

УДК 581.55

ЖИЗНЕННЫЙ ЦИКЛ И РЕГЕНЕРАЦИОННЫЕ НИШИ ТРАВЯНИСТЫХ РАСТЕНИЙ В ЛЕСНЫХ СООБЩЕСТВАХ

С. А. Дубровная

Казанский (Приволжский) федеральный университет
420008, Казань, ул. Кремлевская, 18

E-mail: sdubrovnaya@inbox.ru

Поступила в редакцию 09.09.2015 г.

Критерием устойчивого состояния вида в сообществе является возможность осуществления полного оборота поколения. Онтогенетическая структура ценопопуляций земляники лесной *Fragaria vesca* L. и седмичника европейского *Trientalis europaea* L., изученных в фитоценозах различных стадий сукцессии лесного сообщества, зависела от эколого-ценотических условий. Ценопопуляции видов с высокой долей особой генеративного периода формировались на деструктивных участках лесного сообщества, однако проростки земляники и седмичника на нарушенных участках не встречались. Для данных видов регенерационные ниши, или микробиотопы – участки с оптимальными факторами для прорастания семян и успешного прохождения начальных стадий онтогенеза, могут быть приурочены к ценопопуляциям климаксовых стадий сукцессии. В целостных лесных сообществах для видов характерно проявление пациентной стратегии поведения, обеспечивающей прочное удержание освоенной территории. Обнаруженная инвазионно-регрессивная онтогенетическая структура ценопопуляции не являлась показателем неустойчивости видов в сообществе, но отражала процесс успешного выживания проростков. Этапы жизненного цикла земляники и седмичника приурочены к различным ценопопуляциям, где складывались необходимые условия для протекания отдельных этапов онтогенеза. Совокупность ценопопуляций, в пределах которых осуществлялся полноценный оборот поколения земляники и седмичника, дает корректное представление о состоянии вида в сообществе. Эколого-ценотические условия микрогруппировок сосняка березово-елового разнотравного способствовали формированию разновозрастных локусов ценопопуляции любки двулистной *Platanthera bifolia* (L.) Rich. Разнообразие факторов в гетерогенном сообществе определяло разграничение в пространстве процессов образования семян и выживания проростков. Это обеспечивало прохождение жизненного цикла в пределах одной ценопопуляции и устойчивое состояние вида.

Ключевые слова: регенерационная ниша, жизненный цикл, прорастание семян, онтогенетическая структура, *Fragaria vesca*, *Platanthera bifolia*, *Trientalis europaea*.

DOI: 10.15372/SJFS20160303

ВВЕДЕНИЕ

В рамках демографического аспекта изучения популяции анализ большого жизненного цикла и изменчивости пространственно-онтогенетической структуры ценопопуляций направлен на выявление механизмов устойчивого состояния вида в многовидовых сообществах. Данные исследования имеют большое значение при изучении состояния популяции редких или существующих в условиях сокращения есте-

ственных местообитаний, а также ресурсных видов, популяции которых испытывают значительный антропогенный прессинг. Нарушение оборота поколения является одним из факторов критического состояния популяции, выпадения ее из растительного сообщества (Заугольнова и др., 1992). В значительной степени это может быть связано с затруднениями процесса образования семян и гибелью растений на начальных стадиях онтогенеза. Показателем критического состояния популяции может быть неполноцен-

ный онтогенетический спектр ценопопуляции, что выявлено при исследовании популяций луговых растений (Жукова, 1995).

Для диагностики состояния популяций растений лесных сообществ большое значение имеет выбор счетной единицы внутривидовых исследований: ценопопуляции или совокупности ценопопуляций, что обусловлено биологическими особенностями лесных видов, в частности их способностью: 1) к длительному вегетативному размножению при затруднении полового процесса (Восточноевропейские леса..., 2004); 2) к пропуску отдельных стадий онтогенеза (Жукова, 1995); 3) к переходу растений в квазисенильное состояние (Истомина, 1992); 4) к выживанию проростков в иных эколого-ценотических условиях, чем особей, которые формируют семена.

Факторы среды, необходимые для образования генеративных органов и семян, могут не совпадать с регенерационной нишей вида – специфическими требованиями, необходимыми для выживания семенного потомства (Grubb, 1977). Регенерационные ниши обеспечивают снижение внутри- и межвидовой конкуренции за ресурсы, уменьшение смертности проростков от вредителей и болезней, накопленных в период существования материнской особи, поддержание видового богатства фитоценозов (Grubb, 1977; Примаков, 2002; Wright, 2002; Poorter, 2007). Прорастание семян лесных растений может осуществляться и в непосредственной близости от материнского растения: на пнях, на нарушенных участках, возникновение которых может быть связано с вывалом деревьев (Скворцова и др., 1983).

Цель исследования – изучить изменчивость онтогенетической структуры ценопопуляций земляники лесной, седмичника европейского и любки двулистной в условиях лесного сообщества, выявить регенерационные ниши изучаемых видов.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Земляника лесная – наземно-столонообразующее, короткокорневищное растение. Любка двулистная – корнеклубневой многолетник, размножающийся семенами (Мамаев и др., 2004). Седмичник европейский – подземно-столоно-клубнеобразующий травянистый поликарпик с моноциклическими побегами, способный существовать на лугах, прилегающих к лесу (Тиходеев, Тиходеева, 2001).

Согласно Л. Б. Заугольной и др. (1992), ценопопуляция рассматривалась как часть популяции в пределах ассоциации, поскольку именно последняя представляет собой основную единицу классификации растительности.

Исследования проводили в 1996–1998 и 2012 гг. в Республике Марий Эл на территории Государственного природного заповедника «Большая Кокшага», расположенного в пределах бореальной лесной зоны Русской равнины в подзоне южной тайги. Территория сложена флювиогляциальными супесчаными и песчаными отложениями с глинистыми и суглинистыми прослойками. Ландшафт заповедника представляет собой дюнно-бугристые и пологоволнистые задровые равнины, покрытые в основном сосняками и березняками (Демаков, 1994). Здесь изучены сосняк брусничный (1-е местообитание) и ельник липовый (2-е местообитание). На территории лесничества, прилегающего к заповеднику, изучены вырубki и ветровалы (3-е местообитание), возникшие в ельнике липовом.

Исследования проводили также в 2005 и 2007 гг. в Республике Татарстан на Раифском участке Волжско-Камского государственного природного заповедника, расположенного в неморальной зоне, подзоне хвойно-широколиственных лесов, на левом склоне в долине р. Волга, на четвертичных надпойменных террасах. В условиях долинно-террасных ландшафтов района наиболее распространены дерново-слабо- и среднеподзолистые супесчаные и песчаные почвы. На древних аллювиальных песках плакорных участков верхних террас преобладают дерново-сильноподзолистые легкосуглинистые почвы. На территории заповедника преобладают сосново-широколиственные, сосново-еловые леса с участием липы сердцевидной *Tilia cordata* Mill., дуба черешчатого *Quercus robur* L., березы повислой *Betula pendula* Roth. (Порфирьев, 1984). Работу проводили в сосняке елово-липовом костяничном (4-е местообитание) и в сосняке березово-еловом разнотравном (5-е местообитание).

Первоначальные исследования ценопопуляций земляники проводили в 1996–1998 гг. на территории заповедника «Большая Кокшага». Для изучения изменчивости онтогенетической структуры подбирали сообщества с разными эколого-ценотическими характеристиками: вырубку в ельнике липовом, сосняк брусничный, ельник липовый. С целью изучения жизненного цикла травянистых растений в лесах, длитель-

ное время развивающихся при незначительном антропогенном воздействии, на территории Раифского участка Волжско-Камского заповедника исследовали малонарушенные мозаичные сообщества – сосняки елово-липовый костяничный и березово-еловый разнотравный. Для изучения процессов полового размножения, прорастания семян и выживания проростков земляники лесной и седмичника европейского в 2012 г. дополнительно обследовали вырубки и ветровалы в ельниках на территории лесничества, прилегающего к заповеднику «Большая Кокшага».

Древостой в сосняке брусничном и ельнике липовом оценивали на пробной площади 800 м². Для характеристики травяно-кустарничкового яруса случайным образом заложили 40 площадок площадью 1 м² каждая. На площадках определяли видовое разнообразие и проективное покрытие видов травяно-кустарничкового яруса.

На деструктивных участках определяли наличие подроста и его видовое разнообразие. В пределах каждого деструктивного сообщества на временных трансектах через 3 м закладывали учетные площадки размером 1 × 1 м, определяли видовое разнообразие травянистого яруса и проективное покрытие видов. Число площадок варьировало от 40 до 150. В пределах гетерогенных фитоценозов микрогруппировки выделяли визуально на основе видов древесного и травяно-кустарничкового ярусов.

В сосняке елово-липовом костяничном (4-е местообитание) трансекта 200 × 20 м пересекала основные микрогруппировки. В сосняке березово-еловом разнотравном (5-е местообитание) трансекту 135 × 20 м проложили от одной вершины дюны до другой. По ходу трансект последовательно заложили 135 и 200 учетных площадок (1 × 1 м) соответственно. На каждой площадке отмечали видовое разнообразие травяно-кустарничкового яруса и онтогенетическое состояние особей изучаемых видов.

Эколого-ценотические группы видов покрытосеменных растений определены по работе О. В. Смирновой (Восточноевропейские леса..., 2004), а эколого-ценотическая характеристика видов – по базе данных (База данных..., 2015). Характеристику онтогенетической структуры проводили на основе соотношения особей различных онтогенетических групп на трансектах. Минимальное число площадок трансекты 0.5 × 0.5 м 30 шт. (Уранов, 1975). Для определения онтогенетического состояния учитывали морфологические признаки живых особей, в

некоторых случаях проводили прикопку подземных органов. Для изучения динамических процессов в ценопопуляциях земляники в сосняке (1-е местообитание) и на вырубке (местообитание 3.6) заложили постоянные трансекты размером 0.5 × 15 м. Все растения маркировали. Наблюдения за развитием растений проводили в 1996–1997 гг. В мае и в конце вегетационного сезона определяли онтогенетическое состояние выживших растений. Это позволяло оценить смертность и интенсивность развития растений. В ельнике липовом на трансекте 0.5 × 15 м выкопали все растения земляники и седмичника. По наличию главного корня определяли способ происхождения растений – семенное или вегетативное. На деструктивных участках для оценки онтогенетической структуры через каждые 3 м заложили временные площадки 1 × 1 м. Определяли онтогенетическое состояние особей, характер происхождения – семенное или вегетативное. Целенаправленно исследовали наличие проростков. В мозаичных сообществах онтогенетическую структуру ценопопуляций оценивали на временных трансектах в пределах микрогруппировок. Для выявления регенерационной ниши видов в изучаемых местообитаниях учитывали число особей на метровых площадках и характер освещенности (по сомкнутости полога). При анализе изменчивости пространственно-онтогенетической структуры ценопопуляции любки двулистной в пределах мозаичного сосняка березово-елового разнотравного на каждой учетной площадке определяли проективное покрытие видов, число особей и онтогенетическое состояние особей вида.

Для характеристики онтогенетической структуры ценопопуляции определяли индексы возрастности (Δ) (Уранов, 1975) и эффективности (ω) (Животовский, 2001). Для оценки процессов самоподдержания ценопопуляции использован модифицированный индекс восстановления (I_1) (Глотов, 1998). Характеристика онтогенетических спектров ценопопуляций дана по общепринятым методикам (Рысин, Казанцева, 1975; Ценопопуляции растений..., 1976). Для определения характера размещения особей в пределах фитоценоза вычисляли коэффициент дисперсии (K_d) (Грейг-Смит, 1967). В ходе работы проводили анализ таблиц сопряженности с помощью критерия χ^2 , оценку коэффициента ранговой корреляции Спирмена (r_s) (Глотов и др., 1982). В работе использованы стандартные обозначения уровня значимости: $P < 0.05$, $P < 0.01$ и $P < 0.001$.

ХАРАКТЕРИСТИКА МЕСТООБИТАНИЙ

Сосняк брусничный (1-е местообитание) представлял собой искусственные посадки сосны обыкновенной *Pinus sylvestris* L., произведенные после пожара 1921 г. Почвы супесчаные. Древесный ярус состоял из сосны обыкновенной и березы повислой. Формула древостоя 8С2Б. Сомкнутость полога 0.6. Травяно-кустарничковый ярус хорошо выражен. Представлен 31 вид. Среднее число видов на площадке 11.06, минимальное – 5, максимальное – 18. В пределах сообщества травяно-кустарничковый ярус распределен равномерно. Площадки с минимальным проективным покрытием видов (от 0 до 25 %) отмечены под кроной сосны обыкновенной. Доля таких площадок 30 %. Проективное покрытие более 80 % отмечено на 40 % площадок. Доминировали в сообществе ландыш майский *Convallaria majalis* L., брусника *Vaccinium vitis-idaea* L., вейник наземный *Calamagrostis epigeios* (L.) Roth. Встречаемость ландыша на участках 40 %. На отдельных площадках проективное покрытие вида достигало 80 % при среднем показателе 37 %. Встречаемость вейника и брусники несколько меньше – 35 % при среднем показателе проективного покрытия 25 %.

Ельник липовый (2-е местообитание). Почвы супесчаные. Сомкнутость полога 0.8. Первый ярус образован елью европейской *Picea abies* (L.) H. Karst, липой сердцевидной с участием сосны обыкновенной и березы повислой.

Формула древостоя 7Е2Л1С+Б. В травяно-кустарничковом ярусе обнаружено 23 вида покрытосеменных растений. Среднее число видов на площадке 6.8 (от 3 до 12). Проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса на площадках варьировало от 20 до 80 %. Участки, лишенные растительности, встречались под кроной ели. Наибольшая встречаемость отмечена для седмичника европейского (60 %) и майника двулистного *Maianthemum bifolium* (L.) F. W. Schmidt. Однако проективное покрытие видов на площадках невысокое: для седмичника – около 10 %, для майника – 30 %. Деструктивные участки в ельнике липовом (3-е местообитание).

Вырубки и ветровалы. Почвы супесчаные. На деструктивных участках при полном уничтожении подроста отмечено увеличение видового разнообразия травяно-кустарничкового яруса, что связано с внедрением растений луговых и сорных местообитаний, которые в год появления формировали семена. При сохранении подроста, представленного липой сердцевидной, елью европейской, кленом остролистным *Acer platanoides* L., рябиной обыкновенной *Sorbus aucuparia* L., отмечены вегетативное разрастание и размножение сохранившихся лесных видов. Краткая характеристика участков представлена в табл. 1.

Сосняк елово-липовый костяничный (6С2Е2Л+Б) представлял собой гетерогенный фитоценоз (4-е местообитание). Почвы супесчаные. В фитоценозе по структурным особен-

Таблица 1. Характеристика деструктивных сообществ

Тип деструктивного сообщества	Соотношение растений различных эколого-ценотических групп, %									Площадь, м ²	Кол-во видов
	Br	Nm	Pn	MDr	MFr	ExEd	Nt	Wt	Rd		
3.1. Ветровал. Подрост: липа сердцевидная, ель европейская, клен остролистный, рябина обыкновенная	57	31				6		6		600	16
3.2. Ветровал. Подрост: липа сердцевидная, клен остролистный, рябина обыкновенная	61	22				11		6		1200	18
3.3. Вырубка. Подрост: липа сердцевидная, клен остролистный	20	27	13		13	15		5	7	300	15
3.4. Вырубка. Подрост: липа сердцевидная, клен остролистный	30	48			17	5				1000	23
3.5. Вырубка. Подрост отсутствовал	10	30	2	6	18	10	8	6	10	300	47
3.6. То же	11	29	4	8	15	4	4	4	21	1500	53
3.7. »	15	22	8	7	12	10	5	2	19	3500	49

П р и м е ч а н и е. Эколого-ценотические группы: Br – бореальная; Nm – неморальная; Pn – боровая; MDr – суходольных лугов; MFr – пойменных лугов; ExEd – опушечники; Nt – нитрофильная; Wt – околородная; Rd – сорные.

ностям древесного яруса хорошо идентифицировались повторяющиеся группировки.

4.1. Характерный участок леса. Первый ярус образован спелым древостоем сосны обыкновенной, ели европейской, липы сердцевидной, березы повислой. Сомкнутость полога 0.6. В травяно-кустарничковом ярусе 32 вида растений. Среднее число видов на площадке 8.4 (от 5 до 13). Травяно-кустарничковый ярус хорошо выражен. Только 15 % площадок имели общее проективное покрытие менее 25 %. Более чем на 70 % площадок проективное покрытие составляло от 50 до 100 %. В травяно-кустарничковом ярусе доминировала костяника *Rubus saxatilis* L. Встречаемость вида 50 %, проективное покрытие на площадках от 10 до 90 % при среднем показателе 40 %.

4.2. Группировка, образованная подростом ели европейской, липы сердцевидной. Встречались единичные экземпляры дуба черешчатого, клена остролистного. Сомкнутость полога 0.8. В травяно-кустарничковом ярусе 26 видов растений. Среднее число видов на площадке 10.4 (от 1 до 15). На участках, где отмечен вывал сосны обыкновенной, проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса не превышало 20 %. Доля таких площадок 40 %. Высокая встречаемость отмечена для костяники каменистой – 80 % и ландыша майского – 60 %. Проективное покрытие каждого вида более 40 %. Высокая встречаемость отмечена для земляники (50 %), однако ее проективное покрытие на площадках не превышало 10 %.

4.3. Группировка, образованная еловым подростом в стадии жердь. Сомкнутость полога 0.9. Травяно-кустарничковый ярус разрежен и крайне беден – всего 13 видов растений. Среднее число видов 2.8. На отдельных площадках из-за мощного елового опада растения травяно-кустарничкового яруса отсутствовали, максимальное число видов – 7. Общее проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса на площадках не превышало 40 %. Проективное покрытие менее 25 % характерно для половины всех площадок на трансекте. Наибольшая встречаемость (70 %) отмечена для ожики волосистой *Luzula pilosa* (L.) Willd. и костяники. Проективное покрытие этих видов на учетных площадках не превышало 10 %. Встречаемость майника и седмичника ниже 30 %, виды представлены небольшим числом особей на площадках.

4.4. Деструктивная группировка – окно. Разнообразии травяно-кустарничкового яруса максимальное по сравнению с другими груп-

пировками – 39 видов. Среднее число видов на площадке 12.8 (от 9 до 17). Максимальная встречаемость 60–70 %, высокое проективное покрытие (более 30 %) отмечено для ландыша, костяники, земляники. На площадках представлены растения луговых эколого-ценотических групп.

Мозаичный фитоценоз (5-е местообитание) – **сосняк березово-еловый разнотравный** (7С2Б1Е). Рельеф дюнно-бугристый. Почвы супесчаные. В пределах фитоценоза по видовому составу и возрастной древостоя хорошо идентифицировались группировки.

5.1. Вершина дюны. Первый ярус и подрост отсутствовали. Отмечено 29 видов. Средняя видовая насыщенность на площадке 13.5, минимальная – 11, максимальная – 15. Растения представлены на площадках равномерно. Общее проективное покрытие видов травяно-кустарничкового яруса 100 %. Абсолютное доминирование отмечено для ландыша майского. Он зафиксирован на всех учетных площадках. Среднее проективное покрытие вида 50 %. Высокая встречаемость отмечена у полевицы тонкой *Agrostis capillaris* L. и ожики волосистой, но проективное покрытие видов не превышало 30 %.

5.2. Склон дюны южной экспозиции. Первый ярус: сосна обыкновенная, береза повислая, ель европейская. На участке отмечен вывал перестойных сосен. Сомкнутость полога 0.6. Травяно-кустарничковый ярус беден. На площадках обнаружено 19 видов покрытосеменных растений. Средняя видовая насыщенность 6.7 (от 2 до 13). Доминировали ландыш майский, ожика волосистая и полевица тонкая. Встречаемость видов достигала 80 %. Среднее проективное покрытие ландыша и полевицы 30 %. Проективное покрытие ожики 20 %. Более 70 % учетных площадок имели общее проективное покрытие менее 25 %, а 25 % площадок – от 30 до 60 %. И только на 5 % площадок проективное покрытие превышало 70 %.

5.3. Основание дюны. Первый ярус: сосна обыкновенная, береза повислая, ель европейская. Подрост представлен елью, березой, рябиной, липой. Сомкнутость полога 0.8. Отмечено 25 видов. Средняя видовая насыщенность 11.4. Минимальное число видов на площадке – 7, максимальное – 13. На участке растения распределены равномерно. Только на 10 % учетных площадок проективное покрытие меньше 25 %, на остальных оно не опускалось ниже 60 %. В травостое высокое участие ландыша сохранялось, однако отмечено снижение проективного

покрытия вида (до 40 %). Отмечено также увеличение участия земляники. При встречаемости 70 % проективное покрытие не превышало 20 %.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Онтогенетическая структура ценопопуляций земляники и седмичника на деструктивных лесных участках характеризовалась высоким участием растений прегенеративного и генеративного периодов (рис. 1).

На вырубке доля особей средневозрастного генеративного онтогенетического состояния возросла до 39 %, а молодого генеративного – до 10 %, что связано с интенсивным развитием растений прегенеративного периода в условиях высокой освещенности.

Об интенсивных процессах вегетативного размножения земляники свидетельствовали высокие показатели модифицированного индекса восстановления (I_1), который на вырубке составил 0.5 (табл. 2).

Этот показатель был высоким во всех ценопопуляциях седмичника, что отражало его способность к интенсивному вегетативному размножению в различных местообитаниях. Однако наиболее высокий показатель индекса возрастности ($\Delta = 0.199$) отмечен на деструктивных участках, что связано с увеличением доли особей генеративного периода в структуре ценопопуляции (30 %). Возможность существования седмичника в условиях деструктивных лесных сообществ связана со сдвигом фенологических фаз развития (Голубев, 1956; Грызлова, Вахрамеева, 1990; Полянская, 2006; Жмылева, 2009), в результате чего к наступлению периода высоких летних температур растения уходили в состояние покоя.

Смертность проростков земляники и седмичника на нарушенных участках связана с высокой освещенностью, резкими перепадами температуры и влажности воздуха и почвы, конкурентным давлением со стороны выживших и вегетативно-разросшихся растений лесных сообществ и внедрившихся растений луговых и

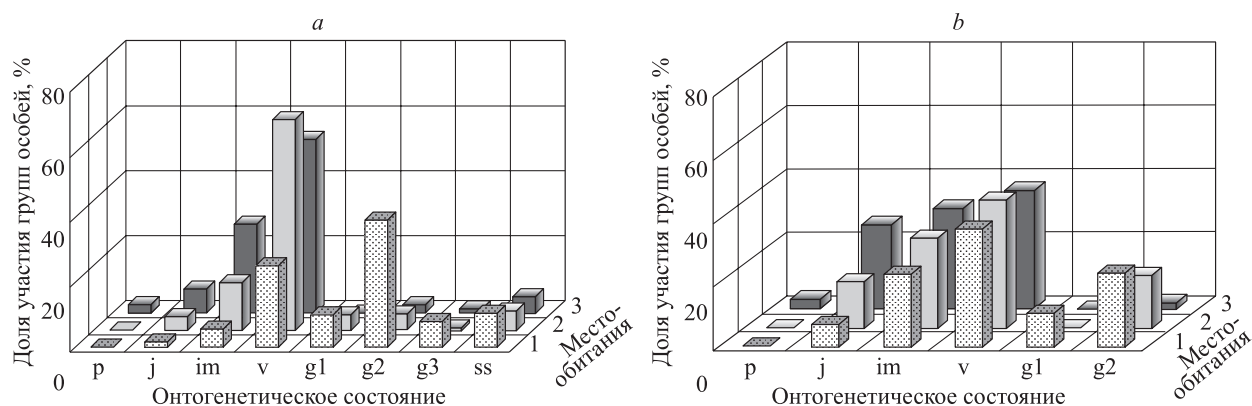


Рис. 1. Онтогенетические спектры ценопопуляций земляники лесной (а) и седмичника европейского (b) в разных типах растительности. По оси аппликат: 1 – вырубка в ельнике липовом; 2 – сосняк березово-еловый разнотравный; 3 – сосняк елово-липовый костяничный.

Таблица 2. Демографические показатели ценопопуляций земляники лесной и седмичника европейского

Параметр	Вид	Вырубка в ельнике липовом	Сосняк березово-еловый разнотравный	Сосняк елово-липовый костяничный
Критерий «дельта-омега» Δ - ω и тип ценопопуляции	Земляника	0.330–0.638 Зреющая	0.205–0.421 Молодая	0.139–0.358 Молодая
	Седмичник	0.199–0.512 Молодая	0.147–0.394 Молодая	0.074–0.254 Молодая
Модифицированный индекс восстановления I_1	Земляника	0.5	0.2	0.1
	Седмичник	0.6	0.8	0.9
Плотность ценопопуляции, шт./ м ²	Земляника	56.4	15.7	6.9
	Седмичник	27.3	21.0	15.8

Таблица 3. Наблюдаемый ход онтогенеза особей земляники лесной виргинильного и молодого генеративного онтогенетических состояний на вырубке в елово-липовом лесу и в сосняке брусничном

Онтогенетическое состояние растений осенью в год наблюдения	Онтогенетическое состояние растений весной следующего сезона (возможные пути развития)	Доля от общего числа растений в местообитаниях, %	
		Вырубка в елово-липовом лесу	Сосняк брусничный
V	Погибли	30.2	1.8
	V	29.4	91.2
	g1	24.4	4.2
	g2	16.0	2.8
g1	Погибли	4.3	0
	g1	69.6	11.1
	g2	8.7	11.1
	g1(v)	17.4	77.8
Общее количество проанализированных особей		142	226

рудеральных сообществ. Во всех исследованных деструктивных сообществах не обнаружены проростки земляники и седмичника. При значительном участии растений прегенеративного и генеративного периодов онтогенетические спектры ценопопуляции данных видов характеризовались неполноценностью.

Во всех внутриценотических группировках сосняка елово-липового костяничного формировались левосторонние онтогенетические спектры земляники и седмичника. В то же время можно отметить, что проростки земляники обнаружены в группировках, образованных елово-липовым и еловым подростом (местообитания 4.2 и 4.3), где отмечены минимальная видовая насыщенность и низкая освещенность. Единичные особи земляники семенного происхождения обнаружены в ельнике липовом. Здесь же обнаружены проростки седмичника европейского. Учитывая, что жизнеспособность семян земляники от трех до пяти лет (Thompson et al., 1997), можно с большой вероятностью предположить, что появление проростков в фитоценозах климаксовых стадий сукцессии связано с переносом семян из других ценопопуляций, где имели место интенсивные процессы полового размножения. Эколого-ценотические условия фитоценозов климаксовых стадий и некоторых микрогруппировок мозаичного фитоценоза, а именно низкие освещенность и видовая насыщенность, способствовали выживанию проростков и успешному прохождению начальных этапов онтогенеза, что позволяет рассматривать данные фитоценозы в качестве регенерационной ниши земляники и седмичника. Онтогенетические спектры ценопопуляций земляники и седмичника в фитоценозах климаксовых стадий

сукцессии характеризовались высоким участием растений виргинильного онтогенетического состояния, низкой долей растений генеративного периода, а в отдельных случаях – их полным отсутствием.

Онтогенетические спектры седмичника во всех местообитаниях характеризовались неполноценностью, что связано с отсутствием особей старого генеративного онтогенетического состояния и постгенеративного периода, которое, возможно, вызвано либо характерным для седмичника неполным онтогенезом, либо флуктуацией онтогенетической структуры ценопопуляции (Полянская, 2006).

Анализ развития растений земляники показал, что высокая доля растений виргинильного онтогенетического состояния связана с затруднением перехода особей в генеративный период и нерегулярностью цветения генеративных растений – переходом их во временно нецветущее состояние – g (v). Развитие растений в сосняке происходило медленно (табл. 3). На вырубке из числа выживших растений виргинильного онтогенетического состояния к весне 40 % особей достигли генеративного периода. В сосняке брусничном доля таких растений 7 %.

На деструктивном участке 17.4 % особей из группы молодого генеративного онтогенетического состояния переходили во временно нецветущие. В сосняке брусничном таких растений было 77.8 %. Таким образом, в пределах сформированных лесных сообществ земляника проявляла себя как пациент, успешно сохраняя численность ценопопуляции за счет вегетативного размножения.

Ценопопуляции седмичника европейского в хвойных и смешанных лесах характеризовались

Таблица 4. Изменчивость демографических показателей ценопопуляций любки двулистной

Микрогруппировка	Индекс возрастности Δ	Индекс эффективности ω	Тип ценопопуляции	Плотность, (шт. м ⁻²)/ встречаемость	Коэф. дисперсии, Кд
5.1. Вершина дюны	0.341	0.739	Зреющая	1.0/0.4	3.5
5.2. Склон	0.179	0.452	Молодая	1.8/0.3	8.2
5.3. Основание дюны	0.172	0.448	>>	0.1/0.06	2.5

преобладанием нецветущих особей. В условиях темнохвойных лесов при отсутствии особей генеративного периода наличие проростков отмечалось ранее, что связано с переносом семян из других ценопопуляций. Перенос семян седмичника происходит зимой по снегу (Голубев, 1956; Грызлова, Вахрамеева, 1990).

Ценопопуляции исследуемых видов в фитоценозах климаксовых стадий сукцессии представлены растениями пре- и постгенеративного периодов. Согласно классификации ценопопуляций, они характеризовались как неустойчивые, инвазионные (Работнов, 1950) или инвазионно-регрессивные (Рысин, Казанцева, 1975). Данный тип ценопопуляций скорее отражал важный этап в популяционной жизни видов – прорастание семян и выживание проростков, что чрезвычайно важно для растений, длительное время поддерживающих численность ценопопуляции за счет вегетативного возобновления и размножения. Для земляники и седмичника в условиях лесного сообщества процессы образования и прорастания семян разобщены в пространстве. Оборот поколения приурочен к ценопопуляциям фитоценозов различных стадий сукцессии лесного сообщества. Корректная интерпретация состояния данных видов в сообществе получена на основе изучения структуры ценопопуляций, в пределах которых и осуществлялся жизненный цикл.

У любки двулистной оборот поколения осуществлялся в пределах одной ценопопуляции. Эколого-ценотические факторы в различных группировках сосняка березово-елового разнотравного определяли выживание, рост и развитие особей вида, что способствовало формированию разновозрастных, пространственно разграниченных локусов ценопопуляции. Соотношение растений любки двулистной разных онтогенетических групп в пределах локусов, приуроченных к группировкам фитоценоза, значимо различалось ($\chi^2 = 12.2$; $\nu = 6$; $R = 0.05$). На освещенном участке фитоценоза, где отмечен хорошо развитый травяно-кустарничковый ярус (вершина дюны), ценопопуляционный локус ха-

рактеризовался высокими плотностью и долей растений генеративного периода и отсутствием особей ювенильного онтогенетического состояния. Вероятно, это связано с тем, что прорастание семян любки лимитируется развитым травяно-кустарничковым ярусом (табл. 4, рис. 2).

В то же время особи вида виргинильного онтогенетического состояния и растения генеративного периода не испытывали подобного прессинга. Отмечена положительная связь между числом видов травяно-кустарничкового яруса, встречающихся на трансекте, и числом особей любки двулистной вегетативного и средневозрастного генеративного онтогенетических состояний ($r_s = 0.515$; $P = 0.059$). В пределах микрогруппировки фитоценоза (на склоне дюны, местообитание 5.2), где отмечено минимальное число растений травяно-кустарничкового яруса, происходило прорастание семян изучаемого вида. Ценопопуляционный локус характеризовался высоким участием растений генеративного периода (27.8 %) и такой же долей растений ювенильного онтогенетического состояния.

У любки мелкие, пылеобразные семена распространяются даже незначительными воздушными потоками, успешное же прорастание семян обеспечивается наличием гриба-симбионта, низким конкурентным давлением со стороны растений травяно-кустарничкового яруса и растений-средообразователей. От прорастания се-

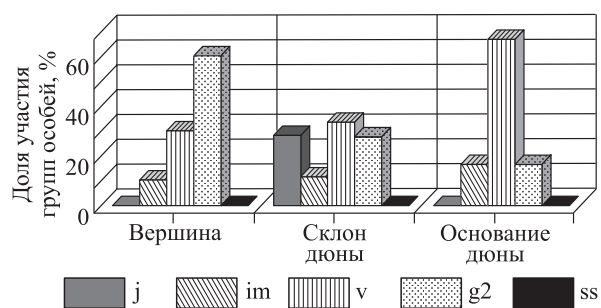


Рис. 2. Изменчивость онтогенетической структуры ценопопуляции любки двулистной в пределах мозаичного фитоценоза. По оси абсцисс – микрогруппировки гетерогенного сосняка березово-елового разнотравного.

мян до перехода растений в генеративный период проходит 6–8 лет (Мамаев и др., 2004). На нарушенном лесном участке за данный временной интервал отмечено восстановление травянистого яруса, который не оказывал негативного влияния на уже существующие растения, но и не способствовал прорастанию вновь образованных семян.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Отдельные этапы жизненного цикла земляники и седмичника приурочены к различным ценопопуляциям. Инвазионно-регрессивный тип ценопопуляции свидетельствовал о возможности выживания проростков и успешном поддержании численности ценопопуляции за счет вегетативного размножения, но не отражал критического состояния популяции в сообществе. Регенерационные ниши земляники лесной и седмичника европейского приурочены к сообществам, характеризующимся низкой освещенностью и незначительным конкурентным давлением со стороны растений травяно-кустарничкового яруса, что наблюдалось в фитоценозах климаксовых стадий.

Изменчивость пространственно-онтогенетической структуры ценопопуляции любки двулистной и особенность жизненного цикла определялись динамическими процессами растительного сообщества, в пределах которого существовал вид. Происходящее в пределах ценопопуляционных локусов образование семян и успешное выживание проростков пространственно разобщены, что можно рассматривать в качестве важной жизненной стратегии, позволяющей виду сохраняться на освоенном участке пространства, снижая конкуренцию между особями различных онтогенетических состояний в процессе жизненного цикла.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

База данных «Флора сосудистых растений Центральной России». Объединенный центр вычислительной биологии и биоинформатики. Пушино: Ин-т математических проблем биологии РАН, 2001–2015. <http://www.jcbi.ru/eco1/>
 Восточноевропейские леса: история в голоцене и современность / Под ред. О. В. Смирновой. М., 2004. Кн. 1. 479 с.; кн. 2. 575 с.
 Глотов Н. В. Об оценке параметров возрастной структуры популяций растений // Жизнь популяций в гетерогенной среде. Йошкар-Ола: Периодика Марий Эл, 1998. Ч. 1. С. 146–149.

Глотов Н. В., Животовский Л. А., Хованов Н. В., Хромов-Борисов Н. Н. Биометрия. Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1982. 264 с.
 Голубев В. Н. К онтогенезу седмичника *T. europaea* и о некоторых закономерностях развития корневищ травянистых растений // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1956. Т. 61. Вып. 1. С. 73–76.
 Грейг-Смит П. Количественная экология растений. М.: Мир, 1967. 359 с.
 Грызлова О. В., Вахрамеева М. Г. Седмичник европейский // Биологическая флора Московской области. М.: МГУ, 1990. Вып. 8. С. 198–209.
 Демаков Ю. П. Краткая характеристика природы заповедника // Летопись природы. Йошкар-Ола: ГПЗ «Большая Кокшага», 1994. С. 26–39.
 Животовский Л. А. Онтогенетические состояния, эффективная плотность и классификация популяций растений // Экология. 2001. № 1. С. 3–7.
 Жмылева А. П. Влияние экологических факторов на время зацветания лесных растений средней полосы России: автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.16. М.: Рос. ун-т дружбы народов, 2009. 22 с.
 Жукова Л. А. Популяционная жизнь луговых растений. Йошкар-Ола: РИИК «Ланар», 1995. 225 с.
 Заугольнова Л. Б., Жукова Л. А., Попадюк Р. В. Критическое состояние ценопопуляций растений // Проблемы устойчивости биологических систем. М.: Наука, 1992. С. 51–59.
 Истомина И. И. Квасисенильность и ее роль в жизни древесных растений: автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.05. М.: Моск. пед. гос. ун-т, 1992. 16 с.
 Мамаев С. А., Князев М. С., Куликов П. В., Филиппов Е. Г. Орхидные Урала: систематика, биология, охрана. Екатеринбург: УрО РАН, 2004. 124 с.
 Полянская Т. А. Популяционное разнообразие компонентов травяно-кустарничкового яруса лесных сообществ в национальном парке «Марий Чодра». Йошкар-Ола: ООО «Реклайн», 2006. 156 с.
 Порфирьев В. С. Ландшафтно-ценоотические комплексы // Ботан. журн. 1984. Т. 69. № 3. С. 93–102.
 Примак Р. Основы сохранения биоразнообразия. М.: НУМЦ, 2002. 256 с.
 Работнов Т. А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Тр. БИН АН СССР. Сер. 3. Геоботаника. М.; Л.: Наука, 1950. Вып. 6. С. 7–204.
 Рысин Л. П., Казанцева Т. Н. Метод ценопопуляционного анализа в геоботанических исследованиях // Ботан. журн. 1975. Т. 60. № 2. С. 199–209.

- Скворцова Е. Б., Уланова Н. Г., Басевич В. Ф. Экологическая роль ветровалов. М.: Лесн. пром-сть, 1983. 192 с.
- Тиходеев О. Н., Тиходеева М. Ю. Изменчивость структуры цветка седмичника европейского *Trientalis europaea* L. в природных популяциях // Экология. 2001. № 3. С. 225–230.
- Уранов А. А. Возрастной спектр фитоценопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов // Биол. науки. 1975. № 2. С. 7–34.
- Ценопопуляции растений: основные понятия и структура. М.: Наука, 1976. 217 с.
- Grubb P. J. The maintenance of species-richness in plant communities: the importance of the regeneration niche // Biol. Rev. 1977. V. 52. N. 1. P. 107–145.
- Poorter L. Are species adapted to their regeneration niche, adult niche, or both? // Amer. Naturalist. 2007. V. 169. N. 4. P. 433–442.
- Thompson K., Bakker J. P., Bekker R. M. The soil seed banks of north-west Europe: methodology, density and longevity. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 1997. 276 p.
- Wright S. J. Plant diversity in tropical forests: a review of mechanisms of species coexistence // Oecologia. 2002. V. 130. P. 1–14.

LIFE CYCLE AND REGENERATION NICHES OF HERBACEOUS PLANTS IN FOREST COMMUNITIES

S. A. Dubrovnaya

Kazan (Privolzhsky) Federal University
Kremlyovskaya str., 18, Kazan, Republic of Tatarstan, 420008 Russian Federation

E-mail: sdubrovnaya@inbox.ru

The criterion for steady state species in the community is the possibility of a complete turnover generation. Ontogenetic structure of *Fragaria vesca* and *Trientalis europaea* cenopopulations in phytocenoses of different seral stages of forest community depended on the ecological-coenotic conditions. Cenopopulations of species with a high frequency of individuals of generative period were formed on disturbed forest communities, however, *Frsagaria vesca* and *Trientalis europaea* seedlings in disturbed forest areas were not present. For these species, regeneration niches or microbioloby were the optimal conditions for seed germination and successful completion of the initial stages of ontogenesis, dedicated to the cenopopulations of phytocenoses climax serial stages. In holistic forest communities, species showed strategy type of patients. This allowed the species to be kept on a previously developed site. Invasive-regressive ontogenetic structure of *Frsagaria vesca* and *Trientalis europaea* cenopopulations was formed in climax stages of forest communities. However, this type of ontogenetically structure of cenopopulations reflected the survival of seedlings of species in the community, but did not represent, the tenuous state of the population. The stages of the life cycle of *Fragaria vesca* and *Trientalis europaea* were confined to different cenopopulations, where they developed the necessary conditions for the flow of the hotel stages of ontogenesis. A set of populations, within which is carried out the full turnover of the generation of *Frsagaria vesca* and *Trientalis europaea*, formed a correct idea about the status of the species in the community. In terms of a mosaic of phytocenosis cenopopulation of *Platanthera bifolia* was presented cenopopulations loci. The development of plants within loci differed. A variety of factors in heterogeneous pine forest determined by the separation in space of the processes of formation of seeds and survival of seedlings. This ensured the passage of the life cycle within one cenopopulations and sustainable status of the species.

Keywords: *regeneration niche, life cycle, seed germination, ontogenetic structure, Fragaria vesca, Platanthera bifolia, Trientalis europaea.*

How to cite: Dubrovnaya S. A. Life cycle and regeneration niches of herbaceous plants in forest communities // *Sibirskij Lesnoj Zurnal* (Siberian Journal of Forest Science). 2016. N. 3: 24–33 (in Russian with English abstract).