

© С.А. ДУБРОВНАЯ

o_v_i@pochta.ru

УДК 574.3;581.5

**ИЗМЕНЧИВОСТЬ ПРОСТРАНСТВЕННО-ОНТОГЕНЕТИЧЕСКОЙ
СТРУКТУРЫ ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ *PLATANThERA BIFOLIA*
В УСЛОВИЯХ ГЕТЕРОГЕННОГО ЛЕСНОГО СООБЩЕСТВА**

АННОТАЦИЯ. Ценопопуляции *P. bifolia* в условиях мозаичного фитоценоза представляют собой разграниченные в пространстве разновозрастные локусы, формирующиеся под влиянием эколого-ценотических условий микрогруппировок фитоценоза. Структура и динамика ценопопуляции *P. bifolia* определяется динамическими процессами лесного сообщества.

SUMMARY. Turnover generation *Platanthera bifolia* carried within the single phytocenosis, but life cycle stages are confined to different parts of mosaic phytocenosis. The dynamic processes for the forest communities determine variability of the spatial-ontogenetic structure coenopopulation of *Platanthera bifolia*.

КЛЮЧЕВЫЕ СЛОВА. Мозаичный фитоценоз, ценопопуляция, популяционная структура.

KEY WORDS. Mosaic phytocenosis, coenopopulation, population structure.

Одним из направлений популяционной биологии в рамках изучения популяционной структуры вида остается изучение пространственно-онтогенетической и функциональной структуры популяции, особенности организации демографической структуры внутривидовых группировок [1], [2], [3]. Для популяций растений данный аспект исследований тесно связан с проблемой неоднородности растительного сообщества. Изучение неоднородности размещения особей вида в пределах занимаемого пространства представляет большой интерес при анализе жизнеспособности популяции, механизмах ее выживания, изучения встраивания популяции в экологическую систему сообщества.

Цель работы — изучить особенности формирования пространственно-онтогенетической структуры ценопопуляций любки двулистной в условиях мозаичного фитоценоза.

Объектом исследования были ценопопуляции любки двулистной *Platanthera bifolia* (L.) L.C. Rich. Вид обладает широкой амплитудой экологической валентности. Может обитать на лугах разного типа, в светлых лесах, на вырубках [4], [5], [6], [7]. В условиях Республики Татарстан вид произрастает в хвойных и смешанных лесах, где встречается на осветленных участках [7]. Для вида характерно групповое размещение особей — в скоплениях обеспечиваются оптимальные условия для прорастания семян в связи с характером распределения микоризы грибов. У *P. bifolia* интенсивность микоризной ин-

фекции ювенильных и имматурных особе составляет 98%, у взрослых вегетативных и генеративных особей снижается до 29-80% [6].

Исследования проводили в Республике Татарстан на Раифском участке Волжско-Камского государственного природного заповедника. Территория заповедника расположена в подзоне хвойно-широколиственных лесов с преобладанием сосново-широколиственных и сосново-еловых лесов [9]. Наблюдаемые нарушения древостоя в заповедном лесу связаны с единичными вывалами перестойных деревьев, ветровалами, пожарами. Для анализа были выбраны фитоценозы разных стадий сукцессии.

1. (ПП1) Сосняк елово-липовый костяничный (6С 2Е 2Л+Б). Первый ярус — Сосна обыкновенная *Pinus sylvestris* L., ель европейская *Picea abies* (L.) KARST., липа сердцевидная *Tilia cordata* Mill и береза повислая *Betula pendula* Roth. Сомкнутость полога 0,6. В травяно-кустарничковом ярусе доминирует костяника каменная *Rubus saxatilis* L.

2. (ПП2) Сосняк березово-ландышевый (7С 3Б+Е). Первый ярус — *P. sylvestris*, *B. pendula*. В подросте — дуб черешчатый *Quercus robur* L., *T. cordata*, *B. pendula*, *P. abies*, которая представлена и в возобновлении. Сомкнутость полога 0,5. В травянистом ярусе доминирует ландыш майский *Convallaria majalis* L.,

3. (ПП3). Сосняк березово-еловый зеленомошный (7С 2Б 1Е). Ель представлена в подросте и в возобновлении. Рельеф — дюнно-бугристый, угол наклона дюны составил 0,716°. Почвы супесчаные. Особенность рельефа и асинхронность развития ценопопуляций фанерофитов определяли формирование в пределах фитоценоза внутриценотические группировки (3а, 3б, 3в), которые хорошо идентифицировались по видовому составу и возрастной древостоя. Для характеристики эколого-ценотических условий мозаичного фитоценоза была заложена временная трансекта от одной вершины к другой, длиной 135 м:

Вершина дюны (130 м²) (3а). Отсутствие растений первого яруса и подроста позволили определить данный участок как лесная поляна. Возобновление — рябина обыкновенная *Sorbus aucuparia* L., *Q. robur*. Хорошо выражен травяно-кустарничковый ярус. Сомкнутость полога 0,2. Средняя видовая насыщенность травяно-кустарничкового яруса на учетных площадках -13,5 (min -11; max-15).

Склон дюны южной экспозиции (3б). Первый ярус: *P. sylvestris*, *B. pendula*. Отмечали вывал перестойных деревьев сосны. *P. abies* представлена в подросте и возобновлении. Сомкнутость полога 0,6. Травяно-кустарничковый ярус крайне беден. Средняя видовая насыщенность -6,7 (min -2; max-13).

Основание дюны (3в). Первый ярус: *P. sylvestris*, *B. pendula*, *P. abies*, которая также встречается в подросте и возобновлении. Подрост: *B. pendula*, *S. aucuparia*, *T. cordata*. Сомкнутость полога 0,8. Травяно-кустарничковый ярус хорошо развит. Средняя видовая насыщенность 11,4 (min -5; max-21).

3. (ПП4) Поляна вдоль лесной дороги в сосняке елово-липовом костяничном, примерной площадью 40 м². Почвы супесчаные. Подрост и возобновление не выражены.

Методика исследования. В работе использовали традиционную методику изучения онтогенетической структуры ценопопуляций травянистых видов [10], [11]. При описании онтогенетической структуры ценопопуляций выделяли возрастные состояния, проросток (р), ювенильное (j), имматурное (im), вегетативное (v) и генеративное (g) [7], [12]. Выделяли временно не цветущие

генеративные растения $g(v)$. Их определяли по наличию сохранившихся генеративных побегов прошлых лет. Онтогенетическая структура ценопопуляции изучалась в различных микрогруппировках фитоценоза. На каждой учетной площадке отмечали видовой состав травяно-кустарничкового яруса, положение площадки относительно проекции кроны эдификаторов, количество особей *P. bifolia*, возрастное состояние особей. Всего было заложено около 130 учетных площадок $1 \times 1 \text{ м}^2$.

Результаты и их обсуждение. Онтогенетическая структура ценопопуляции *P. bifolia* на стадии восстановленного травяно-кустарничкового яруса (ПП4) характеризовалась доминированием растений виргинильного онтогенетического состояния (табл. 1), при высоком участии растений генеративного периода. Онтогенетическая структура определялась как переходная. При этом тщательные исследования показали отсутствие молодых (j и im) особей в ценопопуляции.

Таблица 1

Демографические показатели онтогенетической структуры ценопопуляций *P. bifolia*

Показатели Сообщество	Онтогенетические состояния (%)					Δ	ω	Тип ЦП	Плот/ Встреч
	j	im	v	g	$g(v)$				
ПП 1	-	-	92,6		7,4	0,17	0,43	Молодая	0,2/0,1
ПП 2	-	16,6	58,4	10	15	0,20	0,52	Молодая	0,8/0,3
ПП 4	-	-	61,9	33,3	4,8	0,35	0,69	Переходн	1,3/0,5

В фитоценозах при существенном снижении освещенности, что связано с восстановлением как травяно-кустарничкового, так и древесного яруса (ПП 1, ПП 2), ценопопуляции *P. bifolia* характеризовались незначительным участием растений среднего возраста генетического периода при высокой доле растений виргинильной онтогенетической группы. Доля растений имматурного и ювенильного онтогенетических состояний также была низкой. Практически отсутствие в ценопопуляции цветущих растений генеративного периода и молодых растений (im , j), несомненно, отражает затруднение процесса самоподдержания ценопопуляции.

Особенность оборота поколения *P. bifolia* изучалась в гетерогенном сосняке березово-еловом зеленомошном (ПП3). Специфика эколого-ценотических факторов в пределах фитоценоза определяли неравномерность возобновления, роста и развития особей любки двулистной, что способствовало формированию в пределах сосняка березово-елово зеленомошного пространственно разграниченных, разновозрастных ценопопуляционных локусов. Большая часть особей ценопопуляции *P. bifolia* была сосредоточена на вершине (3а) и на склоне (3б) дюны. В основании же дюны особи *P. bifolia* встречали значительно реже. На учетных площадках микрогруппировок 3б и 3в, при выраженном древесном ярусе, особи *P. bifolia* значительно чаще встречались вне крон деревьев ($P > 0,025$). На лесной поляне видовое разнообразие травяно-кустарничкового яруса не оказывало негативного влияния на присутствие взрослых (v , g) особей

P. bifolia. Отмечена положительная корреляция между количеством видов травяно-кустарничкового яруса и наличием особей *P. bifolia* на учетных площадках ($r_s=0,515$; $P=0,059$).

Соотношение растений *P. bifolia* разных онтогенетических групп в микроценозах сосняка березово-елового зеленомошного значимо различалось ($\chi^2=12,62$; $v=6$; $P=0,05$). На вершине дюны (3а) формировалась внутриценопопуляционная группировка ценопопуляции, характеризующаяся как высокой плотностью, так и высокой долей растений генеративного периода (рис. 1). На склоне южной экспозиции, где отмечался вывал перестойных сосен, внутриценопопуляционная группировка характеризовалась высокой долей растений генеративного периода и хорошо выраженной фракцией молодых растений прегенеративного периода — особей ювенильного и имматурного онтогенетических состояний. Именно здесь в условиях сниженной конкуренции со стороны растений средообразователей и растений травяно-кустарничкового яруса отмечается прорастание семян. В основании дюны и на остальных участках фитоценоза, где древесный ярус был представлен растениями 3-4 класса возраста, ценопопуляция *P. bifolia* была представлена растениями виргинильного возрастного состояния и не цветущими растениями генеративного периода (табл. 2).

Таблица 2

Изменчивость демографических показателей ценопопуляции *P. bifolia* в микроценозах лесного фитоценоза

Показатели Микроценозы	Дельта Δ	Омега ω	Тип ценопопуляции	Плотность / встречаемость	Кд
Вершина дюны	0,34	0,74	Зреющая	1,0/0,4	3,5
Склон	0,18	0,45	Молодая	1,8/0,3	8,2
Основание дюны	0,17	0,45	Молодая	0,12/0,06	2,5

Размещение растений в пределах микроценозов фитоценоза имел групповой характер. Несколько больше контагиозность выражена на склоне, что связано с прорастанием семян в непосредственной близости от особей генеративного периода.

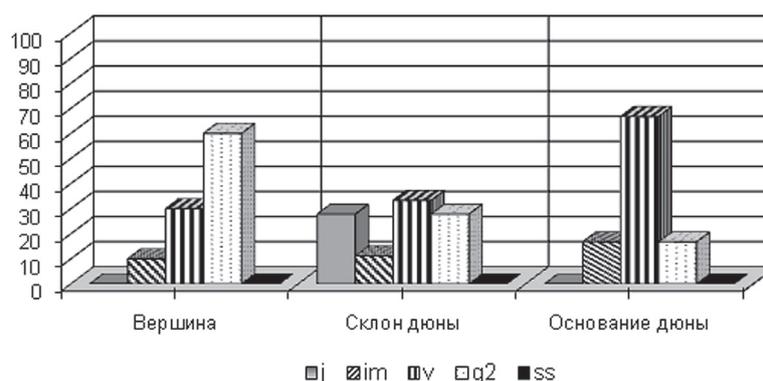


Рис. 1. Изменчивость онтогенетической структуры ценопопуляции *P. bifolia* в пределах мозаичного фитоценоза

Проведенные исследования показали, что устойчивый оборот поколения вида осуществляется в пределах единого фитоценоза, но этапы жизненного цикла приурочены к разным микроценозам фитоценоза, в пределах которых формируются условия, соответствующие экологической валентности особей разных стадий онтогенеза. У *P. bifolia* мелкие пылеобразные семена распространяются даже незначительными воздушными потоками, успешное же их прорастание обеспечивается наличием гриба симбионта и снижением конкурентного давления со стороны растений травяно-кустарничкового яруса и растений средообразователей. Этим в значительной степени определяется присутствие растений молодых фракций на нарушенных участках фитоценоза. От прорастания семян до первого цветения особи проходит 6-8 лет [6]. За данный временной интервал отмечается как переход молодых (j, im) особей в генеративный период, так и восстановление травянистого яруса. Восстановленный травяно-кустарничковый ярус не оказывает негативного воздействия на рост растений виргинильного онтогенетического состояния и растений генеративного периода, но препятствует прорастанию вновь образованных семян.

Выводы. Структура ценопопуляции *P. bifolia* в условиях мозаичного фитоценоза представляет собой разграниченные в пространстве ценопопуляционные локусы различной возрастности, формирующиеся под влиянием эколого-ценотических условий.

Устойчивый оборот поколения вида может осуществляться в условиях одного фитоценоза, но приурочен к его различным микроценозам.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Смирнова О.В. Популяционная организация биоценотического покрова лесных ландшафтов // Успехи современной биологии. 1998. Т. 118. № 2. С. 148-165.
2. Заугольнова Л.Б. Современные представления о структуре растительного покрова: концепция иерархического континуума // Успехи современной биологии. Т. 119. № 2. С. 115-127.
3. Шилов А.И. Экология. М.: Высш. шк., 2003. 512 с.
4. Татаренко И.В. Орхидные России: жизненные формы, биология, вопросы охраны. М.: Аргус, 1996. 206 с.
5. Блинова И.В. Онтогенетическая структура популяций некоторых орхидных на нарушенных местообитаниях в Мурманской области // Бот. журн. 2001. Т. 86. № 6. С. 101-113.
6. Мамаев С.А., Князев М.С., Куликов П.В., Филиппов Е.Г. Орхидные Урала. Екатеринбург: УрО РАН, 2004. 124 с.
7. Вахрамеева М.Г., Денисова Л.В. Любка двулистная — *Platanthera bifolia* (L.) Rich // Диагнозы и ключи возрастных состояний луговых растений. М.: Изд-во МГПИ, 1983. С. 16-18. /Под. ред. Т.И. Серебряковой М.: Изд-во МГПИ, 1983. С. 16-18.
8. Рогова Т.В., Прохоров В.Е., Фардеева М.Б., Шайхутдинова Г.А. Атлас сосудистых растений Татарстана. Казань: Идел-Пресс, 2008. 304 с.
9. Порфирьев В.С. Ландшафтно-ценотические комплексы // Бот. журн. 1984. Т. 69. Вып. 3. С. 93-102.
10. Ценопопуляции растений (развитие и взаимоотношения). М.: Наука, 1977. 213 с.
11. Животовский Л.А. Онтогенетические состояния, эффективная плотность и классификация популяций растений // Экология. 2001. № 1. С. 3-7.
12. Федченко Е.А. Эколого-биологические особенности *Platanthera bifolia* (L.) Rich. и *Dactylorhiza hebridensis* (Wilmott.) Aver. на юге тюменской области: Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Пермь, 2010. 24 с.