

2. Гонтарь Э. М. Эколого-ценотические и фенотипические изменения зверобоя продырявленного // Проблемы изучения растительного покрова Сибири. Тезисы докл. I Российской научной конференции. 1995. С. 147-148.
3. Крылов П. Н. Флора Западной Сибири. Томск, 1933. Вып. 7. С. 1536-1541.
4. Флора Сибири. Новосибирск: Наука, 1987. С. 50-51.
5. Серебрякова Т. И., Петухова Л. В. Архитектурная модель и жизненные формы травянистых розоцветных // Бюлл. МОИП. 1978. Вып. 6. С. 51-65.
6. Соболевская К. А. Полезные растения Западной Сибири и перспективы их интродукции. Новосибирск: Наука, 1972. С. 187-188.
7. Растительные ресурсы СССР. Л.: Наука, 1987. С. 50-51.
8. Работнов Т. А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах / Геоботаника. Вып. 6. М.: Изд-во АН СССР, 1950. С. 3-40.
9. Уранов А. А. Возрастной состав фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов // Биол. Науки, 1975. № 2. С. 7-34.
10. Лакин Г. Ф. Биометрия. М: Высшая школа, 1980. 239 с.
11. Серебряков И. Г. Мофрология вегетативных органов высших растений. М.: Советская наука, 1952. С. 860.
12. Рысина Г. П. Ранние этапы онтогенеза лесных травянистых растений Подмосковья. М: Наука, 1973. С. 68-69.
13. Любарский Е. Л. Об органах вегетативного возобновления и размножения растений // Бот. журн. 1960. № 7. С. 1067-1069.
14. Высоцкий Г. Н. Ергеня. Культурно-фитологический очерк // Труды бюро по прикладной ботанике, генетике и селекции, 1915. Петроград. Т. 8. № 10-11. С. 113-1443.
15. Нухимовский Е. Л. О соотношении понятий «партикуляция» и «вегетативное размножение» // Бюлл. МОИП. 1973. Вып. 5. С. 107-120.
16. Шалыт М. С. Партикуляция у высших растений // Проблемы современной ботаники. Т. 2. М.: Наука, 1965. С. 117-122.

*Наталья Алексеевна АЛЕКСЕЕВА —
ассистент кафедры ботаники
и биотехнологии растений
биологического факультета,
Анна Архиповна ДОНСКОВА —
доцент кафедры ботаники
и биотехнологии растений
биологического факультета,
кандидат биологических наук*

УДК 582. 4

**ВОЗРАСТНЫЕ СПЕКТРЫ ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ
GEUM ALERPICUM (JACQ.) И GEUM BIVALE (L.)
В РАЗЛИЧНЫХ ПРИРОДНЫХ ЗОНАХ
ТЮМЕНСКОЙ ОБЛАСТИ**

АННОТАЦИЯ. Изучены возрастные спектры ценопопуляций видов рода Geum L. в различных экологических условиях и частях ареала Западной Сибири.

Populations age spectra in various ecological conditions and parts of Western Siberian areas are studied.

Ценотическая популяция (ЦП) представляет собой элементарный объект популяционного уровня организации у растений [1]. Это — совокупность особей вида,

обитающих в одном ценозе [2, 3]. Изучение возрастных спектров ценопопуляций позволяет выяснить их современное состояние, прогнозировать направление дальнейшего развития, помогает разрабатывать режим рационального использования и охраны фитоценозов. Развитие ценопопуляций определяется биологическими свойствами и ценотической ролью особей различных возрастных состояний, в том числе особенностями их онтогенеза и репродукции, а также способностью занимать соответствующие экологические ниши в фитоценозах. Благодаря лабильности возрастной структуры ценопопуляции могут длительно существовать в неблагоприятных условиях [2, 4, 5]. Разнообразие возрастного состава популяций обеспечивает устойчивость вида в ценозах и, следовательно, устойчивость самого ценоза [6].

Цель работы: изучение возрастной структуры ценопопуляций *Geum aleppicum* и *Geum rivale* в различных экологических условиях и частях ареалов видов.

МЕТОДИКА И МАТЕРИАЛЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Объектом нашего исследования являются травянистые коротокорневищные моноподиально-розеточные поликарпики — *Geum aleppicum* (Jacq.) (гравилат алеппский) и *Geum rivale* (L.) (гравилат речной), характеризующиеся голарктическим типом ареала. Виды имеют практическое значение как лекарственные и кормовые растения [7,8,9,10,11].

Сбор материала проводили в Тюменской области в лесостепной подзоне (окрестности г. Ишима), на юге лесной зоны (окрестности г. Тюмени) и в лесотундре (окрестности п. Харп). В изученных фитоценозах сделаны геоботанические описания по общепринятой методике. При изучении онтогенеза видов использовали классификацию возрастных состояний Т. А. Работнова [2] и А. А. Уранова [12]. В общей сложности были описаны возрастные спектры 17 ЦП обоих видов. Для определения возрастной структуры в популяциях закладывали трансекты, размером 1м x 10м, на которых картировали все особи различных возрастных состояний и отмечали их численность. Для каждой популяции был рассчитан коэффициент возрастности [12]:

$$\Delta = \frac{\sum K_i m_i}{\sum K_i},$$

где K_i — численность i -той возрастной группы, а m_i — возрастность одной особи, рассчитанная для каждого возрастного состояния. Значение Δ изменяется от 0 до 1:

- $0 < \Delta < 0,2$ — популяция инвазионная;
- $0,2 < \Delta < 0,4$ — молодая нормальная популяция;
- $0,4 < \Delta < 0,6$ — зрелая нормальная популяция;
- $0,6 < \Delta < 0,8$ — стареющая и старая популяция;
- $0,8 < \Delta < 1$ — регрессивная популяция.

Для определения влажности и влагоемкости почвы использовали общепринятые методики [13, 14].

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Возрастная структура ЦП определяется соотношением в ней особей различных возрастных состояний. Т. А. Работнов [2] первый классифицировал популяции растений в связи с их возрастной структурой. Им выделены инвазионный, нормальный и регрессивный типы популяций. А. А. Уранов и О. В. Смирнова [15] предложили более дробную классификацию и выделили 4 типа ЦП: инвазионные, нормальные, регрессивные и вторичные популяции.

Инвазионные популяции состоят исключительно или в основном из молодых особей, еще не достигших половозрелого состояния. Они не способны к самоподдержанию и зависят от заноса семян из других ценозов. Нормальные популяции содержат

особи всех возрастных состояний, за исключением сенильных, которые в некоторых случаях могут и отсутствовать. Они не зависят от заноса диаспор извне, то есть способны к самоподдержанию семенным или вегетативным путем или тем и другим вместе. Тип нормальные популяции делится на 3 класса: молодые нормальные, зрелые нормальные и стареющие нормальные популяции. В молодых нормальных популяциях преобладают особи прегенеративного периода. Зрелые нормальные популяции характеризуются преобладанием генеративных особей, количество виргинильных особей превышает в них количество сенильных. В стареющих нормальных популяциях преобладают старческие особи, доля виргинильных растений сведена до минимума. Регрессивные популяции характеризуются полным отсутствием виргинильных особей и господством старческих. При усилении антропогенной нагрузки популяции могут переходить во вторичные, вследствие искусственного выпадения различных возрастных групп [15,16].

В ходе проведенных исследований в лесной зоне гравилат алеппский был описан нами в следующих ассоциациях: 1 — щучково-черноголовково-земляничная, 2 — березняк гравилатно-черноголовковый, 3 — гравилатно-полевицевая, 4 — пыреево-полевицевая, 5 — мятликово-лютиковая; в подзоне лесостепи: 6 — березняк пыреево-чистотеловый, 7 — березняк смородиново-костяничный.

Гравилат речной описан в следующих ассоциациях лесной зоны: 1 — мятликово-разнотравно-хвощовая, 2 — лютиково-пыреево-клеверная, 3 — осинник вейниково-костяничный, 4- гравилатно-купальницево-осоковая, 5 — ежево-разнотравная, 6 — березняк гравилатно-снытевый, 7 — рогозово-осоковая; в подзоне лесотундры: 8 — ивняк вейниково-купальницево-манжетковый, 9 — ивняк лисохвостово-разнотравный, 10 — ивняк осоково-полевицевый. Использование концепции дискретного описания онтогенеза *Geum aleppicum* и *Geum rivale* позволило выявить разную степень гетерогенности популяций выше названных видов.

Возрастной спектр ЦП гравилата алеппского существенно не меняется в зависимости от местообитания и влажности почвы (табл. 1).

Таблица 1

Абсолютная и относительная численность особей *Geum aleppicum* различных возрастных состояний в ценопопуляциях

Возрастные состояния	Число особей	№ изученной ценопопуляции						
		1	2	3	4	5	6	7
Ювенильное	абс.	22	144	97	22	23	3	5
	%	16,67	41,14	31,70	25,88	13,77	2,25	7,04
Имматурное	абс.	47	55	45	24	42	38	37
	%	35,61	15,71	14,71	28,24	25,15	28,57	52,11
Виргинильное	абс.	44	83	98	18	46	53	23
	%	33,33	23,71	32,03	21,18	27,54	39,85	32,39
Молодое генеративное	абс.	10	31	37	7	26	15	2
	%	7,56	8,85	12,09	8,23	15,57	11,28	2,82
Зрелое генеративное	абс.	9	36	29	14	30	23	4
	%	6,82	10,29	9,48	16,47	17,96	9,71	5,63
Старое генеративное	абс.	-	1	-	-	-	1	-
	%	-	0,29	-	-	-	0,75	-

Популяции неполночленные, так как особи постгенеративного периода отсутствуют, имеют характер молодых нормальных; максимум в них приходится на ювенильные, имматурные или виргинильные особи. Коэффициент возрастности варьирует от 0,10 до 0,18 (табл. 2). Такая структура ЦП связана с особенностями онтогенеза особей вида: растения *G. aleppicum*, как правило, отмирают в старом генеративном состоянии. Единичные экземпляры доживают до постгенеративного периода, но суб-

сенильные и сенильные возрастные состояния особи проходят очень быстро, не накапливаясь в популяции (рис. 1, I).

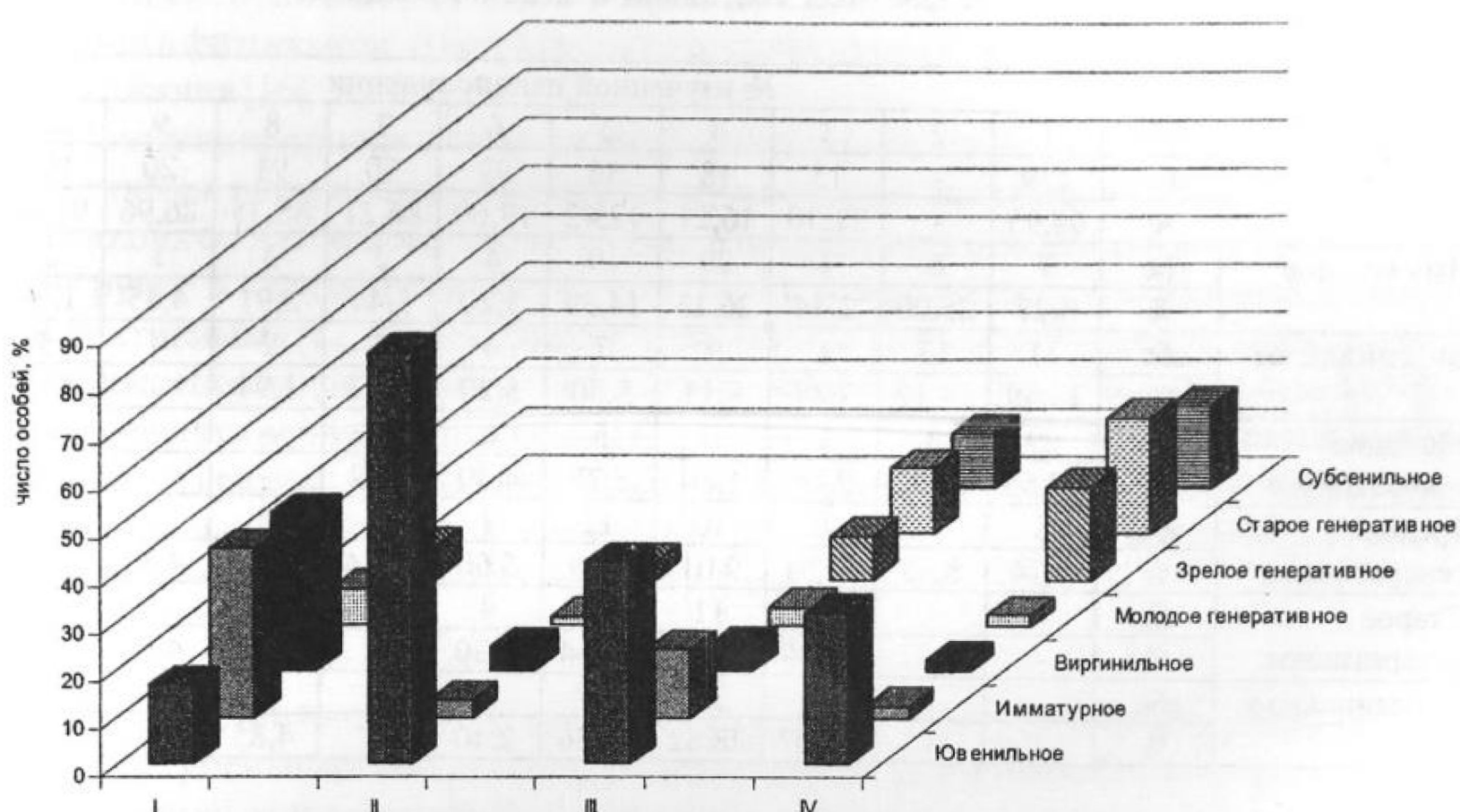


Рис. 1. Возрастные спектры ЦП *Geum aleppicum* (I) и *Geum rivale* (II-IV): I, III — молодые нормальные популяции (ассоциации 1,5), II — инвазионная популяция (ассоциация 7), IV — зрелая нормальная популяция (ассоциация 3)

В лесной зоне на затопляемом пойменном лугу нами описана инвазионная популяция, коэффициент возрастности составил 0,04; при влажности почвы 29–44% на опушке березового леса коэффициенты возрастности варьируют от 0,05 до 0,15, — популяции приобретают характер переходных между инвазионными и молодыми нормальными. В этой же природной зоне при влажности почвы около 28% в разреженных осиново-березовых лесах и на их опушках максимум особей в возрастном спектре смещается вправо, а коэффициент возрастности увеличивается до 0,28–0,4; это молодые нормальные популяции; при влажности почвы менее 25% в близких фитоценологических условиях коэффициент возрастности увеличивается до 0,44 — популяция приобретает характер зрелой нормальной (рис. 1, II-IV).

Таблица 2

Участие особей *Geum aleppicum* разных возрастных периодов в ЦП

№ ЦП	Показатели почвы		Коэффициент возрастности ЦП	Число особей	
	влажность	влагоемкость		Прегенеративного периода	Генеративного периода
1.	8,9	32,20	0,11	113	19
2.	-	-	0,12	282	68
3.	-	-	0,13	240	66
4.	6,05	29,78	0,15	64	21
5.	-	-	0,18	111	56
6.	37,86	78,06	0,16	94	39
7.	46,45	82,64	0,08	65	6

Возрастной состав ЦП *G. rivale*, в отличие от *G. aleppicum*, подвержен изменениям в зависимости от влажности почвы и природной зоны (табл. 3).

Таблица 3

Абсолютная и относительная численность особей *Geum rivale*
различных возрастных состояний в ценопопуляциях

Возрастные состояния	Число особей	№ изученной ценопопуляции									
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Ювенильное	абс.	139	-	13	18	56	97	50	91	20	104
	%	64,95	-	31,70	16,21	42,42	77,60	86,21	88,35	86,96	92,04
Имматурное	абс.	7	6	1	29	19	4	2	3	1	2
	%	3,27	25,00	2,44	26,13	14,39	3,20	3,44	2,91	4,35	1,77
Виргинильное	абс.	31	13	1	9	7	4	3	2	-	3
	%	14,49	54,17	2,44	8,11	5,30	3,20	5,17	1,94	-	2,65
Молодое генеративное	абс.	29	3	1	2	5	6	1	-	-	1
	%	13,55	12,50	2,44	1,80	3,79	4,80	1,72	-	-	0,88
Зрелое генеративное	абс.	8	2	8	10	12	7	2	2	1	3
	%	3,74	8,33	19,51	9,01	9,09	5,60	3,44	1,94	4,35	2,65
Старое генеративное	абс.	-	-	10	11	18	4	-	-	1	-
	%	-	-	24,39	9,91	13,64	3,20	-	-	4,35	-
Субсенильное	абс.	-	-	7	32	15	3	-	5	-	-
	%	-	-	17,07	28,82	11,36	2,40	-	4,85	-	-

Таким образом, на юге лесной зоны уменьшение влажности почвы приводит к старению популяций гравилата речного (табл. 4).

Таблица 4

Участие особей *Geum rivale* разных возрастных периодов в ЦП

№ ЦП	Показатели почвы		Коэффициент возрастности ЦП	Число особей		
	влажность	влагоемкость		Прегенерат. период	Генеративн. период	Постгенерат. период
1.	43,58	69,32	0,04	177	7	-
2.	37,95	77,40	0,15	19	5	-
3.	24,65	63,87	0,44	25	19	6
4.	28,26	65,10	0,40	56	23	32
5.	25,05	63,45	0,28	82	35	15
6.	29,16	72,70	0,11	105	17	3
7.	-	-	0,04	55	3	-
8.	-	-	0,07	96	2	5
9.	34,81	58,15	0,07	21	2	-
10.	35,78	59,68	0,04	109	4	-

На северной границе ареала в условиях лесотундры популяции гравилата речного обнаружены нами только в ивняках в пойме реки Сось. Они имеют следующую возрастную структуру: наблюдается большое количество проростков, ювенильных и имматурных растений при единичном присутствии виргинильных и генеративных особей. Коэффициент возрастности варьирует от 0,04 до 0,07, следовательно, популяции инвазионные. Генеративные особи гравилата речного продуцируют достаточное количество семян, которые успешно прорастают, но молодые особи на ранних этапах онтогенеза погибают в массовых количествах (как правило, в ювенильном состоянии), что связано, по-видимому, с неблагоприятными условиями существования: низкой температурой зимой и коротким вегетационным сезоном.

Принадлежность популяций гравилатов речного и алеппского к разным возрастным типам характеризует их позицию и жизнеспособность в фитоценозе. Отсутствие половозрелых особей при наличии молодых в инвазионной популяции свидетельствует о том, что в данный момент ЦП находится на стадии внедрения в фитоценоз,

пока она не играет большой роли, но в будущем при успешном ее приживании ситуация может измениться в сторону усиления позиции данной ЦП. Наличие различных возрастных групп в нормальной популяции свидетельствует об устойчивости ее положения в фитоценозе, о возможности ее существования за счет естественного самоподдержания [16].

Популяции одного и того же вида могут достигать в процессе своего развития практически равновесного состояния, при котором число вновь возникающих и отмирающих особей одинаково не только в популяции в целом, но и в каждой возрастной группе в отдельности. Такие популяции мы вслед за рядом авторов называем дефинитивными [12,15]. В условиях лесной зоны Тюменской области дефинитивными популяциями для гравилата алеппского являются молодые нормальные. Популяции гравилата речного в зависимости от условий существования становятся дефинитивными на разных стадиях своего развития: при относительно высокой влажности почвы это инвазионные или молодые нормальные ЦП, с уменьшением влажности дефинитивными являются зрелые нормальные ЦП.

ВЫВОДЫ

1. Возрастной спектр ЦП *Geum rivale* зависит от экологических условий: в лесной зоне с уменьшением влажности почвы происходит изменение возрастного состава популяций от инвазионных к зрелым нормальным, в лесотундре ЦП приобретают характер инвазионных.

2. Гравилат алеппский в лесостепи и в лесной зоне произрастает в основном в местообитаниях со средней степенью увлажнения, дефинитивные популяции этого вида имеют характер молодых нормальных.

ЛИТЕРАТУРА

1. Изучение структуры и взаимоотношения ценопопуляций. М.: Изд-во МГПИ, 1986. 74 с.
2. Работнов Т. А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах / Геоботаника. Вып. 6. М.: Изд-во АН СССР, 1950. С. 3-40.
3. Петровский В. В. Синузии как формы совместного существования растений // Бот. журн. 1961. Т. 46. № 11. С. 1615-1626.
4. Ценопопуляции растений. — М.: Наука, 1976. 217 с.
5. Жукова Л. А., Ведерникова О. П., Файзуллина С. Я., Балахонов С. В., Максименко О. Е., Глотов Н. В. Эколого-демографическая характеристика природных популяций *Plantago major* L. // Экология. 1996. № 6. С. 445-452.
6. Гонтарь Э. М. Онтогенез и возрастная структура ценопопуляций *Primula macracalix* (Primulaceae) в условиях Хакасии и горного Алтая // Бот. журн. 1999. Т. 84. № 7. С. 55-64.
7. Крылов П. Н. Флора Западной Сибири. Томск, 1933. Вып. 7. С. 1536-1541.
8. Флора Сибири. Новосибирск: Наука, 1987. С. 50-51.
9. Серебрякова Т. И., Петухова Л. В. Архитектурная модель и жизненные формы травянистых розоцветных // Бюлл. МОИП. 1978. Вып. 6. С. 51-65.
10. Соболевская К. А. Полезные растения Западной Сибири и перспективы их интродукции. Новосибирск: Наука, 1972. С. 187-188.
11. Растительные ресурсы СССР. Л.: Наука, 1987. С. 50-51.
12. Уранов А. А. Возрастной состав фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов // Биол. науки, 1975. №2. С. 7-34.
13. Журбицкий З. И. Теория и практика вегетационного метода. М.: Наука, 1968. С. 65-67.
14. Воробьев С. А., Егоров В. Е., Киселев А. Н., Долгов С. И., Доспехов Б. А. Практикум по земледелию. М.: Колос, 1967. С. 61-105.
15. Уранов А. А., Смирнова О. В. Классификация и основные черты развития многолетних растений // Бюлл. МОИП. 1969. Вып. 1. С. 119-134.
16. Прокопьев Е. П. Введение в геоботанику: Учебное пособие. Томск, 1997. 284 с.