованной литературы:

1. Комаров, А.С. О компьютерной реализации наиболее трудоемких методов обработки геоботанических описаний / А.С. Комаров, Л.Г. Ханина, Е.В. Зубкова // Биол. науки. – 1991. – №8. – С.45-51.
2. Компьютерная обработка геоботанических описаний по экологическим шкалам с помощью программы EcoScaleWin: учеб. пособие. – Йошкар-Ола: Маргос. ун-т, Пущинский гос. ун-т, 2008. – 96 с.
3. Цыганов, Д.Н. Фитоиндикация экологических режимов в подзоне хвойно-широколиственных лесов / Д.Н. Цыганов. – М., 1983. – 183с.
4. Жукова, Л.А. Оценка экологической валентности видов основных эколого-ценотических групп / Л.А. Жукова // Восточно-европейские леса. – М.: Наука, 2004. – Кн. 1. – С. 256-270.
5. Жукова, Л.А. Анализ природных ценопопуляций лекарственных растений с помощью экологических шкал и популяционных параметров / Л.А. Жукова, О.П. Ведерникова // Популяции в пространстве и времени: сб. материалов VIII Всероссийского популяционного семинара. – Н.Новгород, 2005. – С. 49-51.
6. Жукова, Л.А. Оценка биоразнообразия в свете концепций популяционной экологии / Л.А. Жукова // Принципы и способы сохранения биоразнообразия: сб. материалов II Всероссийской науч. конф. – Йошкар-Ола, 2006. – С. 8-9.
7. Работнов, Т.А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах / Т.А. Работнов // Труды БИН АН СССР. – Сер. 3, Геоботаника. – М.: АН СССР, 1950. – Вып. 6. – С. 7 – 204.
8. Уранов, А.А. Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов / А.А.Уранов // Науч. докл. Высш. школы. Биол. Наука, №2, 1975. – С.7 – 33.
9. Ценопопуляции растений (основные понятия и структура). – М.: Наука, 1976.
10. Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии) / Л.Б. Заугольнова, Л.А. Жукова, А.С. Комаров, О.В. Смирнова. – М.: Наука, 1988. – 184 с.
11. Онтогенетический атлас растений. – Йошкар-Ола, 2007. – Т. 5. – 320 с.
12. Жукова, Л.А. Изменение возрастного состава популяций луговика дернистого на окских лугах при различной продолжительности выпаса / Л.А. Жукова // Биол. науки. – 1967. – №7. – С. 67-72.
13. Уранов, А.А. Классификация и основные черты развития популяций многолетних растений / А.А. Уранов, О.В. Смирнова // Бюлл. МОИП. Отд. биол. – М., 1969. – Т. 79. – Вып. 1. – С. 119-135.
14. Животовский, Л.А. Онтогенетические состояния, эффективная плотность и классификация популяций растений / Л.А. Животовский // Экология, 2001. – №1. – С. 3 – 7.
15. Смирнова, О.В. Оценка состояния популяции по типу онтогенетического спектра / О.В. Смирнова // Восточноевропейские леса: история в голоцене и современность. – М.: Наука, 2004. – С. 159-161.
16. Серебряков, И.Г. Морфология вегетативных органов высших растений / И.Г. Серебряков. – М.: Сов. наука, 1952. – 391 с.
17. Восточноевропейские широколиственные леса / Р.В. Попадюк, А.А. Чистякова, С.И. Чумаченко и др. – М.: Наука, 1994 – 364 с.
18. Флора БССР. – Минск: Издательство Академии наук Белорусской ССР, 1950. – Т. 3. – 490 с.
19. Флора СССР. / Ред. Б.К.Шишкин. – М.-Л.: Издательство Академии наук СССР, 1958. – Т. 11. – 432 с.
20. Абрамов, Н.В. Конспект флоры республики Марий Эл / Н.В. Абрамов. – Йошкар-Ола: МарГУ, 1995.-192с.
21. Гаврилова, М.Н. Онтогенез ракитника русского / М.Н. Гаврилова, Л.А. Жукова, Е.С. Закамская // Онтогенетический атлас растений. – Йошкар-Ола, 2008. – Т. 5. – С. 32-37.
22. Мазуренко, М.Т. Структура и морфогенез кустарников / М.Т. Мазуренко, А.П. Хохряков. – М.: Наука, 1977. – 160 с.
23. Гаврилова, М.Н. Экологический мониторинг двух видов кустарников для оценки состояния окружающей среды / М.Н. Гаврилова // Материалы Международного конгресса ELPIT-2007. – Тольятти, 2007. – С. 124-130.

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ №07-04-00952.