



На правах рукописи

**ГАВРИЛОВА МАРИЯ НИКОЛАЕВНА**

**ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ И ОНТОГЕНЕТИЧЕСКИЕ  
ОСОБЕННОСТИ ДРОКА КРАСИЛЬНОГО И  
РАКИТНИКА РУССКОГО**

03.00.16 – экология

**АВТОРЕФЕРАТ**  
диссертации на соискание ученой степени  
кандидата биологических наук

26 MAR 2009

Сыктывкар, 2009

Работа выполнена на кафедре экологии Государственного образовательного учреждения высшего профессионального образования «Марийский государственный университет»

Научный руководитель доктор биологических наук,  
профессор  
**Жукова Людмила Алексеевна**

Официальные оппоненты: доктор биологических наук,  
профессор  
**Савиных Наталья Павловна**  
  
кандидат биологических наук,  
старший научный сотрудник  
**Скупченко Людмила Алексеевна**

Ведущая организация: Пуцинский государственный университет

Защита состоится «15» апреля 2009 года в 14.30 часов на заседании диссертационного совета Д 004.007.01 в Институте биологии Коми научного центра Уральского отделения РАН по адресу: 167982, Республика Коми, г. Сыктывкар, ул. Коммунистическая, д. 28.

Факс: (8212) 24-01-63; e-mail: dissovet@ib.komisc.ru

Сайт института: www.ib.komiscs.ru

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Коми научного центра Уральского отделения РАН по адресу: 167982, Республика Коми, г. Сыктывкар, ул. Коммунистическая, д. 24.

Автореферат разослан «10» марта 2009 года

Ученый секретарь  
диссертационного совета,  
доктор биологических наук

 — Кудяшева А.Г.

## ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

**Актуальность темы.** Кустарники – это особая жизненная форма растений; морфологически в своей структуре они сочетают переходные признаки от деревьев к травам (Серебряков, 1952; 1962).

В фитоценозах роль кустарников изменяется от самой незначительной (под густым пологом высокоствольных деревьев) до доминирующей и определяющей остальной состав ценопопуляций (ЦП) видов в сообществах (например, кустарниковые заросли или нарушенные вырубками или пожарами леса). Вклад кустарников при этом зависит от онтогенетической, виталитетной и пространственной структуры ЦП. Исследуемые виды, дрок красильный и ракитник русский, являются типичными представителями флоры Республики Марий Эл (РМЭ), составляют основу кустарникового яруса лесных сообществ, но, несмотря на это, нами найдены только отрывочные данные по их морфологии, распространению и совсем нет данных по онтогенетической, виталитетной и пространственной структуре их ЦП. В настоящий момент в ряде работ описаны ареалы дрока красильного и ракитника русского (Флора БССР, 1950; Флора СССР, 1958; Флора европейской части СССР, 1987; Абрамов, 1995; Аксенов, Аксенова, 1997), особенности их морфологического строения (Шиманюк, 1964; Мисник, 1976; Мазуренко, Хохряков, 1977; Гроздова, Некрасов, Глоба-Михайленко, 1986; Аксенов, Аксенова, 1997) и их лекарственные свойства (Михайловская, Козловская, 1962; Ляскин, 1981; Подымов, Суслов, 1990). Есть некоторые сведения по структуре древесины (Древесные породы мира, 1982), полиморфизму (Флора европейской части СССР, 1987) и консортивным связям (Шиманюк, 1964), сделаны частичные описания онтогенезов (Потапкина, 1994; Дронова, 1999). Особенности экологии видов изучены слабо; дана общая характеристика, что ракитник русский малотребователен к почвам, засухоустойчив, морозостоек; а дрок красильный – светолубивый и засухоустойчивый кустарник (Древесные породы мира, 1982).

Изучение особенностей экологии, структуры ЦП дрока красильного и ракитника русского позволит предложить меры по сохранению их ЦП в сообществах или восстановлению - в нарушенных местообитаниях.

**Цель работы** – изучение некоторых особенностей организации ЦП дрока красильного и ракитника русского.

Для реализации цели поставлены следующие задачи:

1. Описать онтогенез дрока красильного и ракитника русского.
2. Определить влияние экологических условий на биометрические показатели исследуемых растений.
3. Изучить особенности онтогенетической структуры ценопопуляций дрока красильного и ракитника русского в разных экологических условиях и районах исследования.

4. Оценить жизненность особей в ценопопуляциях и виталитетную структуру популяций изученных видов в зависимости от экологических условий местообитаний и района исследования.
5. Изучить пространственное размещение особей в ценопопуляциях, размеры фитогенных полей разных онтогенетических состояний, исследовать типы сопряженности ЦП видов в изученных сообществах.

**Научная новизна работы.** Впервые описан онтогенез дрока красильного и раkitника русского, выделены онтогенетические состояния и морфологические признаки-маркеры. В работе выявлены проявления размерной и морфологической поливариантности модельных видов; выделены два типа биоморф – моноцентрическая и неявнополицентрическая. Особенности размерной поливариантности применены при классификации особей по балам жизненного состояния.

Рассчитаны с использованием шкал (Цыганов, 1983) потенциальная и реализованная экологические валентности и индексы толерантности, уточнены значения диапазонов экологических условий местообитаний дрока красильного и раkitника русского по ряду почвенных шкал.

Впервые исследованы особенности онтогенетической, пространственной и виталитетной структуры ценопопуляций в разных экологических условиях в Республике Марий Эл. Определены базовые онтогенетические спектры. В пределах каждого онтогенетического состояния выделены особи трех баллов жизненности с учетом размеров и степени повреждения растений. Показана прямопропорциональная зависимость распределения особей от экологических факторов (богатства почв и освещенности) и методом сопряженности выявлено преимущественно нейтральное взаимовлияние ЦП дрока красильного и раkitника русского при их совместном произрастании.

**Теоретическая и практическая значимость работы.** При изучении онтогенеза исследуемых растений использовали концепцию дискретного описания онтогенеза и поливариантности развития растений (Работнов, 1950; Уранов, 1975; Ценопопуляции растений, 1976, 1977, 1988; Жукова 1995), которые лежат в основе изучения популяционно-онтогенетического биоразнообразия.

Знание потенциальной валентности и диапазонов условий произрастания дрока красильного и раkitника русского, данные по структуре их ЦП позволят использовать наиболее подходящие местообитания для восстановления ЦП и их использования для сбора лекарственного сырья. Полученные данные расширяют знания об организации структуры ЦП кустарников и ее зависимости от экологических факторов среды, а также могут быть использованы при изучении курсов популяционной экологии.

**Апробация работы.** Основные положения диссертации докладывались и обсуждались на Всероссийской научной конференции «Принципы и

способы сохранения биоразнообразия» (Йошкар-Ола, 2006; Йошкар-Ола, Пушино, 2008); на 10-й Пущинской школе-конференции молодых ученых «Биология – наука XXI века» (Пушино, 2006); на научной конференции по итогам научно-исследовательской работы профессорско-преподавательского состава МарГУ (Йошкар-Ола, 2006).

**Научные публикации по теме диссертации.** По теме диссертации опубликовано 9 работ, в том числе 1 статья в рецензируемом журнале, рекомендованном ВАК.

Работа выполнена при поддержке грантов РФФИ: № 04-04-49152 «Экологические механизмы адаптаций растений к среде обитания и устойчивость популяций», № 07-04-0952 «Оценка роли биоразнообразия растений в динамике популяций и сообществ».

**Структура диссертации.** Диссертация состоит из введения, 6 глав, выводов, списка использованных источников и 4 приложений (172 страницы). Материал изложен на 139 страницах, список литературы включает 202 источника, из них 20 на иностранных языках. В работе содержится 44 рисунка и 27 таблиц.

## СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

### Глава I. Объекты, районы и методы исследования

Приводятся данные об ареале *Genista tinctoria* L. и *Chamaecytisus ruthenicus* (Fisch. ex Woloszcz.) Klaskova, их морфологии, экологии и практическом значении. Описаны методы исследования. Сбор материала проводился в течение вегетационных сезонов 2003-2007 гг. на территории Республики Марий Эл. Материал собран в 5 географических районах: центральная часть РМЭ (окрестности г. Йошкар-Олы), северная часть (Оршанский район), южная часть (Волжский район), западная часть (Горномарийский район), восточная часть (Сернурский район). Всего исследовано 20 ЦП ракитника русского и 11 ЦП дрока красильного.

Изучение онтогенеза основано на концепции дискретного описания онтогенеза (Работнов, 1950; Уранов, 1975; Ценопопуляции растений, 1976, 1977, 1988; Жукова, 1995).

В работе использованы общепринятые методы геоботанических описаний. Их обработка проведена с помощью программного комплекса EcoScaleWin (Комаров и др., 1991; Заугольнова, Ханина, 1996; Компьютерная обработка геоботанических описаний..., 2008) по шкалам Д.Н. Цыганова (1983). Для обоих видов вычислены экологические валентности, индексы толерантности и коэффициент экологической эффективности (Жукова, 2004, 2005).

На каждой площадке были измерены биометрические показатели особей: длина листа, количество семян в плоде у средневозрастных генеративных растений, а также высота и диаметр куста у всех особей.

Сравнение полученных данных проводили с помощью однофакторного дисперсионного анализа в компьютерном комплексе Winstat 5.11.

В работе использовали классификацию популяций растений в зависимости от онтогенетических групп с выделением инвазионных, нормальных, регрессивных ЦП (Работнов, 1950); классификацию нормальных ЦП по абсолютному максимуму (на виргинильных, молодых генеративных, средневозрастных генеративных, старых генеративных, субсенильных онтогенетических группах), предложенную Л.А. Жуковой (1967), А.А. Урановым, О.В. Смирновой (1969); классификацию «дельта-омега» Л.А. Животовского (2000). Для каждой ценопопуляции были определены индексы восстановления, замещения (Жукова, 1988), возрастности (Уранов, 1975) и эффективности (Животовский, 2001).

При изучении виталитеной структуры ЦП было выделено 3 балла жизненности в каждом онтогенетическом состоянии (3 балла давали особи повышенной, 2 – нормальной и 1 – пониженной жизненности) (Жиляев, 2005). Онтогенез дрока красильного и раkitника русского впервые описан М.Н. Гавриловой, Л.А. Жуковой, Е.С. Закамской (Онтогенетический атлас..., 2008). По полученным данным были построены виталитетные спектры; использована классификация жизненности популяций Ю.А. Злобина (1989); рассчитаны показатели жизненности ЦП (Ценопопуляции растений, 1988).

Для изучения пространственной структуры использовали метод фитогенных полей А.А. Уранова (1965) и метод трансект, предложенный Л.А. Заугольной (1974, 1976, 1982). Во всех изученных ценопопуляциях особи картировались на миллиметровой бумаге с обозначением их онтогенетического состояния. Для всех ЦП рассчитана общая площадь ФП и  $K_{\text{нфп}}$ , который отражает «...насколько совокупность минимальных фитогенных полей элементов ценопопуляционного локуса больше его площади» (Жукова и др., 2006).

В работе использованы статистические методы: критерий  $\chi^2$  (хи-квадрат), однофакторный дисперсионный анализ, коэффициент корреляции Спирмена ( $R_s$ ) (Лакин, 1990).

По литературным сведениям даны физико-химические характеристики районов исследования.

Экологические условия местообитаний дрока красильного и раkitника русского описаны в разделе 1.4. (табл. 1).

Дрок красильный и раkitник русский произрастают в сходных по составу фитоценозах и диапазонах экологических условий. По экологическим шкалам Д.Н. Цыганова (1983) изученные виды являются гемистено-, мезо- или гемизвравалентными по почвенным шкалам и шкале освещенности-затенения. Исключением является эвравалентность раkitника русского по шкале кислотности почв.

Таблица 1

Характеристика изученных сообществ *Ch. ruthenicus* и *G. tinctoria*

Название фитоценоза по доминантной классификации	Флористическая насыщенность, виды	Флористическое богатство, количество видов	Общее проективное покрытие, %	ЦП
1	2	3	4	5
Намывные пески (вейниково-разнотравный луг)	7	8	30	ЦП ц1
Намывные пески (вейниково-разнотравный луг)	15	17	50	ЦП ц2
Полевицево-разнотравный луг на лесной поляне	10	11	90	ЦП ц3
Сосняк березово-лишайниковый	18	18	20	ЦП ц4
Сосняк лишайниковый	10	10	40	ЦП ц5
Мятликово-разнотравный луг	11	12	80	ЦП ц6
Сосняк лишайниковый с примесью березы	8	10	40	ЦП ц7
Вейниково-разнотравный луг	9	10	70	ЦП с1
Вейниково-разнотравный луг	7	7	40	ЦП с2
Мятликово-разнотравный луг	8	11	80	ЦП с3
Полевицево-мятликовый суходольный луг	10	13	55	ЦП с4
Полевицево-мятликовый суходольный луг	9	12	45	ЦП ю1
Лапчатково-мятликовый луг	12	15	85	ЦП ю2
Гвоздика мятликово-полевицевый луг	9	10	90	ЦП ю3
Гвоздика мятликово-полевицевый луг	11	17	90	ЦП ю4
Сосняк орляковый	15	17	40	ЦП ю5
Сосняк вейниковый	10	14	40	ЦП ю6
Заросли кустарника караганника древовидного с подростом ели	10	10	90	ЦП ю7
Черноольшанник с примесью сосны	7	9	50	ЦП ю8
Сосняк вейниковый с примесью березы	11	14	40	ЦП з1
Сосняк вейниково-мятликовый	7	9	40	ЦП з2
Сосняк орляково-полевицевый	12	16	55	ЦП в1
Сосняк орляковый с примесью липы	10	12	65	ЦП в2

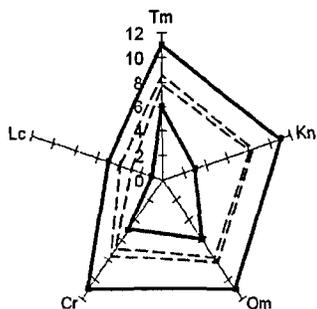
## Глава 2. Экологическая характеристика объектов исследования и влияние экологических условий на биометрические показатели растений

Дана экологическая характеристика дрока красильного и раkitника русского в исследуемых местообитаниях. По совокупности климатических факторов дрок красильный принадлежит к мезобионтным видам. Коэффициент экологической эффективности колеблется от 3,8 до 15%. Максимально реализует свои потенции *G. tinctoria* по термоклиматической шкале (15%). По всем климатическим шкалам экологические условия изученных местообитаний занимают центральное положение от потенциально возможных (рис. 1 А).

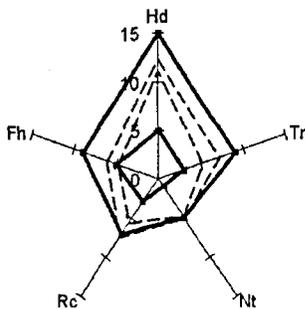
По отношению к почвенным шкалам Д.Н. Цыганова (1983) дрок красильный может быть либо мезовалентным: шкалы увлажнения, переменности увлажнения и богатства почв азотом или гемистеновалентным: шкалы богатства почв и кислотности почв, и менее требователен к освещенности – гемизвривалентный. Коэффициент экологической эффективности резко колеблется в диапазоне от 6,3 до 45,3%. Меньше всего потенций реализуется по шкале богатства почв азотом. Диапазон экологических условий изученных местообитаний сдвинут вправо, т.е. в сторону большего богатства почв азотом. Это может быть связано с тем, что за время существования 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, а диапазон изученных местообитаний по шкале кислотности смещается вправо, т.е. в сторону слабокислых или нейтральных почв.

В.Н. Ляскин (1981) отнес раkitник русский к мезоксерофитам. По нашим данным раkitник русский по отношению к комплексу климатических факторов является мезобионтным видом. Коэффициент экологической эффективности в среднем составляет 31,2%. Как и у дрока красильного диапазон экологических условий изученных местообитаний раkitника русского занимает центральное положение (рис. 2 А).

По почвенным шкалам потенциальная экологическая валентность раkitника русского колеблется от 0,39 до 0,85, что позволяет отнести изучаемый вид к следующим фракциям валентности: гемистеновалентной – по шкалам увлажнения и богатства почв; гемизвривалентной – по шкале богатства почв азотом и эвривалентной – по шкале кислотности почв. По шкале освещенности-затенения *Ch. ruthenicus* принадлежит к гемизвривалентным видам.

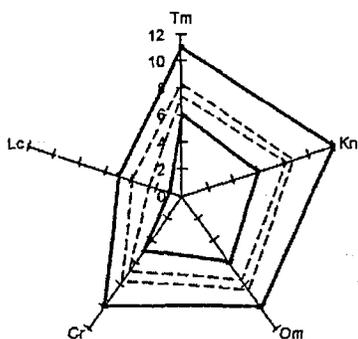


А

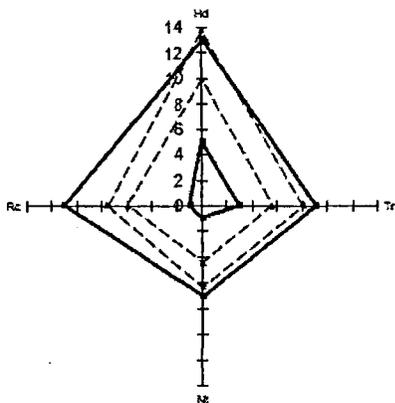


Б

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



А



Б

Рис. 2. Характеристика *Chamaecytisus ruthenicus* по шкалам Д.Н. Цыганова (1983): А – климатические шкалы и шкала освещенности-затенения; Б – почвенные шкалы).

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

Климатические факторы: Cr – суровость зимнего периода, Om – омброклиматическая шкала, Kn – шкала континентальности, Tm – термоклиматическая шкала; Lc – шкала освещенности-затенения; почвенные факторы: Fh – шкала переменности увлажнения; Nt – шкала обеспеченности почв азотом; Rc – шкала кислотности почв; Tr – шкала трофности почв; Hd – шкала увлажнения почв.

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

Влияние экологических условий местообитаний по шкалам Д.Н. Цыганова на биометрические показатели исследуемых растений подтверждено корреляционным анализом биометрических показателей исследуемых видов, который показал четкую зависимость между размерами особей и факторами освещенности и богатства почв ( $R_s=0,99$ ;  $P<0,0001$ ). По всем остальным климатическим и почвенным факторам такой зависимости не обнаружено ( $R_s=0,12$ ;  $P>0,526$ ).

### Глава 3. Особенности онтогенеза исследуемых кустарников

В главе впервые описан онтогенез дрока красильного и раkitника русского.

Описан онтогенез дрока красильного (рис.3). Выделены особи четырех периодов и восьми онтогенетических состояний. Признаками-маркерами являются: смена жизненной формы (постепенное формирование гипогегенного кустарника), типа биоморфы (моноцентрическая или неявнополицентрическая), формы листовой пластинки, типа ветвления, образование ксилоризомов и новых систем побегов формирования из спящих почек, усиленный рост системы побегов формирования, отмирание главной скелетной оси и усиленный рост боковых побегов, величина приростов и интенсивность процессов отмирания.

При описании онтогенеза раkitника русского также выделены особи четырех периодов и восьми онтогенетических состояний и предложены следующие признаки-маркеры: смена жизненной формы (стрекнекорневая в ходе онтогенеза сменяется гипогегенно-геоксильной жизненной формой); тип биоморфы (моноцентрическая или неявнополицентрическая); формирование системы первичного, парциального и замещающих кустов; образование корневища его последующее отмирание; характер, порядок ветвления и степень одревеснения надземного побега; образование тройчатосложного листа; интенсивность процессов отмирания и новообразования в разных онтогенетических состояниях.

По классификации А.А. Чистяковой (1994) дрок красильный и раkitник русский можно отнести к первой группе кустарников, в онтогенезе которых, постепенно формируется жизненная форма гипогегенно-геоксильного кустарника и сохраняется на протяжении всего индивидуального развития.

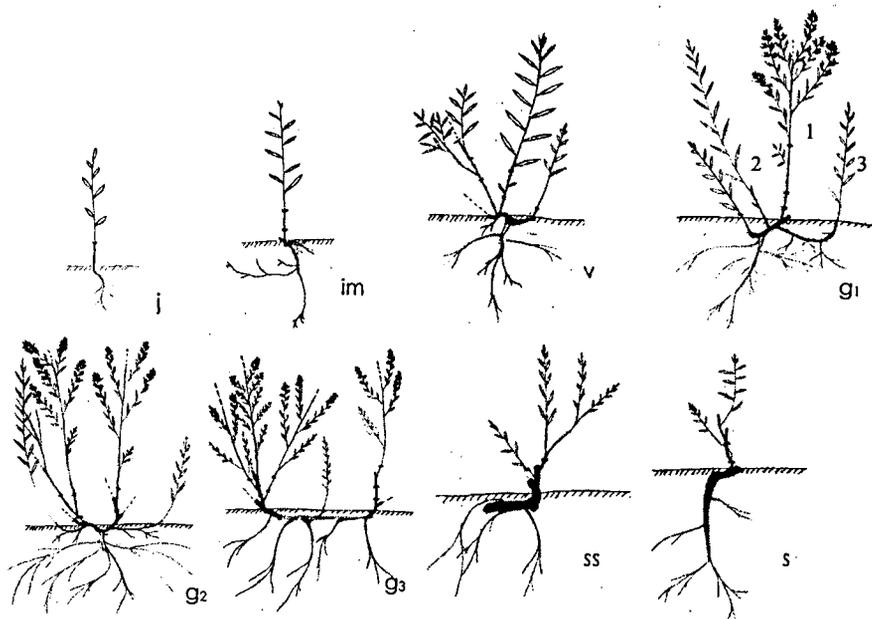


Рис. 3. Онтогенез дрека красильного  
 1 – первичный куст, 2 – куст замещения, 3 – парциальный куст (Биоморфология растений, 2002)

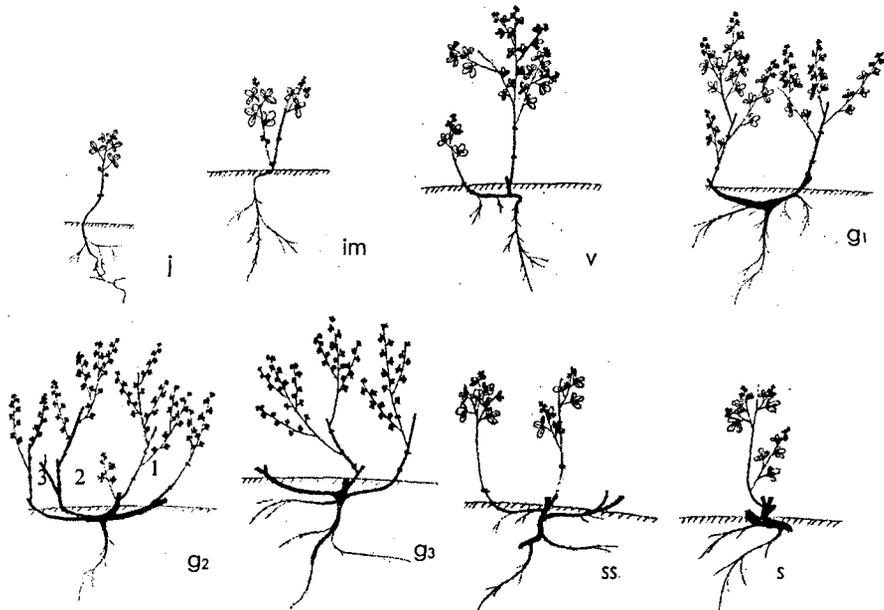


Рис. 4. Онтогенез раkitника русского  
 1 – первичный куст, 2 – куст замещения, 3 – парциальный куст

По классификации типов онтогенезов Л.А. Жуковой (1995) дрок красильный и раkitник русский можно отнести к В-типу: онтогенез семенной особи завершается старческой партикуляцией в старом генеративном или субсенильном онтогенетических состояниях при этом не происходит омоложение партикул, но они существуют довольно долго.

В результате исследований установлены два типа поливариантности онтогенеза растений. Морфологическая поливариантность онтогенеза раkitника русского проявляется в наличии двух типов биоморф – моноцентрической и неявиополицентрической; возможно полегание побегов формирования с последующим укоренением. Второй тип поливариантности – размерная, которая проявляется в изменении высоты, диаметра кустов, размеров листовой пластинки, количества цветков. Данные признаки положены в основу выделения баллов жизненного состояния особей дрока красильного и раkitника русского.

#### **Глава 4. Онтогенетическая структура ценопопуляций некоторых кустарников**

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

Описана онтогенетическая структура ЦП дрока красильного. По классификации Т.А. Работнова (1950) изученные ЦП можно отнести к нормальным, при этом не были обнаружены инвазионные и регрессивные ЦП дрока красильного. Это говорит об устойчивости вида на территории РМЭ и возможности его самоподдержания.

По классификации Л.А. Жуковой (1967), А.А. Уранова, О.В. Смирновой (1969) большинство изученных ЦП относятся к молодым нормальным с максимумами на виргинильных или молодых генеративных особях (8 ЦП); 1 ЦП – нормальная стареющая с преобладанием старых генеративных растений, две ЦП – старые нормальные с максимумом на субсенильных растениях.

По классификации «дельта-омега» (Животовский, 2001) изученные ЦП дрока красильного можно отнести к следующим типам: молодые ЦП, расположенные в сосняках орляковых ЦП ю5, в1 и сосняке лишайниковом ЦП ц5; зреющие ЦП мятликово-полевичевых лугов ю3, ю4, и ЦП ю6 в сосняке вейниковом; переходные ЦП ц3 на полевичево-разнотравном лугу на лесной поляне, ЦП ц4 сосняка березово-лишайникового, ЦП ю7 в зарослях караганника древовидного; стареющая ЦП в2 в сосняке орляковом с примесью липы; старая ЦП ц7 в сосняке лишайниковом с примесью березы.

Большее число молодых ЦП дрока красильного расположены в южном районе РМЭ. 4 из 5 изученных ЦП являются молодыми нормальными и

только ЦП ю7 можно отнести к переходной (Животовский, 2001) или старой нормальной (Жукова, 1967; Уранов, Смирнова, 1969).

Исследования онтогенетической структуры ЦП раkitника русского показало, что все изученные ЦП по классификации Т.А. Работнова (1950) можно разделить на инвазионную, представленную только особями прегенеративной фракции (ЦП ц6), и нормальные (оставшиеся 19 ЦП). Таким образом, практически все изученные ЦП раkitника русского, кроме инвазионной, способны к самоподдержанию и не зависят от зачатков, поступающих извне.

По классификации А.А. Уранова (1975) 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 всего не были обнаружены только сенильные особи.

По абсолютному максимуму среди взрослых растений можно выделить следующие ЦП раkitника русского:

- в молодых нормальных ЦП максимум приходится на особи виргинильного (9 ЦП) или молодого генеративного состояния (5 ЦП);
- у нормальных зрелых ЦП раkitника русского доминируют средневозрастные генеративные особи (2 ЦП);
- нормальные стареющие ЦП характеризуются максимумом на старых генеративных особях (3 ЦП).

По классификации Л.А. Животовского (2001) все изученные ЦП раkitника русского были охарактеризованы как: молодые ЦП с3, с4 ю1, ю2, з луговых сообществ и ЦП ю5, з1, з2, ц5, ц6, в1, в2 в сосновых лесах; зреющие ЦП (ЦП с1, ц1 на кейниково-разнотравных лугах и ЦП ц4 в сосняке березово-лишайниковом; переходные ЦП с2 на кейниково-разнотравном лугу и ЦП ю7 в зарослях караганника древовидного; стареющие ЦП ю8 в черноольшаннике с примесью сосны и ЦП ц7 в сосняке лишайниковом с примесью березы.

Большее число молодых ЦП раkitника русского отмечено в северных и западных районах исследования (здесь все ЦП *Ch. ruthenicus* молодые нормальные), в южном и центральном районах большинство изученных ЦП являются молодыми нормальными (60% и 71,4% соответственно), но появляются и стареющие нормальные.

Так как местообитания изученных ЦП раkitника русского отличаются мало (2-4 ступени по шкалам Д.Н. Цыганова (1983), поэтому и их онтогенетическая структура сходна и большинство факторов не являются лимитирующими для ЦП изучаемого вида и близки к оптимальным. Об этом позволяет судить описание виталитетной структуры ЦП раkitника русского (Гаврилова, 2007). В ЦП *Ch. ruthenicus* разных районов РМЭ преобладают особи третьего балла жизненности (от 48 до 100%), что обеспечивает их доминирование в изученных сообществах.



Рис. 5. Базовый онтогенетический спектр *G. tinctoria*



Рис. 6. Базовый онтогенетический спектр *Ch. Ruthenicus*

В северных районах РМЭ доминируют молодые нормальные ЦП ракитника русского. При сравнении распределения особей по онтогенетическим группам с помощью критерия  $\chi^2$ , не выявлено различия между южными и северными ЦП, т.е. вид *Ch. ruthenicus* распространяется севернее границ своего ареала. Он может быть постоянным компонентом лесных экосистем, увеличивая их продуктивность за счет обогащения почвы азотом. Популяции ракитника русского более молодые по сравнению с дроком красильным. Это доказывается и базовыми онтогенетическими спектрами, в которых в первом случае в 2 раза преобладают особи виргинильного состояния, а у дрока красильного – незначительно особи молодого генеративного со вторым максимумом на старых генеративных растениях. Популяционные волны ракитника русского начинаются инвазионными ЦП и заканчиваются стареющими нормальными, у дрока красильного – начинаются молодыми нормальными и заканчиваются старыми нормальными ЦП.

## Глава 5. Виталитетная структура ценопопуляций изучаемых видов

В работе применяли такие понятия как «жизненность» и «жизненное состояние» на организменном уровне, а на популяционном – понятие «жизнеспособность» (Жилиев, 2005).

В главе 3 дано описание виталитетной структуры ЦП дрока красильного. Если рассматривать средний показатель жизненности особей в ЦП по районам исследования, то особи дрока красильного максимальной жизненности приурочены к центральному и южному районам РМЭ. В восточном районе на границе ареала вида этот показатель ЦП несколько ниже.

Количество растений III балла жизненности возрастает с увеличением плотности особей в ЦП, улучшением условий освещенности и богатства почв

( $R_s=0,55$ ; 0,68 и 0,79 соответственно;  $P<0,05$ ). В большинстве изученных сообществ дрок красильный является доминантом или содоминантом кустарникового яруса, соответственно, с увеличением плотности особей, происходит укрепление позиций ЦП вида в сообществе и повышение их виталитета. Также дрок красильный образует симбиоз и с азотфиксирующими бактериями, поэтому с увеличением плотности растений происходит большая фиксация атмосферного азота и накопление его в почве (Селиванов, 1981). Это тоже может выражаться в повышении жизненности особей.

Описана виталитетная структура ЦП ракитника русского. При расчете относительного показателя жизненности особей в ЦП ракитника русского выяснено, что растения максимальной жизненности приурочены к северным и центральным районам РМЭ.

Прослежена зависимость между плотностью, богатством почв, освещенностью и относительным показателем жизненности особей в ЦП ( $R_s=0,65$ ;  $P<0,05$ ). Количество растений ракитника русского наивысшего балла жизненности возрастает с увеличением плотности растений изучаемых ЦП вида и богатства почв. Как и в случае дрока красильного, мы связываем такую закономерность с активностью микоризообразующих грибов, с накоплением азота и питательных веществ в почве, интенсивностью фотосинтеза на свету, а также с увеличением средообразующей роли ракитника русского при увеличении плотности его особей.

Таким образом, для ракитника русского менее благоприятны условия южной части РМЭ. По результатам геоботанических описаний в этих местообитаниях отмечен наименьший балл богатства почв. В среднем он составляет 5,5 по шкалам Д.Н. Цыганова (1983) в отличие от 6,5-8 баллов местообитаний ЦП ракитника русского в остальных районах, хотя данное значение не является критическим в потенциально возможном диапазоне экологических условий.

Из индивидуальных признаков жизненности, предложенных Л.Г. Жилиевым (2006) использованы такие показатели как мощность растений и морфологические изменения в онтогенезе, а из популяционных – онтогенетический состав и плотность особей в ЦП. В целом жизнеспособность ЦП ракитника русского по этим показателям выше, чем ЦП дрока красильного ( $P_{отн.}=0,812$  и 0,764 соответственно). Более высокие показатели жизненности характерны для особей центральных ЦП дрока красильного, а для растений ракитника русского – в центральных и северных районах РМЭ. В южном районе отмечены, самые неблагоприятные условия в том случае, если доминантом кустарникового яруса начинает выступать карагана желтая – более высокоствольный кустарник, а ЦП изучаемых видов находятся в подчиненном положении, соответственно происходит и снижение их виталитета. Высокие относительные показатели жизненности особей ЦП ракитника русского в северном районе РМЭ говорят о

возможности распространения данного вида за пределы своего ареала при наличии благоприятных условий для его произрастания.

## Глава 6. Пространственная структура ценопопуляций дрока красильного и раkitника русского

Изучено изменение минимального фитогенного поля (min ФП) в онтогенезе изучаемых видов. Оно носит односторонний характер с максимумом на более развитых средневозрастных генеративных особях.  $K_{\text{нфп}}$  во всех изученных ЦП очень низкий и превышает 1 только в одной исследованной ЦП раkitника русского. Это говорит о низкой конкуренции особей обоих видов между собой и друг с другом и еще раз подтверждает нейтральную сопряженность ЦП обоих видов в большинстве ЦП и высокий виталитет особей.

Описана сопряженность ЦП дрока красильного и раkitника русского в разных местообитаниях.

Пространственная структура ЦП, жизненное состояние особей во многом определяются взаимоотношением ЦП видов между собой. Первоначально вопрос о взаимоотношении растений подчеркивался в работах В.Н. Сукачева (1925, 1927, 1935, 1959), А.П. Шенникова (1964), А.А. Корчагина (1956). Теория сопряженности была создана А.А. Урановым (1935, 1955).

Таблица 2

**Тип сопряженности ЦП дрока красильного и раkitника русского**

ЦП*	Действующий вид раkitник русский		Действующий вид дрок красильный	
	16 площадок	8 площадок	16 площадок	8 площадок
ю5	нейтральная	сложная	отрицательная	отрицательная
ю7	сложная	сложная	двузначная	двузначная
ц3	нейтральная	нейтральная	нейтральная	нейтральная
ц4	нейтральная	нейтральная	нейтральная	нейтральная
ц5	двузначная	двузначная	сложная	сложная
в1	двузначная	двузначная	отрицательная	отрицательная
в2	двузначная	двузначная	отрицательная	отрицательная

Примечание: \* - условные обозначения см. табл. 1

Одним из показателей, характеризующим влияние ЦП одного вида растения на ЦП другого, является сопряженность (ассоциированность).

Выделяют 5 типов сопряженности: нейтральная, положительная, отрицательная и сложная (Уранов, 1955; Воронцова, 1969; Москалюк, 2008).

Была исследована сопряженность ЦП данных видов в зависимости от плотности особей на площадке и размеров их фитогенных полей. Заложенные площади 10\*10 м были разбиты нами на 16 площадок по 6,25 м<sup>2</sup> и на 8 площадок по 12,5 м<sup>2</sup> (табл. 2).

Ценопопуляции ц3 и ц4 характеризуются нейтральным типом сопряженности, т.е. ракитник красильный и дрок красильный не оказывают взаимного влияния на соседние особи, здесь не велики и их плотности (0,52 и 0,47 шт./м<sup>2</sup>, соответственно).

В ЦП основных лесов ю5, в1 и в2 ракитник русский начинает подавлять особи дрока красильного. В данных ЦП ракитника русского наименьшая жизнеспособность растений и их плотность. Возможно, внедрение здесь и третьего вида (*Juniperus communis* L.), который также подавляет растения дрока красильного. В данных ЦП наблюдается максимальное обилие этого вида (2 балла по шкале Браун-Бланке).

Когда действующим видом начинает выступать ракитник русский, то при совместном произрастании с дроком красильным сопряженность может быть нейтральной или двузначной. До плотности особей 0,5 на м<sup>2</sup> изучаемые виды не оказывают никакого или небольшое положительное влияние друг на друга, но свыше этой плотности начинается конкуренция за ресурсы среды и их взаимодействие становится отрицательным.

В ЦП ц5, расположенной в сосняке лишайниковом, и ЦП ю7 в зарослях караганника древовидного отмечена сложная сопряженность. Если действующим видом в ЦП ц5 является дрок красильный, и по плотности и по площади ФП проявляется сложная сопряженность. Мы предполагаем, что такой тип сопряженности может определяться большим проективным покрытием лишайникового покрова в данной ЦП (он достигает 50%). По нашему мнению, лишайники занимают территорию и составляют конкуренцию дроку красильному, тем самым, обеспечивая возможность для увеличения плотности ЦП особей подчиненного вида – ракитника русского. В литературе найдены сведения, что лишайниковые кислоты могут подавлять всхожесть семян цветковых растений (Жизнь растений, 1974), а также изменять влажность (Ипатов, Трофимец, 1988) и состав микроорганизмов в почве (Толпышева, 1979). В ЦП ю7, как отмечалось выше, особи обоих исследуемых видов начинают подавлять более высокоствольный кустарник караганник древовидный.

Таким образом, сопряженность видов может быть нейтральной, отрицательной, двузначной или сложной. Оба вида являются двойными симбионтами и при совместном произрастании активность накопления азотсодержащих и других питательных веществ в почве должна быть выше и, соответственно, выше виталитет. Но при этом возникает конкуренция за другие экологические факторы и особи одного вида начинают подавлять

растения другого. Возможно, что раkitник русский и дрок красильный из-за сходства жизненной формы и некоторых особенностей популяционной жизни ведут межвидовую борьбу за ресурсы среды, поэтому их взаимоотношения не могут носить положительный характер. Сопряженность исследуемых видов не зависит от типа сообщества, в которых они обитают.

Описано пространственное размещение особей дрока красильного и раkitника русского в разных ЦП, которое у особей дрока красильного зависит от условий освещенности местообитания за исключением ЦП ц3. В ЦП раkitника русского, произрастающих в тени, скопления не выделяются, а распределение имеет случайный характер; на открытых местообитаниях с увеличением площади трансект увеличивается коэффициент дисперсии и распределение растений является контагиозным; отличается от всех ценопопуляция обочины дороги, в которой скопления выделяются более четко на трансектах площадью 2×2 м.

## ВЫВОДЫ

1. Впервые изучено индивидуальное развитие раkitника русского и дрока красильного на основе концепции дискретного описания онтогенеза, выделено четыре периода и восемь онтогенетических состояний; предложены следующие признаки-маркеры: смена жизненной формы (постепенное формирование гипогеегенного кустарника), типа биоморфы (моноцентрическая или неявнополицентрическая), формы листовой пластинки, типа ветвления, образование ксилоризомов и новых систем побегов формирования из спящих почек, усиленный рост системы побегов формирования, отмирание главной скелетной оси и усиленный рост боковых побегов, величина приростов и интенсивность процессов отмирания; образование корневища его последующее отмирание

2. В результате исследований установлены два типа поливариантности онтогенеза исследуемых растений: морфологическая – проявляется в наличии двух типов биоморф (моноцентрической и неявнополицентрической) и размерная – изменение высоты, диаметра кустов, размеров листовой пластинки, количества цветков.

3. Изученные виды по почвенным шкалам и шкале освещенности-затенения принадлежат к гемистено-, мезо- или гемизвравалентным фракциям. Исключением является эвравалентность раkitника русского по шкале кислотности почв. Оба вида максимально реализуют только половину своих экологических потенций: раkitник русский – 53,9% по фактору увлажнения почв; дрок красильный – 45,3% по шкале кислотности почв. Наибольшее влияние на биометрические показатели особей *G. tinctoria* и *Ch. ruthenicus* оказывают влияние факторы освещенности и богатства почв, а также плотность особей в ценопопуляциях. Корреляция с другими климатическими и почвенными факторами не обнаружена.

4. Все изученные ценопопуляции дрока красильного и раkitника русского являются нормальными, отсутствуют инвазионные и регрессивные ценопопуляции. Это свидетельствует об устойчивости этих видов на территории Республики Марий Эл.

5. Выявлено, что более высокие показатели жизненного состояния характерны для растений дрока красильного центрального района Республики Марий Эл, а для особей раkitника русского – в центральных и северных районах Республики Марий Эл. Относительный показатель жизнестойкости особей в ценопопуляциях положительно коррелирует с факторами освещенности-затенения, богатства почв и плотностью ценопопуляций.

6. Изменение площади фитогенных полей особей дрока красильного и раkitника русского в онтогенезе носит одновершинный характер с максимумом значений на средневозрастных генеративных растениях. Наибольшие размеры фитогенных полей выявлены у особей генеративной фракции обоих видов, что обеспечивается их высокой плотностью и максимальными размерами генеративных растений. Во всех изученных ценопопуляциях особи дрока красильного и раkitника русского имеют невысокие значения суммарной площади фитогенных полей и, соответственно, коэффициентов напряженности фитогенного поля. В открытых местообитаниях размещение особей носит контагиозный характер, а в лесных сообществах – скопления не выделяются.

#### СПИСОК РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

В изданиях, рекомендованных ВАК:

1. *Гаврилова, М.Н.* Виталитетная структура ценопопуляций некоторых кустарников в разных районах Республики Марий Эл / М.Н. Гаврилова // Вестник Казанского государственного аграрного университета. – Казань, 2008. – № 1 (7). – С. 106-111.

В прочих изданиях:

1. Закамская, Е.С. Особенности онтогенеза некоторых кустарников / Е.С. Закамская, *М.Н. Гаврилова*, // Труды VII Международной конференции по морфологии растений, посвященной памяти И. Г. и Т. И. Серебряковых. – М.: Московский педагогический государственный университет, 2004. – С. 99 – 100.
2. *Гаврилова, М.Н.* Онтогенетическая структура ценопопуляции раkitника русского (*Chamaecytisus ruthenicus* (Fisch. ex Woloszcz.) Klaskova) / М.Н. Гаврилова // Актуальные проблемы биологии и экологии: Тезисы докладов XII молодежной научной конференции Института биологии Коми НЦ УрО РАН. – Сыктывкар: Институт биологии Коми НЦ УрО РАН, 2005. – С. 52 – 53.
3. *Гаврилова, М.Н.* Популяционное разнообразие раkitника русского (*Chamaecytisus ruthenicus* (Fisch. ex Woloszcz.) Klaskova) /

- М.Н. Гаврилова, Л.А. Жукова, Е.С. Закамская // Принципы и способы сохранения биоразнообразия: сборник материалов II Всероссийской научной конференции. – Йошкар-Ола: МарГУ, 2006. – С. 240-241.
4. Жукова, Л.А. Структура ценопопуляций дрока красильного и раkitника русского в разных экологических условиях / Л.А. Жукова, Е.С. Закамская, *М.Н. Гаврилова* // Биология – наука XXI века: 10-ая Пущинская школа-конференция молодых ученых. – Пущино: Пущинский научный центр РАН, 2006. – С. 266.
  5. *Гаврилова, М.Н.* Пространственная структура ценопопуляций дрока красильного и раkitника русского / М.Н. Гаврилова // IX Всероссийский популяционный семинар «Особь и популяция – стратегия жизни» Ч.2. – Уфа: ООО «Виши Окслер», 2006. – С. 60-65.
  6. *Гаврилова, М.Н.* Влияние антропогенного воздействия на биометрические показатели раkitника русского / М.Н. Гаврилова, Л.А. Жукова // Экология города Йошкар-Ола. – Йошкар-Ола, 2007. – С. 23-27.
  7. *Гаврилова, М.Н.* Онтогенез дрока красильного (*Genista tinctoria* L.) / М.Н. Гаврилова, Л.А. Жукова, Е.С. Закамская // Онтогенетический атлас растений. – Йошкар-Ола, 2007. – С. 35-41.
  8. *Гаврилова, М.Н.* Онтогенез раkitника русского (*Chamaecytisus ruthenicus* (Fisch. ex Woloszcz.) Klaskova) / М.Н. Гаврилова, Л.А. Жукова, Е.С. Закамская // Онтогенетический атлас растений. – Йошкар-Ола, 2007. – С. 47-53.

Подписано в печать 24.02.2009 г. Формат 60x84/16.  
Усл.печ.л. 1,0 Тираж 100. Заказ К1/921.

Отпечатано с готового оригинал-макета  
в копицентре «LANFORT»  
424001, г.Йошкар-Ола, пр. Гагарина, 2.