

НОВЫЙ ПОДХОД К ИЗУЧЕНИЮ ПРОСТРАНСТВЕННОЙ СТРУКТУРЫ ВЕГЕТАТИВНО-ПОДВИЖНЫХ ВИДОВ НА ПРИМЕРЕ ЗЕМЛЯНИКИ ЛЕСНОЙ (*FRAGARIA VESCA* L.)

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ 07-04-00952а.

Описана пространственная структура наземно-столонообразующих трав на примере земляники лесной в рамках геометрического и функционального аспектов. Разработан новый подход описания пространственной структуры ценопопуляций с применением теории фитогенного поля А.А. Уранова (1965).

Ключевые слова: *F. vesca*; фитогенное поле; диаспора; рамета; популяционные локусы.

Пространственная структура популяций – это положение в пространстве экотопа отдельных элементов ценопопуляции (особей, клонов, парциальных кустов и побегов). Пространственную структуру ценопопуляции определяют стратегия и основные адаптивные возможности вида. Исследование пространственной структуры можно проводить по двум направлениям: геометрическому (вертикальному и горизонтальному) и функциональному [1]. Для изучения вертикальной структуры необходимо учитывать размер и онтогенетические состояния особей исследуемой ценопопуляции, т.к. изменения, происходящие в структуре ценопопуляции, соответствуют этапам ее развития, а также зависят от экологических факторов. Для анализа горизонтальной структуры необходимо установить характер размещения особей по занимаемой площади. П. Грейг-Смит предложил выделить три типа пространственного распределения особей по площади: 1) случайное; 2) регулярное и 3) групповое (контагиозное) [2]. Позднее Ю. Одум выделил 5 типов распределения элементов в популяциях: равномерное, случайное, случайное групповое, равномерное групповое и групповое с образованием скопления групп [3].

В последнее время заметно возрос интерес исследователей к изучению пространственной структуры популяций в рамках функционального аспекта, который базируется на взаимодействии элементов ценопопуляции и межпопуляционных отношениях особей своего и других видов. Б.В. Быков одним из первых предложил назвать пространство, окружающее растение, фитосредой, или эдафосредой, в которой условия экотопа изменены самой жизнедеятельностью растения [4]. Для изучения структуры растительных сообществ А.А. Урановым был предложен термин «фитогенное поле» (ФП) как «часть пространства, в пределах которого среда приобретает новые свойства, определяемые присутствием в ней данной особи растения» [5, С. 251]. Фитогенное поле, согласно А.А. Уранову, состоит из двух несходных частей: внутренней и внешней. Внешняя часть ФП ограничена пространством, где физически присутствуют живые или отмершие части растения. Границы внешней части ФП также определяются по дальности проникновения горизонтальных корней, по наличию листопада, либо, как у наземно-столонообразующих растений, по длине и дальности распространения столонов. Размер внутренней части минимального фитогенного поля определяется диаметром надземной или подземной сфер [6], т.е. пространством, занятым основной массой корневой системы

растения [1] или диаметром кроны дерева, кустарника, истинным покрытием дерновин. В результате скачкообразных изменений его проявлений границы между ФП определяются особенностями экотопа: влажностью, освещенностью, содержанием минеральных веществ в почве, pH почвы, а также численностью ценопопуляций сосуществующих видов. В одних случаях границы ФП очерчиваются относительно резко, в других – переход постепенный. Таким образом, согласно А.А. Уранову [5], минимальное ФП – часть пространства, в пределах которого особь осуществляет наиболее сильное взаимодействие со средой, т.е. соответствует внутренней части ФП.

Изучение пространственной структуры вегетативно-подвижных растений сопряжено с большими трудностями. Особи данной группы имеют разнообразные модели побегообразования [7], поэтому обладают различными формами роста, разными жизненными формами и биоморфами [8], способностью по-разному осваивать пространство в поисках наиболее благоприятных мест укоренения и во избежание конкуренции.

Определение размера ФП особей, особенно у вегетативно-подвижных видов растений, затруднено, т.к. не всегда возможно точно обозначить его границы. Материнская особь со столонами и диаспорами на них – это целое растение. В связи с этим пространственная структура *Fragaria vesca* L. впервые изучена с применением теории фитогенного поля [5]. Длина вегетативно-полурозеточных анизотропных побегов является внешней границей особи, поэтому одним из способов изучения пространственной структуры вегетативно-подвижных растений является определение площади ФП по максимальной и минимальной длине столонов.

Цель работы – исследование пространственной структуры особей *F. vesca* в посадках, используя геометрический [9] и функциональный подходы.

Для исследования фрагмента пространственной структуры использовали популяционные локусы земляники лесной – многолетнего, поликарпического, наземно-столонообразующего, типичного летне-зимне-зеленого растения. Особи *F. vesca* были пересажены с территории Государственного природного заповедника «Большая Кокшага» Республики Марий Эл из сосняка можжевельно-зеленомошного (популяционный локус 1) и липняка осинового (популяционный локус 2) на экспериментальный участок Марийского государственного университета. Размещение особей производили, используя таблицу случайных чисел. Для решения поставленной цели нами была определена максимальная и минимальная длина

столонов особи, средние значения этих показателей мы принимали за радиус ФП и рассчитывали площадь эллипса, который по форме ближе к тому, что мы наблюдаем у *F. vesca* в природе:

$$S_{\text{ФП}} = \pi R_1 R_2,$$

где R – радиус надземной сферы, вычисленный после измерения длины наземных столонов.

При анализе материала также учитывали число перекрытий фитогенных полей, количество столонов у каждой особи, число диаспор на столонах, прирост столонов в течение всего срока наблюдений.

У особей *F. vesca* формирование столонов начинается в начале вегетационного периода. Затем в момент разветвления генеративных побегов и созревания плодов рост их замедляется, а к концу вегетационного сезона он снова усиливается (рис. 1).

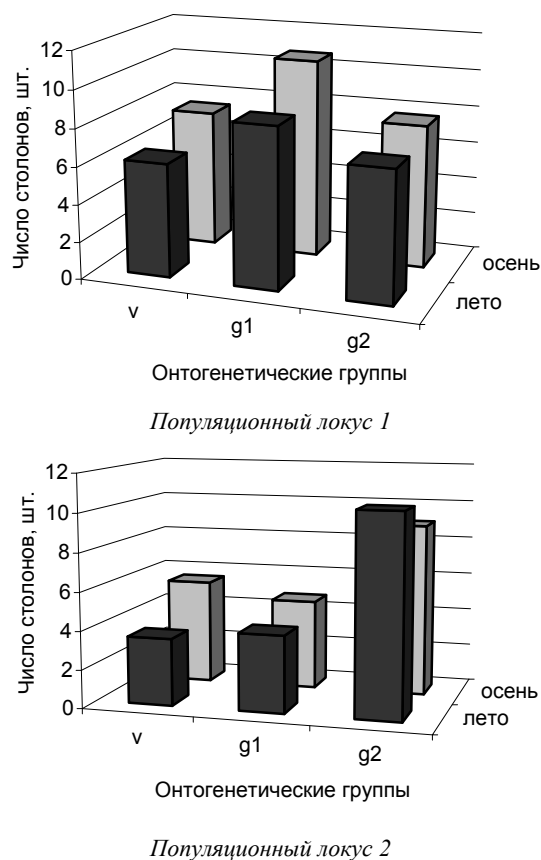


Рис. 1. Среднее число столонов у особей земляники лесной в посадках

У виргинильных растений (v) из популяционного локуса 1 и 2 к концу вегетационного сезона с увеличением числа столонов возрастает и количество диаспор на них (рис. 1, 2). У молодых генеративных особей (g_1) из этих местообитаний к осени также происходит прирост количества столонов, но у g_1 -растений из популяционного локуса 2 наряду с этим увеличилось и число дочерних рамет, а у особей этого же онтогенетического состояния из популяционного локуса 1 их количество уменьшилось. У средневозрастных генеративных растений (g_2), перенесенных из сосняка можжевельново-зеленомошного (популяционного локуса 1), с возрастанием числа столонов к концу вегетационного периода

произошло и увеличение диаспор, а у растений этого же онтогенетического состояния из липняка осинового (популяционный локус 2) число столонов и количество диаспор к концу вегетационного периода сократилось (рис. 2). Вероятно, это связано с тем, что большинство рамет не укореняются и погибают. Методом χ^2 выявлено, что особи земляники лесной разных онтогенетических состояний из популяционного локуса 1 и 2 не различаются ни по числу столонов, ни по числу диаспор на них ($P > 0,05$).

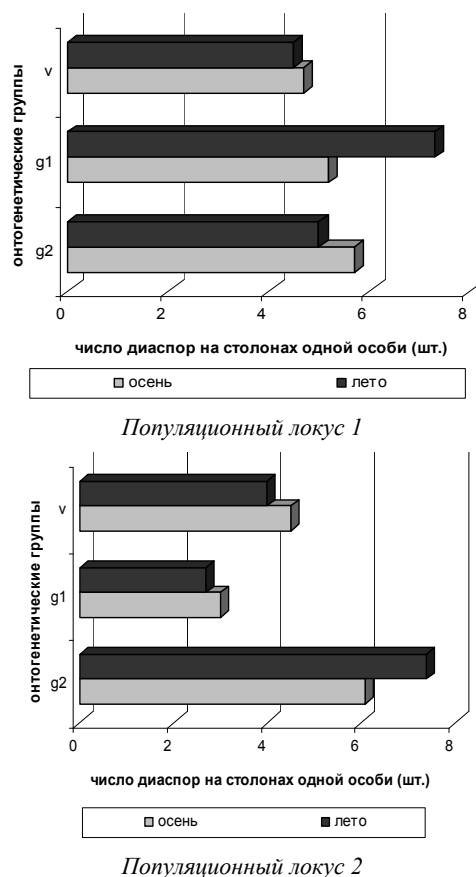


Рис. 2. Среднее число диаспор на столонах у особей земляники лесной в посадках

Скорость роста и формирования столонов у растений земляники лесной, пересаженных из сосняка можжевельново-зеленомошного и липняка осинового, за один вегетационный период в среднем составил 2,7 столона [10].

Следующим этапом работы было вычисление площади ФП особей разных онтогенетических состояний земляники лесной. В результате удалось установить, что у особей *F. vesca* максимальная величина ФП в летний период наблюдалась у g_2 -растений, минимальная – у g_1 -растений, их происхождение значения не имеет (табл. 1). К осени та же картина была отмечена у g_1 - и g_2 -особей популяционного локуса 1. У растений популяционного локуса 2 наибольшая величина показателей площади ФП – у g_1 -особей, а наименьшая – у v-растений.

Таким образом, возникающие ФП особей имели пульсирующий характер, т.к. в течение вегетационного сезона скорость возникновения и роста столонов неодинакова.

Таблица 1
Площадь фитогенных полей особей
земляники лесной в посадках

№ популя- ционного локуса	Онтогенетическое состояние	S _{фп} одной особи разных онтогенетиче- ских состояний в посадках, см ²	
		июль, 2000 г.	сентябрь, 2000 г.
1	v	2363,8	3290,5
	g ₁	1936,1	615,4
	g ₂	4474,7	4199,8
2	v	3481,9	897,1
	g ₁	3122,3	3076,2
	g ₂	4082,5	2181,8

На рис. 3 представлена схема сезонной динамики ФП земляники лесной на экспериментальном участке.

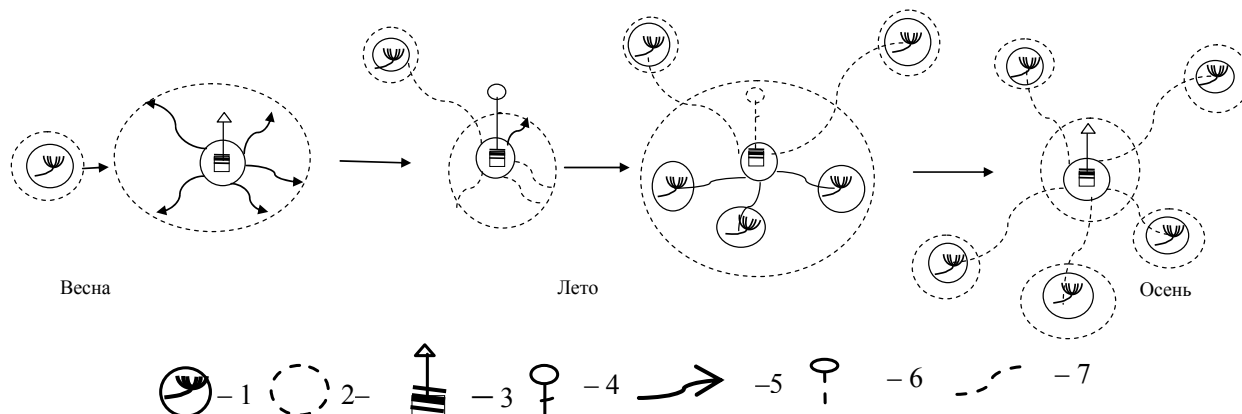


Рис. 3. Схема сезонной динамики фитогенного поля *F. vesca*: 1 – диаспора; 2 – фитогенное поле; 3 – живой побег; 4 – живые генеративные побеги; 5 – столоны; 6 – отмершие генеративные побеги; 7 – отмершие столоны

При сравнении генеративной фракции *F. vesca* по данному признаку следует отметить, что лидировали молодые генеративные особи популяционного локуса 1 – 5,0; а наименьшее значение – у g₁ особей популяционного локуса 2 – 3,0. Среди растений земляники лесной в g₂ состоянии максимальное число перекрытий ФП выявлено у особей *F. vesca* популяционного локуса 2 (6,0), а минимальное значение обнаружено у особей популяционного локуса 1 (4,5).

Таким образом, ФП материнских растений *F. vesca* на участке накладываются друг на друга, ФП диаспор на столонах могут перекрываться между собой и с материнскими растениями, образуя сплошное фитогенное поле данного фрагмента популяции.

Однако при тройном или четвертном перекрытии ФП материнской особи диаспоры в его пределах не обнаружены, что доказывает наличие внутривидовой конкуренции. Это явление подтверждается двузначной кривой сопряженности взрослых особей (v–g) (действующий компонент) и дочерних рамет (j–im) (подчиненный компонент) по показателям численности (рис. 4). Одновершинная кривая свидетельствует о том, что при плотности более четырех материнских растений на площадке размером 1,25 м × 1,25 м фракция дочерних рамет резко падает с 18,7 до 8,7 на площадку.

В заключение можно отметить, пространственное распределение особей *F. vesca* в геометрическом аспекте, согласно классификации Ю. Одум [3], первоначально в условиях посадки было равномерным, к концу

На изменения площади ФП, наиболее вероятно, оказывают влияние физиологические процессы, в частности процессы роста вегетативных органов, которые замедляются к концу вегетационного сезона. Уменьшение или увеличение ФП можно рассматривать как динамику «исследования» растениями осваиваемой территории.

Число перекрытий ФП у особей *F. vesca* разных онтогенетических состояний различно. Так, наибольшее число перекрытий ФП (в среднем 5,4) отмечено у виргинильных особей *F. vesca* популяционного локуса 1. У растений этой же онтогенетической группы из популяционного локуса 2 данный показатель равен 3,5.

вегетационного периода оно стало равномерно-групповым.

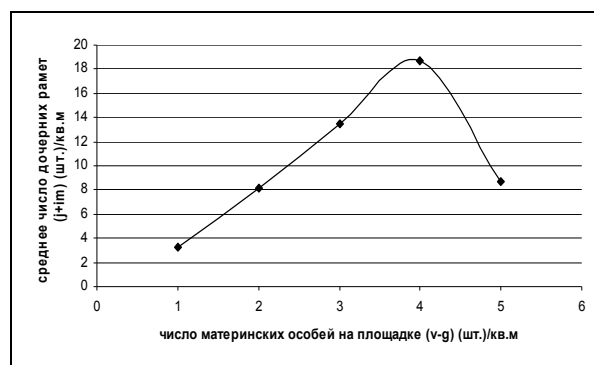


Рис. 4. Сопряженность взрослых особей *F. vesca* и диаспор по численности в посадках

При изучении пространственной структуры популяционных локусов этого вида в функциональном аспекте было отмечено: во-первых, при тройном или четвертном перекрытии ФП материнской особи диаспоры не обнаружены, что доказывает наличие отрицательного воздействия взрослых растений на подрост; а во-вторых, фитогенные поля материнских особей имеют пульсирующий характер, т.к. в течение сезона возникновение и рост наземных столонов замедляются в период формирования генеративных органов, затем возобновляются вновь.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Ценопопуляции растений* (очерки популяционной биологии). М.: Наука, 1988. 184 с.
2. *Грей-Смит П.* Количественная экология растений. М.: Мир, 1967. 359 с.
3. *Одум Ю.* Экология. М.: Мир, 1986. Т. 2. 376 с.
4. *Быков Б.А.* К фитоценологии темно-хвойного леса // Ботанический журнал. 1957. Т. 42, № 8. С. 1254–1258.
5. *Уранов А.А.* Фитогенное поле // Проблемы современной ботаники. 1965. Т. 1. С. 251–254.
6. *Уранов А.А., Михайлова Н.Ф.* Из опыта изучения фитогенного поля *Stipa pennata* L. // Бюллетень МОИП. Отд. биол. 1974. Т. 79, вып. 5. С. 151–159.
7. *Серебрякова Т.И.* Об основных «архитектурных моделях» травянистых многолетников и модусах их преобразования // Бюллетень МОИП. Отд. биол. 1977. Т. 82, № 5. С. 112–128.
8. *Шивцова И.В.* Эколого-морфологические особенности особей и организация популяций *Fragaria vesca* L.: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Сыктывкар, 2008. 23 с.
9. *Жукова Л.А., Акиенцев Е.В., Шивцова И.В., Головенкина И.А.* Пространственная структура растений разных биоморф // Принципы и способы сохранения биоразнообразия: Сб. материалов II Всерос. науч. конф. Йошкар-Ола: Мар. гос. ун-т, 2006. С. 248–249.
10. *Жукова Л.А., Ермакова И.М., Сугоркина Н.С.* Динамика ценопопуляций некоторых луговых растений на фоне сукцессивных изменений фитоценозов под влиянием резкой смены антропогенных воздействий // Динамика ценопопуляций. М.: Наука, 1985. С. 82–94.

Статья представлена научной редакцией «Биология» 15 декабря 2008 г.