

УДК 581.55(571.63)

СОСТОЯНИЕ ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ ДЕЛЛИНГЕРИИ ШЕРШАВОЙ
(DOELLINGERIA SCABRA (ASTERACEAE)), АТРАКТИЛОДЕСА
ЯЙЦЕВИДНОГО (ATRACTYLODES OVATA (ASTERACEAE))
И ДЖЕФЕРСОНИИ СОМНИТЕЛЬНОЙ (JEFFERSONIA DUBIA
(BERBERIDACEAE)) В ДУБОВЫХ ЛЕСАХ ЮГА ПРИМОРСКОГО КРАЯ

Е. А. Бисикалова

Аспирант, младший научный сотрудник

Биолого-почвенный институт ДВО РАН

690022, Приморский край, Владивосток, Проспект 100-летия Владивостоку, 159

E-mail: bisikalovae87@mail.ru

Впервые составлены возрастные спектры ценопопуляций видов представляющих три ценогенетические группы дубовых лесов юга Приморского края. В возрастном спектре выделено 4 возрастных состояния.

Ключевые слова: ценопопуляция, онтогенетическая группа, возрастная структура, возрастной спектр.

Key words: coenopopulations, ontogenetic group, age structure, age spectrum.

ВВЕДЕНИЕ

В южной части российского Дальнего Востока (РДВ) дубовые леса являются одной из наиболее распространённых лесных формаций. Уже на протяжении полутора веков изучаются различные аспекты состава, структуры и динамики дубовых лесов [6]. Особое место в спектре рассматриваемых вопросов занимает дискуссия о природе дубовых лесов РДВ: одни исследователи [3,11,13] считают их производной формацией, другие [7,12,16] видят в них коренную формацию, имеющую своеобразную историю формирования [4,6]. Одним из подходов к решению данной проблемы является изучение возрастной структуры ценопопуляций (ЦП) дубравных видов. Анализ

возрастных спектров ЦП позволяет установить оптимальные ценотические условия для развития и воспроизведения растения, при которых обеспечивается непрерывный поток поколений ЦП и вида в целом [15]. Популяционно-онтогенетическое направление основано на представлениях о ЦП как сложной биосистеме, включающей в качестве элементов особи различных возрастных состояний [14,15,17]. Соотношение различных возрастных состояний особей в ЦП даёт представление о способности вида к активному росту и возобновлению в конкретных условиях среды.

Объектом исследования являются травянистые дубравные растения, представители трёх ценогенетических групп: 1) высокое ксеромезофильное разнотравье – *Doellingeria scabra* (Thunb.) Nees.; 2) самобытное для горных дубрав разнотравье – *Atractylodes ovata* (Thunb.) DC.; 3) виды генетически связанные с неморальными предками – *Jeffersonia dubia* (Maxim.) Benth. & Hook. Данные дубравные виды эволюционно связаны с дубовыми лесами РДВ, по сравнению с неморальными растениями более светолюбивы, легче переносят засуху и устойчивы к пожарам [4,10]. Распространение видов данного комплекса на территории юга РДВ связано с миграциями ксерофитных элементов флоры в эпоху плейстоценовой аридизации климата [5,6]. Мезофитизация и потепление в голоцене привели к тому, что большинство засухоустойчивых видов переместилась с зональных местообитаний в рефугиумы, а их большая часть оказалась интегрирована дубняками [8,9].

Цель – оценить состояние возрастной структуры ЦП *Doellingeria scabra*, *Atractylodes ovata* и *Jeffersonia dubia* относящихся к различным ценогенетическим группам трёх типов дубового леса юга Приморского края и определить наиболее благоприятный тип леса для развития данных видов.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Исследование проведено на 94 геоботанических пробных площадях размером 20 x 20 м заложенных на территории ГПЗ «Уссурийский», ГПЗ «Кедровая падь», Горнотаёжной станции ДВО РАН в течение полевых сезонов 2010-2011 гг. Пробные площади закладывались в дубовых лесах трёх типов (I –

разнокустарниково-разнотравный; II - леспедецевый; III - разнотравный), расположенных на склонах южных экспозиций до высоты 270 м над ур. м. Обычными компонентами дубняков являются: *Quercus mongolica* Fisch, *Tilia amurensis* Rupr., *T. mandshurica* Rupr., *Betula davurica* Pall., *Acer mono* Maxim., *A. pseudosiboldianum* (Pax) Kom., *Fraxinus rhynchophylla* Hance и др. Подлесок состоит из *Lespedeza bicolor* Turcz., *Corylus heterophylla* Fisch. ex Trautv., *Rubus crataegifolius* Bunge, *Philadelphus tenuifolius* Rupr. et Maxim. и ряда других кустарников. Встречаются лианы: *Vitis amurensis* Rupr., *Schisandra chinensis* (Turcz.) Baill. Латинские названия растений даны по сводке С.К. Черепанова (1995) [19]. На всех ПП составлялись полные геоботанические описания, определялся полный видовой состав трав, кустарников, деревьев в соответствии со стандартными методиками [21].

На каждой пробной площади для оценки плотности ЦП, т.е. численности особей в ней, было заложено 10 учётных площадок размером 1 x 1 м. Учётные площадки располагались по диагонали пробной площади регулярно, на равном расстоянии друг от друга. На каждой учётной площадке был произведён пересчёт всех надземных побегов каждого вида с отнесением их к соответствующей онтогенетической (возрастной) группе: ювенильная – (j), имматурная – (im), генеративная – (g), сенильная – (s). Онтогенетические группы растений выделены на основании установленного комплекса качественных (мощность корневой системы, наличие отмерших частей корневища, форма листовой пластинки (у *Atractylodes ovata*)) и количественных (число и размер листьев, число побегов) морфологических признаков в соответствии со стандартными методиками, изложенными в работах Т.А. Работнова (1950) и А.А. Уранова (1975) [14,17]. Биометрическую характеристику растений каждой онтогенетической группы составляли на основании измерений 10 – 15 особей. Полученные биометрические показатели обрабатывались статистически: определялось среднее арифметическое и стандартное отклонение. Возрастные спектры ЦП построены по общепринятой

методике [15,17]. Тип ЦП определяли согласно методике разработанной А.А. Урановым и О.В. Смирновой (1969) [18].

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ И ИХ ОБСЛЕДОВАНИЕ

Doellingeria scabra (Asteraceae) – многолетнее травянистое растение до 150 см высоты. Монотипный Восточноазиатский род [1]. Корневище короткое, утолщенное. Стебли прямые, по 1, реже 2, в верхней части разветвленные. Листья сердцевидные, по краю просто или дважды зубчатые, с обеих сторон опушенные, с длинными узко окрыленными черешками. Жилкование листьев сетчатое перисто-нервное. Цветёт в августе.

Ювенильные. В этом возрастном состоянии растения пребывают до 4 лет. Высота до 7 см. Количество листьев 1. Черешок и листовая пластинка с двух сторон слабоопушенные. Корневище, до 2 мм в длину и 1 мм в диаметре с придаточными корнями первого и второго порядка (рис 1, j).

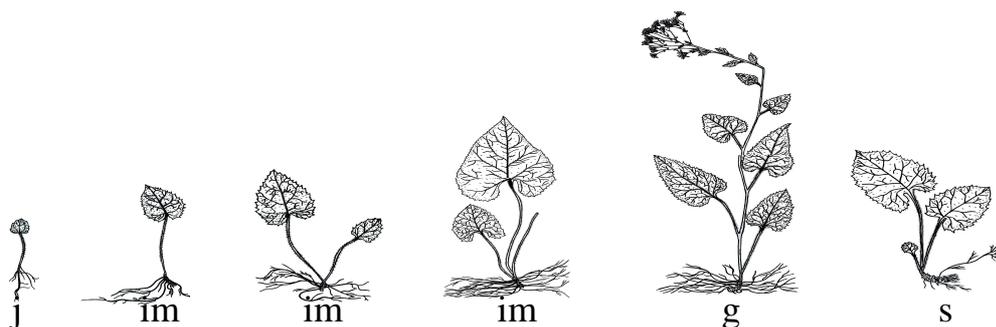


Рисунок 1. Возрастные состояния *Doellingeria scabra*

Имматурные. Высота растений 30 см реже 40 см. Листья по 1-2, узко окрыленные. Черешок и листовая пластинка с двух сторон густоопушенные. Корневище до 5 см длины и 0.7 см в диаметре, со значительным числом придаточных корней (рис 1, im).

Генеративные. Высота растений достигает 150 см. Количество стеблевых нижних и верхних листьев до 30. Прикорневые листья сердцевидные, длинночерешковые, до цветения отмирают. Нижние стеблевые листья сердцевидные, 10-25 см длины и 4.5-18 см ширины; верхние листья мельче, яйцевидно-дельтовидные. Длина черешка листа до 19 см. Число цветочных корзинок 25 – 30. Стебель неопушенный, ребристый. Листья и черешки листьев

густоопушенные. Корневище, короткое, утолщённое с большим количеством придаточных корней первого и второго порядка. Длина корневища до 8 см, диаметр – 0.8 см (рис 1, g).

Таблица 1. Биометрические показатели морфологических признаков разновозрастных особей *Doellingeria scabra* (Thunb.) Nees., *Atractylodes ovata* (Thunb.) DC. и *Jeffersonia dubia* (Maxim.) Benth. & Hook. в дубовых лесах юга Приморского края 2010-2011 гг.

Вид	Признаки (шт, см)	Возрастные состояния			
		j	im	g	s
<i>D. scabra</i>	Высота рас-я	6.75±0.35	25.2±11.6	77.3±27	26.2±8.4
	Кол-во побегов	1.0	1.0	1.0-2.0	1.0
	Кол-во листьев	1.0	2.0	19.0	2.0-3.0
	Дл. корневища	2.5±0.7	2.5±1.6	4.6±1.4	3.4±1.2
	Дл. ниж. лист. пл	1.85±0.2	9.13±4.3	9.4±2.2	14.3±3.6
	Шир. ниж. лист. пл.	1.6±0.2	7.5±4.3	6.7±2.3	6.7±2.8
	Дл. верх. лист. пл.	–	–	3.2±1.5	–
	Шир. верх. лист. пл.	–	–	1.6±0.8	–
	Число соцветий	–	–	14.8±6.8	–
<i>A. ovata</i>	Высота рас-я	3.7±0.4	15.38±2.3	54.79±11.3	22±2.1
	Кол-во побегов	1.0	1.0	1.0-2.0	1.0
	Кол-во листьев	1.0-2.0	1.0-4.0	16.0	4.0
	Дл. корневища	0.25±0.5	1.8±0.9	9.39±4.4	8±1.4
	Дл. лист. пл.	1.8±0.3	7.63±1.7	8.92±1.2	8.2±0.6
	Шир. лист. пл.	1.5±0.6	3.9±0.6	8.58±1.4	5±0.7
	Число соцветий	–	–	2.37±1.3	–
<i>J. dubia</i>	Высота рас-я	6.5±2.1	15.3±0.4	23.3±5.03	20.1±0.5
	Кол-во листьев	1.0	3.0	7.0	3.0
	Дл. черешка листа	13.5±0.3	10.9±1.7	13.6±5.01	14.3±1.9
	Дл. лист. пл.	1.5±0.1	2.5±0.6	4.4±1.08	4±1
	Шир. лист. пл.	2.7±0.3	4.3±0.9	8.5±1.8	8.6±1.9
	Дл. корневища	5.5±2.8	7.5±0.7	11.3±6.1	9.8±2.3
	Число цветков	–	–	2±1.4	–

Примечание: j – ювенильные; im – имматурные; g – генеративные; s – сенильные.

Сенильные. Высота до 37 см. Количество листьев 1 – 3. Корневище разрушается, придаточных корней мало (рис 1, s; табл. 1).

Анализ возрастных спектров ЦП *D. scabra* (рис 3, а) показал, что во всех случаях онтогенез был неполночленным, одновершинным с пиком в группе особей имматурного онтогенетического состояния, что свидетельствует о пополнении особей прегенеративного онтогенетического периода семенным путём. В разнокустарниково-разнотравном дубняке не отмечены генеративные особи. Группа сенильных особей во всех типах леса отсутствует. Среднее количество особей на учётную площадку имеет низкое значение > 1 во всех возрастных состояниях и типах леса. ЦП *D. scabra* в леспедцево-разнотравном дубняке относится к нормальному (молодому) типу, а в разнокустарниково-разнотравном дубняке к инвазионному типу.

Atractylodes ovata (Asteraceae) – многолетнее травянистое растение, достигает 80 см высоты. Корневище короткое, узловатое. Стебли прямые, по 1–2, в основании окружены бурими прикорневыми влагалищными чешуевидными листьями. Листья очередные, черешковые, жесткие, кожистые, по краю щетинисто-пильчатые. Жилкование листьев сетчатое перисто-нервное. Цветочные корзинки одиночные, окружены зелёной многорядной обёрткой листьев. Семена мелкие. Цветёт в августе.



Рисунок 2. Возрастные состояния *Atractylodes ovata*

Ювенильные. В этом возрастном состоянии особи пребывают в течении 1-2 лет. Высота растения 3-4 см. Количество листьев 1-2. Корневище ортотропное, короткое до 1 см с 2-5 придаточными корнями первого и второго порядка (рис 2, j).

Имматурные. Переход в имматурное состояние характеризуется началом формирования клубнеобразного корневища. В этом возрастном состоянии растение пребывает 2-3 года. Высота растения до 25 см. Количество листьев 1-

4. Ортотропное корневище до 5 см в длину. Клубнеобразное корневище округлой формы до 1 см в диаметре со значительным числом придаточных корней (рис 2, im).

Генеративные. Высота растения достигает 80 см. Клубнеобразное корневище постепенно развивается в плагиотропное, узловатое корневище с большим количеством придаточных корней. Стебель слегка опушённый, ребристый. Количество стеблевых листьев до 20. Нижние и средние листья тройчатые, верхние листья цельные к верхушке стебля уменьшаются, обильно окружают цветочную корзинку. Число соцветий 1-5 (рис 2, g).

Сенильные. Процессы отмирания усиливаются и начинают преобладать над процессами нарастания. Надземная часть особи похожа на особи имматурного состояния. Высота растения до 40 см. Количество листьев 4. Корневище разрушается (рис 2, s; табл. 1) [2].

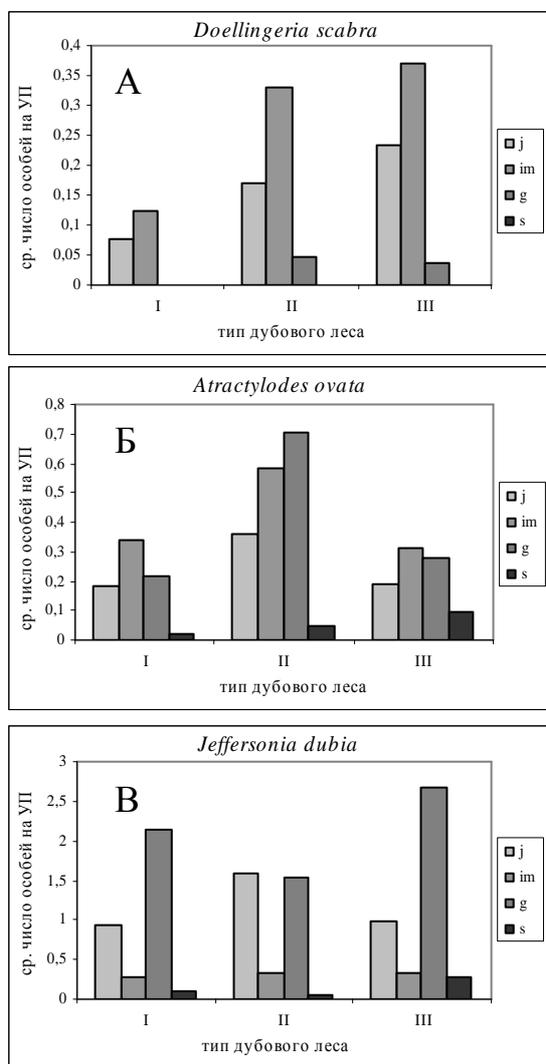


Рисунок 3. Возрастные спектры ценопопуляций растений в трёх типах дубового леса: I – разнокустарничково-разнотравный, II – леспедцевый, III – разнотравный.

Возрастные спектры ЦП *A. ovata* (рис 3, б) во всех случаях полночленны, одновершинны. В леспедцевом дубняке пик приходится на группу особей генеративного онтогенетического состояния. Показатели среднего числа особей ювенильных и имматурных онтогенетических групп на учётную площадку в этом типе леса имеют большие значения, что говорит о семенном возобновлении вида. В разнокустарничково-разнотравном и разнотравном дубняке пик приходится на группу особей имматурного

онтогенетического состояния, что так же доказывает возобновление популяции семенным путём. Потенциал возобновления в леспедецевом дубняке наивысший. Спектры в трёх типах леса правосторонние. Среднее число особей на учётную площадку > 1 во всех возрастных состояниях и типах леса. Очень низкие значения среднего количества особей на метровой площадке в сенильной онтогенетической группе говорит о том, что многие особи не достигают этого возрастного состояния. ЦП *A. ovata* во всех типах леса относятся к нормальному (зрелому) типу.

Jeffersonia dubia (*Berberidaceae*) – многолетнее травянистое безстебельное растение до 20 см высоты. Монотипный род, эндемичный для Восточноазиатской флористической области [20]. Корневище короткое, горизонтальное, со столонами и многочисленными придаточными корнями. Листья прикорневые, длинночерешковые, собраны пучками, неопушённые, с пальчатым жилкованием. Листовая пластинка почти округлая, с сердцевидным основанием и крупной выемкой на верхушке, по краю неправильно волнистая, на верхушках выступов с мелким остриём. Цветки одиночные, голубые. Цветёт в мае.

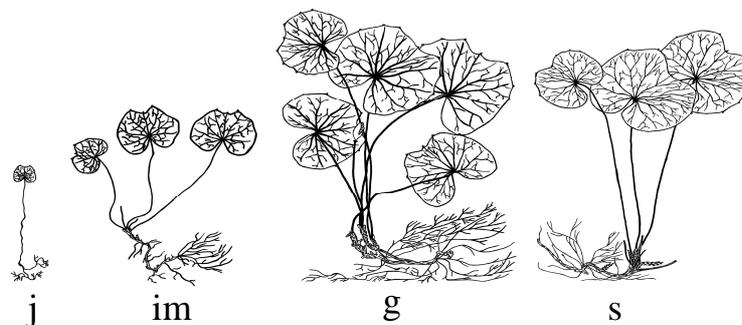


Рисунок 4. Возрастные состояния *Jeffersonia dubia*

Ювенильные. Высота до 7 см. Количество листьев – 1, мелкие. Корневище до 5 см, с небольшим количеством придаточных корней (рис 4, j).

Имматурные. Высота имматурных особей до 15 см. Количество листьев до 3-х. Длина черешка листа 11 см. Длина листовой пластинки 3 см, ширина 5.5 см. Длина корневища до 9 см с большим количеством придаточных корней (рис 4 im).

Генеративные. Растения до 30 см высоты с большим количеством листьев. Длина черешка листа до 20 см, длина листовой пластинки до 5 см, ширина до 9 см. Корневище длинное, со столонами и придаточными корнями первого и второго порядка. Число цветков 1 – 3 (рис 4, g).

Сенильные. Высота до 20 см. Листовые пластинки крупные на длинном черешке. Корневище разрушается. Надземная часть особи похожа на особи генеративного онтогенетического состояния (рис 4, s; табл. 1).

Возрастные спектры ЦП *J. dubia* (рис 3, в) во всех типах леса полночленные, двухвершинные с пиками в группах особей ювенильного и генеративного онтогенетического состояния, что объясняется, видимо, пополнение ювенильной группы семенным, а генеративной – как семенным, так и вегетативным способами. Среднее число особей на УП высокое < 2. *J. Dubia* во всех типах леса относятся к вторичному (ложнозрелому) типу.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Изучив ЦП трёх дубравных видов на территории юга Приморского края обнаружили, что данные растения имеют две стратегии размножения. *D. scabra* и *A. ovata* преимущественно размножаются семенным путём, поэтому частота встречаемости видов меньше, чем у *J. Dubia*, очень хорошо размножающегося как семенным, так и вегетативным путём.

A. ovata в фитосоциологической классификации дубовых лесов имеет статус характерного вида [22], т.к. он был отмечен почти на всех заложенных ПП и входит в состав самой близкой к дубовым лесам ценогенетической группы «самобытное для горных дубрав разнотравье» [10]. Благодаря мощному узловатому корневищу, растение устойчиво к частым в дубовых лесах поздневесенне-раннелетним засухам и к пожарам. Возрастной спектр вида равномерный, одновершинный, что характерно для нормальной (зрелой) ЦП.

D. scabra относящийся к группе «высокое ксеромезофильное разнотравье» ценогенетически связан с высокотравными прериями и суходольными лугами [10]. Это хорошо отображается на возрастных спектрах. В леспедцевом и разнотравном дубняке спектры наиболее полные (нет только

особей относящихся к сенильной онтогенетической группе) и число встречаемых особей на метровой площадке гораздо больше, чем в разнокустарниково-разнотравном дубняке, это наиболее благоприятные типы местообитания для вида. Вероятно, это объясняется экологическими особенностями и флористическим составом данных типов дубового леса.

J. dubia относящийся к группе «виды генетически связанные с неморальными предками» [10] хорошо проходит весь онтогенетический цикл во всех типах дубового леса, как видно на возрастных спектрах (рис 2, в), но на многих исследованных ПП вид не был отмечен, особенно в леспедецевом дубняке.

Леспедецевый дубняк является центральным типом дубовых лесов, т.к. развивается после пожаров на зональных местообитаниях в пределах зоны умеренной листопадной растительности. В нём практически не отмечено представителей неморальной флоры. Именно в леспедецевом дубняке потенциал возобновления у всех трёх изучаемых видов наивысший.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Баркалов В.Ю., Коробков А.А., Цвелёв Н.Н. Семейство Астровые (сложноцветные) – *Asteraceae* Dumort. // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. – СПб: Наука. Т. 6, 1992. С. 249.
2. Бисикалова Е.А. Онтогенез и возрастная структура ценопопуляций *Atractylodes ovata* (*Asteraceae*) в дубовых лесах юга Приморского края // Мат. межд. конф. Изучение и сохранение естественных ландшафтов. 2011. С. 90-95.
3. Васильев В.Н. Растительный покров Малого Хингана. – Тр. ДВФ СО АН СССР. Сер. бот. Т. 2, 1937. С. 103 – 272.
4. Верхолат В.П., Крылов А.Г. Анализ флоры сосудистых растений дубовых лесов южного Сихоте-Алиня – Комаровские чтения. Вып. XXIX. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1982. С. 3 – 22.
5. Верхолат В.П. Ценоэлементы флоры лесов южного Сихоте-Алиня – Исследование и конструирование ландшафтов Дальнего Востока и Сибири (сборник научных работ). Владивосток, 1996. С. 54 – 81.

6. Добрынин А.П. Дубовые леса российского Дальнего Востока – Тр. Ботанических садов ДВО РАН. Т. 3. Владивосток, 2000. 259 с.
7. Дылис Н.В., Виппер П.Б. Леса западного склона среднего Сихоте-Алиня. М.: Изд-во АН СССР, 1953. 330 с.
8. Коротков К.О. Леса Валдая. М.: Наука, 1991. 160 с.
9. Крестов П.В., Баркалов В.Ю., Омелько А.М., Якубов В.В., Накамура Ю., Сато К. Реликтовые комплексы растительности современных рефугиумов северо-восточной Азии – Комаровские чтения. Вып. LVI. Владивосток, 2009. С. 5 – 63.
10. Крылов А.Г. Жизненные формы лесных фитоценозов. Л.: Наука, 1984. 184 с.
11. Куренцова Г.Э. Монгольский дуб и его участие в фитоценозах бассейна реки Супутинки. – Тр. Горнотаёжн. ст. ДВФ СО АН СССР. Т. 3, 1939. С. 65 – 106.
12. Ливеровский Ю.А., Колесников Б.П. Природа южной половины советского Дальнего Востока. М.: Географгиз, 1949. 382 с.
13. Попов Н.А. Место дубняков в сложении растительного покрова Южного Приморья. – В кн.: Материалы II научной конференции молодых специалистов. Вып. 1. Владивосток: ДВФ СЦ АН СССР, 1961. С. 25 – 30. х
14. Работнов Т.А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах / Т.А. Работнов // Тр. Бот. ин-та АН СССР. Сер. 3: Геоботаника. Вып. 6 – М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1950. С. 7 – 204.
15. Смирнова О.В., Заугольнова О.Б., Топорова Н.А., Фаликов Л.Д. Критерии выделения возрастных состояний и особенности хода онтогенеза у растений различных биоморф // Ценопопуляции растений (основные понятия и структура). М., 1976. 216 с.
16. Сочава В.Б. Элементы растительного покрова Северного Сихоте-Алиня и их взаимоотношения. – Сов. Ботаника. Т. 13. Вып. 1, 1945. С. 14 – 32.
17. Уранов А. А. Возрастной спектр ценопопуляций как функции времени и энергетических волновых процессов / А.А. Уранов // Биол. науки. № 2, 1975. С. 7 – 34.

18. Уранов А.А., Смирнова О.В. Классификация и основные черты развития популяций многолетних растений // Бюл. МОИП, отд. биол., 74, вып. 1, 1969. С 119 – 134.
19. Черепанов С.К. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб., 1995. 992 с.
20. Харкевич С.С. Семейство Барбарисовые – *Berberidaceae* Juss // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. – Л.: Наука. Т. 2, 1987. С. 445.
21. Юнатов А.А. Типы и содержание геоботанических исследований. Выбор пробных площадей и заложение экологических профилей. – Полевая геоботаника. Т. 3. М. — Л., Изд-во АН СССР, 1964. С. 9 — 36.
22. Krestov P.V., Jong-Suk Song, Yukito Nakamura, Verkholat V.P. A phytosociological survey of the deciduous temperate forests of mainland Northeast Asia // *Phytocoenologia* 36(1). Berlin-Stuttgart. 20, 2006. P 77 – 150.