

Структура ценопопуляций *Centaurea sumensis* Kalen. на северо-восточной границе ареала

© 2016. Н. И. Шишкина, аспирант, Н. П. Савиных, д. б. н., профессор,
Вятский государственный университет,
610000, Россия, г. Киров, ул. Московская, д. 36,
e-mail: nataliashishkina@rambler.ru, savva_09@mail.ru

С позиций популяционно-онтогенетического и биоморфологического подходов изучен на северо-восточной границе распространения охраняемый во многих регионах России *Centaurea sumensis* Kalen. Исследованы особенности ценопопуляций в контроле и на трёх модельных площадках, различных по степени освещённости: на вершине дюны после вырубке леса, в лесу и в лесопосадках 10–15-летнего возраста. Ценопопуляции оценены по соотношению индексов возрастности и эффективности, по эффективности самоподдержания согласно индексам восстановления и замещения. Определены распределение особей в ценопопуляции, экологическая плотность, возрастные спектры и тип ценопопуляций. Показаны разное состояние особей в пределах всех участков, дуализм их жизненных стратегий в зависимости от степени освещения: эксплерент на свету и специализированный пациент при низком освещении в лесу и лесопосадках. Установлены разные возрастные спектры и типы ценопопуляций: инвазионная полночленная молодая в контроле, на вырубке – нормальная неполночленная зреющая, в лесу – инвазионно-регрессивная неполночленная молодая и регрессивная неполночленная старая в лесопосадках. Предложено для сохранения *C. sumensis* на северо-восточной границе ареала содействие естественному семенному возобновлению этого вегетативно-неподвижного моноцентрического растения в виде своевременных прочисток и осветления лесопосадок и санитарно-выборочных рубок в сформированных сосняках.

Ключевые слова: *Centaurea sumensis* Kalen., редкий вид, популяционная биология, ценопопуляция, жизненные стратегии, сохранение биоразнообразия.

Coenopopulation structure of *Centaurea sumensis* Kalen. on the northeastern boundary of its areal

N. I. Shishkina, N. P. Savinykh,
Vyatka State University,
36 Moskovskaya St., Kirov, Russia, 610000,
e-mail: nataliashishkina@rambler.ru, savva_09@mail.ru

From the standpoint of population-ontogenetic and biomorphological approaches *Centaurea sumensis* Kalen., protected in many regions of Russia in the north-eastern boundary of its areal, was studied. Coenopopulation features was studied in control – in the areas of herbaceous vegetation under transmission lines in the pine forests, as close as possible under the terms of habitat to its natural habitat plants, and in three model areas with different degrees of illumination: at the top of the dunes, after logging in the forest and forest plantations 10–15 years of age. Coenopopulations evaluated by correlation between the age and efficiency indices, by efficiency of self-sustaining according to recovery and replacement indices. Determined the distribution of individuals in populations, ecological density, age range and type of coenopopulation. Established different states of individuals within all areas, the dualism of their life strategies, depending on the illumination degree. In the control area coenopopulation was invasive, complete (consists of individuals of all ages), young, with environmental density of 1.42, with a population estimate of 4 points, bimodal/centered age spectrum and diffuse arrangement of individuals; life strategy of individuals - explerent. On dune coenopopulation is normal, maturing, not complete, with ecological density of 2.9, number of evaluation of 3 points, with left-side age range of the diffuse location of individuals; life strategy of individuals – explerent. In the forest coenopopulation is invasive-regressive, young, not complete, with an ecological density of 0.85, the number of evaluation of 2 points, with a bimodal age range, group location of individuals; life strategy of individuals – a specialized patient's. In plantations coenopopulation is not complete, regressive, old, with environmental density of 0.7, with a population estimate of 2 points, a fragmented age range and location of the group of individuals; life strategy of individuals – a specialized patient's samples. To save *C. sumensis* in the north-eastern boundary of its areal offered to assist the natural seed regeneration of vegetative monocentric stationary plants in the form of timely tassel and clarification of forest plantations and sanitary selective cutting in mature pine forests.

Keywords: *Centaurea sumensis* Kalen., a rare species, population biology, coenopopulation, life strategies, the preservation of biodiversity.

Сохранение редких и охраняемых видов является одной из главных задач биологической науки. Для осознания состояния вида растений в пределах конкретной территории необходимо знание биоморфологии особей, численности, возрастного спектра и особенностей пространственной структуры ценопопуляций. В совокупности эти данные позволяют оценить наследственный адаптивный потенциал и конкурентоспособность растения, особенности взаимодействия особей с условиями среды.

Василёк сумской – *Centaurea sumensis* Kalen. – внесён в Красную книгу Среднего Урала, охраняется в Кировской области со статусом III: редкий вид у северо-восточной границы ареала [1]. Этот степной псаммофит встречается здесь в южных районах в основном в сосновых лесах на песках.

Целью исследования стало изучение структуры ценопопуляции *C. sumensis* для оценки устойчивости этого вида и разработки мероприятий по сохранению его в пределах северо-восточной части ареала.

Материал и методы исследования

По шкалам [2] *C. sumensis* – светолюбивый гелиофит открытых пространств, псаммофит, мезотроф. Это – поликарпическое (многократно плодоносящее) многолетнее травянистое моноцентрическое стержнекорневое растение с двумя типами специализированных побегов: розеточные вегетативные многолетние n-го порядка с разными по степени расчленения листовой пластинки простыми листьями и его боковые однолетние вегетативно-генеративные. В зависимости от условий обитания, особенно освещённости, особи *C. sumensis* имеют разные жизненные стратегии. Как и большинство степных трав, они активно заселяют открытые свободные территории, как типичные эксплеренты, и не живут здесь долго. При затенении и загущении ценозов они существуют в течение многих лет в вегетативном состоянии как специализированные пациенты. При освещении эти растения вновь зацветают, переходя снова к стратегии эксплерентов. В онтогенезе *C. sumensis* в связи с развитием корневых и побеговых систем описаны все известные у растений периоды онтогенеза и 9 онтогенетических состояний [3].

Биоморфологию и пространственную структуру ценопопуляций (ЦП) *C. sumensis* изучили на особо охраняемой природной территории (ООПТ) «Медведский бор» в Нолинском районе Кировской области. Медведский бор является

оконечностью лесного массива, покрывающего боровую террасу р. Вятки на южном склоне Верхосунского поднятия Вятского Увала. Сосновый лес площадью 6921,05 га (55 кварталов) с цепью озёр карстового происхождения расположен на материковых песчаных дюнах, реликтовое сообщество ксеротермической эпохи постледникового времени [4] с многочисленными степными растениями в травяном покрове.

Изучение флоры и растительности Медведского бора в течение последних 15 лет показало почти полное отсутствие *C. sumensis*, как и других степных растений, в составе лесных сообществ, особенно в сосняках с высокой степенью сомкнутости крон. Они встречаются исключительно на антропогенно нарушенных территориях: вдоль лесных дорог, под линиями электропередач, а также на опушках лесов, среди молодых посадок или в местах естественного возобновления сосняков, особенно после лесохозяйственных мероприятий.

Для оценки состояния растений на территории ООПТ были заложены четыре модельных участка: ЦП 1 «Контроль» – на хорошо освещённой территории под линией электропередач в районе п. Медведок; ЦП 2 «Дюна» – на вершине дюны с севера на юг на опушке сосняка можжевельниково-зеленомошникового вдоль линии электропередач; ЦП 3 «Лес» – в сосняке можжевельниково-зеленомошниковом; ЦП 4 «Лесопосадка». Последние три участка расположены в непосредственной близости друг от друга на границе 117 и 118 кварталов Медведского бора. Учётные площадки внутри модельных участков закладывали трансектой шириной 2 м, с площадью в 1 м². В «Контроле» были зафиксированы все особи. В «Лесу» и «Лесопосадке» – на трансекте – от опушки вглубь леса до последнего встреченного растения. На «Дюне» трансекта была заложена в центре ЦП. Поскольку растение охраняемое, изучали биоморфологию особей и определяли их онтогенетическое состояние без изъятия из состава сообщества.

Онтогенетическая структура ЦП изучена в соответствии с классическими методиками [5] и рекомендациями по изучению редких видов [6]. Счётной единицей у прегенеративных, ранних и зрелых генеративных растений принята особь семенного происхождения, у позднегенеративных и постгенеративных – скелетная ось из побеговой системы однодвух порядков ветвления.

Экологическая плотность определена как число особей на единицу обитаемого пространства (число особей на 1 м²).

Возрастные спектры ЦП охарактеризованы в соответствии с представлениями нескольких авторов [7–10]. Для оценки состояния ЦП использовали подходы [11], основанные на соотношении индексов возрастности (Δ – дельта) и эффективности (ω – омега). Индекс возрастности вычисляли по формуле: $\Delta = \sum n_i m_i / \sum n_i$, где n_i – абсолютное число растений i -ого онтогенетического состояния, m_i – возрастность особи, $\sum n_i$ – общее число растений. Индекс эффективности – по формуле: $\omega = \sum n_i e_i / \sum n_i$, где n_i – абсолютное число растений i -ого онтогенетического состояния, e_i – эффективность особи, $\sum n_i$ – общее число растений.

Для характеристики эффективности самоподдержания ЦП использовали предложенные [12] индекс восстановления (I_b) – число потомков на одну генеративную особь в данный момент времени: $I_b = (j+im+v)/(g_1+g_2+g_3)$ и индекс замещения (I_s) – доля взрослой части популяции, которую может заместить подрост или число дочерних особей на одно взрослое растение:

$$I_s = (j+im+v)/(g_1+g_2+g_3+ss+s+sc).$$

Результаты и обсуждение

ЦП 1 «Контроль» расположена в пределах вейниково-разнотравной ассоциации с ракитником русским; проективное покрытие травяно-кустарникового яруса 34%. В составе растительности преобладали *Calamagrostis epigeios* (L.) Roth, *Silene tatarica* (L.) Pers., *Scleranthus annuus* L., *Chamaecytisus ruthenicus* (Fisch. ex Woloszcz.) Klaskova. Всего на 168 м² выявлено и охарактеризовано 240 разновозрастных растений. Экологическая плотность 1,42, численность в баллах – 4. В числе выяв-

ленных особей ювенильных (далее – j) – 12%; имматурных (далее – im) – 22%; виргинильных (далее – v) – 32%; раннегенеративных (далее – g_1) – 0,4%; зрелых генеративных (далее – g_2) – 23%; позднегенеративных (далее – g_3) – 11%; субсенильных (далее – ss) – 2,6%. В этой ЦП преобладают растения прегенеративного периода (j, im, v), зрелые и позднегенеративные особи, поэтому спектр характеризуется как бимодальный (рис. 1). По-видимому, здесь (в оптимальных условиях существования) уже во время первого цветения формируется не один вегетативно-генеративный побег, как обычно у раннегенеративных особей, а больше: как у зрелых генеративных растений. Поэтому большая часть виргинильных особей становятся зрелыми генеративными, «пропуская» таким образом раннегенеративное онтогенетическое состояние. С учётом этого данный возрастной спектр можно считать центрированным, а ЦП оценить, в целом, как успешную. Согласно индексам возрастности ($\Delta = 0,27$) и эффективности ($\omega = 0,49$), эта ЦП молодая. Индекс восстановления – 1,9. Индекс замещения – 1,7 из-за высокой эффективности семенного воспроизведения. Растения существуют в этих условиях согласно жизненной стратегии эксплерент.

Таким образом, контрольная ЦП *C. sumensis* инвазионная полночленная молодая с экологической плотностью 1,42, с оценкой численности в 4 балла, бимодальным /центрированным возрастным спектром и диффузным расположением особей с жизненной стратегией эксплерент.

ЦП 2 «Дюна». В травяном покрове преобладали *Artemisia vulgaris* L., *Sedum telephium* L., *Miloclephium triphyllum*, *Chamaecytisus ruthenicus* (Fisch. ex Woloszcz.) Klaskova. На площади 18 м² было зарегистрировано 52 осо-

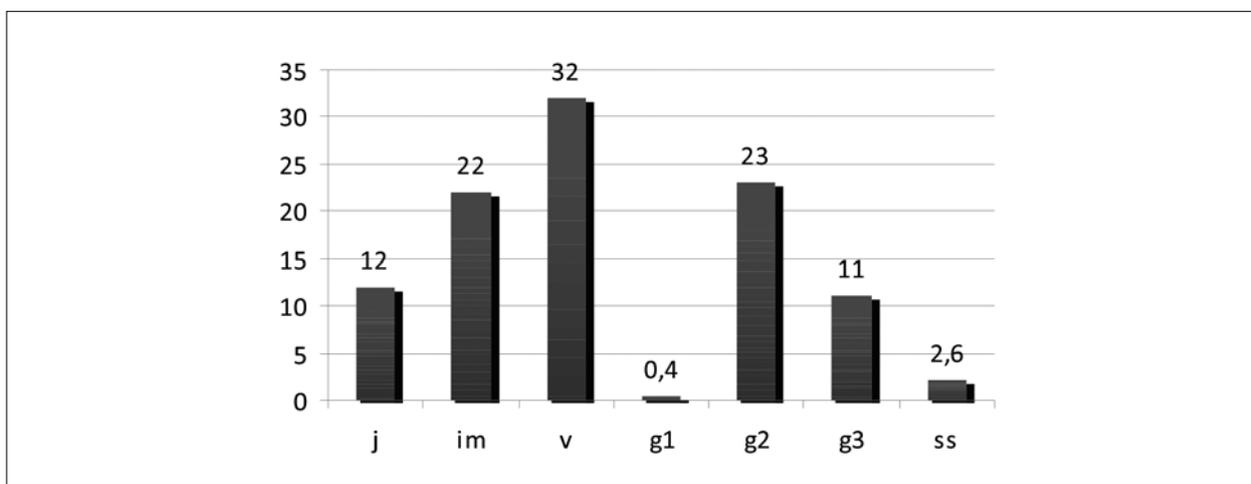


Рис. 1. Возрастной спектр ценопопуляции 1 «Контроль»

би, что оценивается в 3 балла. Экологическая плотность составила 2,9. Среди выявленных особей $j - 4\%$, $im - 29\%$, $v - 21\%$, $g_1 - 25\%$, $g_2 - 11\%$, $g_3 - 10\%$ (рис. 2). ЦП нормальная, но неполночленная, так как отсутствуют особи постгенеративного периода; прегенеративных особей 54%, генеративных – 46%. Вданном сообществе онтогенез особей *C. sumensis* типичен для оптимальных условий: с неполночленным (сокращённым) типом онтогенеза при завершении его в позднегенеративном онтогенетическом состоянии, когда особи цветут и плодоносят до конца жизни. Возрастной спектр левосторонний с небольшим преобладанием особей прегенеративного онтогенетического состояния. Согласно индексам возрастности и эффективности ($\Delta = 0,22$; $\omega = 0,65$), ЦП зреющая: основная часть её возрастного распределения находится в центральной части спектра. В ценопопуляции нет особей постгенеративного периода, поэтому индекс восстановления и индекс старения равны и составляют 1,17.

Таким образом, ЦП *C. sumensis* в этих условиях нормальная неполночленная зреющая с экологической плотностью 2,9, оценкой численности в 3 балла, с левосторонним возрастным спектром и диффузным расположением особей с жизненной стратегией эксплерент.

ЦПЗ «Лес» расположена в 35–45-летнем сосняке можжевельниково-зеленомошниковом. Освещённость территории – 65%. Сомкнутость крон деревьев составляет 0,4. Подрост представлен *Pinus sylvestris*. В подлеске отмечены *Juniperus communis* L., *Sorbus aucuparia* L., *Quercus robur* L., *Picea abies* (L.). Проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса из 11 видов растений 20%. В нём преобладали *Antennaria dioica* (L.) и *Vaccinium vitis-idaea* L. Общее проективное покрытие мохово-лишай-

никового покрова 55%. Растения *C. sumensis* не заходят вглубь леса далее 10 м в местах разрывов крон. На площади в 20 м² зарегистрировано 17 особей, что оценивается в 2 балла. Экологическая плотность составила 0,85. В спектре онтогенетических состояний особей $im - 6\%$, $v - 76\%$ и $s - 18\%$. Неполночленность спектра обусловлена отсутствием цветущих особей. Возрастной спектр данной ценопопуляции левосторонний (рис. 3) с абсолютным максимумом у прегенеративных (82%) особей с разным календарным возрастом. Согласно индексам возрастности и эффективности ($\Delta = 0,29$; $\omega = 0,36$), ЦП молодая, поскольку основная часть её возрастного распределения сосредоточена в начальной части спектра. Индекс восстановления равен 0 из-за отсутствия генеративных особей, индекс замещения (с учётом сенильных растений) – 4,67. В этих условиях проявляется патентность *C. sumensis*: длительная задержка особей в вегетативном состоянии, возникающая за счёт недостаточного освещения и развитого травяно-мохового покрова, затрудняющего развитие особей. Наличие множества виргинильных растений в составе этой ЦП свидетельствует о возможности развития её в будущем двумя путями: 1) при осветлении она перейдет в зреющую; 2) при сохранении условий освещения без осветления – в регрессивную.

Таким образом, эта ЦП *C. sumensis* инвазионно-регрессивная неполночленная молодая с экологической плотностью 0,85, оценкой численности в 2 балла, с бимодальным возрастным спектром, групповым расположением особей с жизненной стратегией специализированный пациент.

ЦП 4 «Лесопосадки» расположена в 10-15 летнем сосняке можжевельниково-зе-

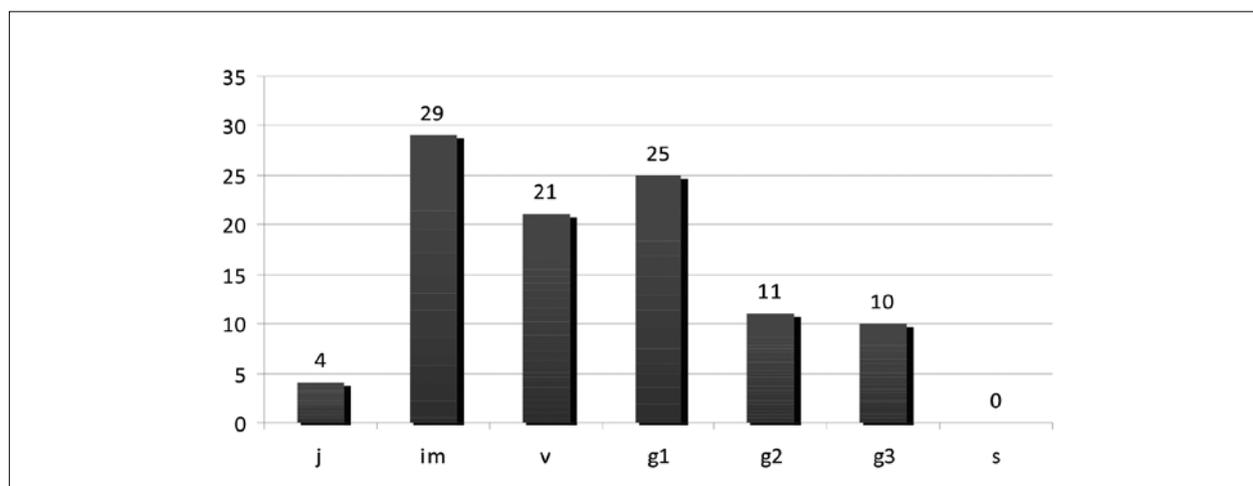


Рис. 2. Возрастной спектр ценопопуляции 2 «Дюна»

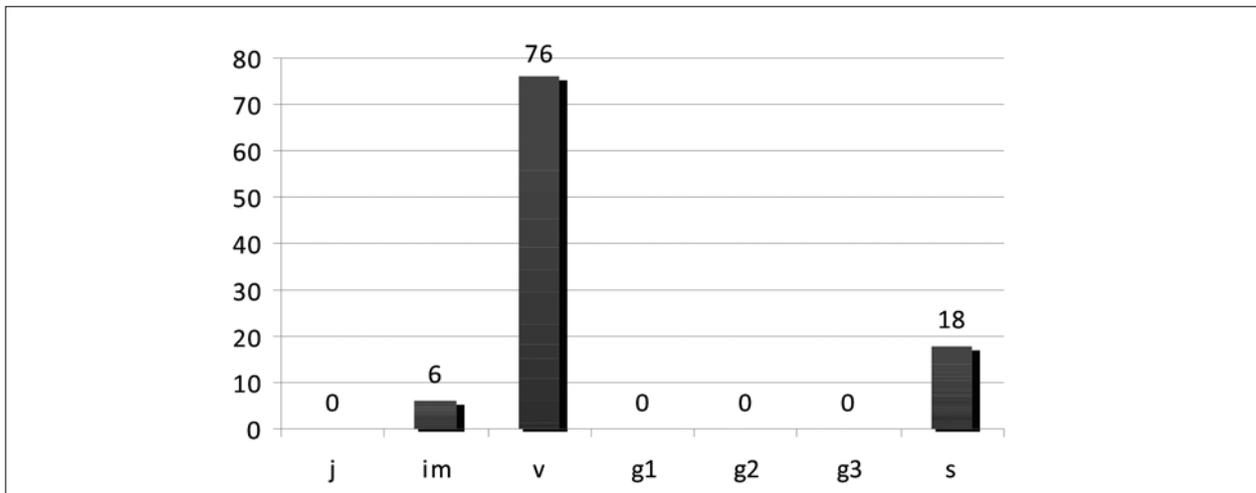


Рис. 3. Возрастной спектр ценопопуляции 3 «Лес»

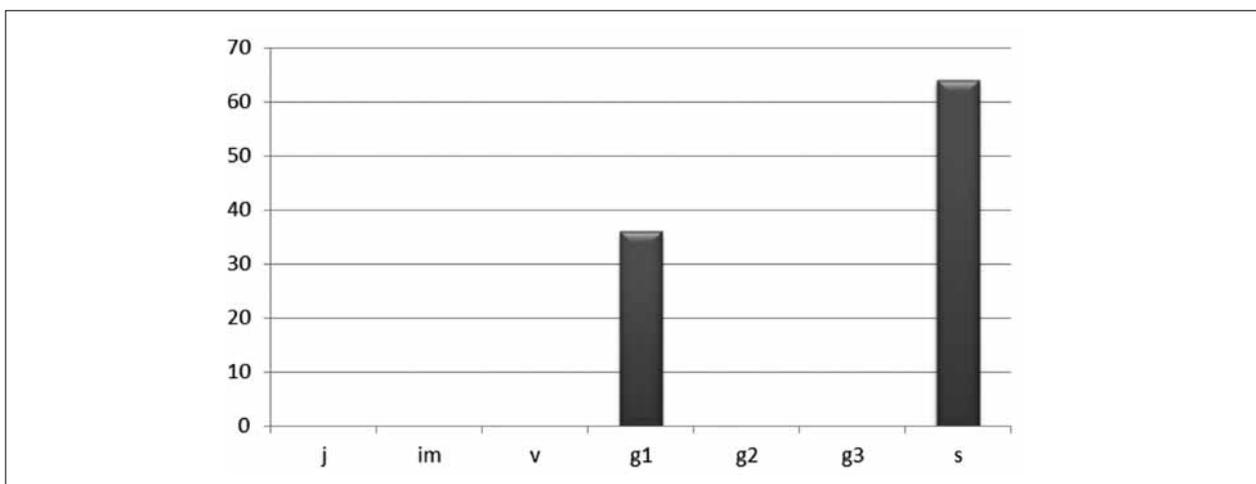


Рис. 4. Возрастной спектр ценопопуляции 4 «Лесопосадки»

леномошниковом. Освещённость территории 30%. Сомкнутость крон 0,7. В подлеске присутствует *Sorbus aucuparia* L. Проективное покрытие травяно-кустарникового яруса составило 15%. Общее покрытие лишайникового покрова 65%. На площадке в 20 м² зарегистрировано 14 особей *C. sumensis*, что соответствует оценке численности в 2 балла. 64% особей находятся в сенильном онтогенетическом состоянии, 36% в генеративном (рис. 4). Эти особи располагаются у края лесопосадки. Все особи в глубине лесопосадки сенильные. Все генеративные растения (определены по строению листовой пластинки) временно не цветущие. Экологическая плотность этой ЦП – 0,7. Возрастной спектр правосторонний с преобладанием сенильных растений. По классификации «дельта – омега» эта популяция старая ($\Delta = 0,71$, $\omega = 0,39$). Индекс восстановления и индекс замещения равны 0, так как в ЦП нет прегенеративных особей.

Таким образом, эта ЦП *C. sumensis* регрессивная неполночленная старая с экологической плотностью 0,7, с оценкой численности в 2 балла, с фрагментарным возрастным спектром и групповым расположением особей. По-видимому, в связи с уменьшением освещённости по мере развития сосны особи *C. sumensis* принимают жизненную стратегию специализированного пациента. Судьба таких растений так же, как в лесу, будет зависеть от степени освещения.

Заключение

На северо-восточной границе ареала *C. sumensis* в зависимости от степени освещённости формируются разные по возрастному составу ЦП. Полночленные инвазионные ЦП свойственны освещённым местам среди травянистой растительности на антропогенно нарушенных территориях. Сходные условия

создаются на вырубках. Здесь среди травянистой растительности восстанавливается типичный возрастной спектр нормальной полночленной ЦП. При зарастании антропогенно сформированных участков (в лесопосадках) формируются регрессивные ЦП: имеющиеся в её составе особи стареют по мере развития леса и принимают в условиях недостаточной освещённости стратегию специализированных пациентов; внедрение новых особей с опушки леса невозможно из-за низкой освещённости территории. В лесу в инвазионно-регрессивной ЦП параллельно старение имеющихся растений и появление новых особей в результате инвазии с края леса. ЦП одновременно и стареет, и восстанавливается, но без достаточного освещения полночленный возрастной спектр не формируется: растения переходят в вегетативное состояние с жизненной стратегией специализированный пациент, пропуская генеративный период развития. Поэтому для сохранения *C. sumensis* на северо-восточной границе ареала необходимо содействие естественному семенному возобновлению этого вегетативно-неподвижного моноцентрического растения в виде своевременных прочисток и осветления лесопосадок, санитарных выборочных и добровольно выборочных рубок в сформированных сосняках.

Литература

1. Красная книга Кировской области: Животные, растения, грибы / Под ред. О.Г. Барановой, Е.П. Лачохи, В.М. Рябова, В.Н. Сотникова, Е.М. Тарасовой, Л.Г. Целищевой. Киров: Кировская областная типография, 2014. 336 с.
2. Цыганов Д.Н. Фитоиндикация экологических режимов в подзоне хвойно-широколиственных лесов. М.: Наука, 1983. 198 с.
3. Савиных Н.П., Шишкина Н.И. Биоморфология *Centaurea sumensis* Kalen. с позиции охраны вида // Вестн. Том. гос. ун-та. Биология. 2016. № 2 (34). С. 69–86.
4. Соловьёв А.Н. Сокровища вятской природы. Киров: Волго-Вятское книжное издательство, 1986. 160 с.
5. Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии) / Под ред. Л.Б. Заугольной, Л.А. Жуковой, И.М. Ермаковой и др. М.: Наука, 1988. 182 с.
6. Денисова Л.В., Никитина С.В., Заугольнова Л.Б. Программа и методика наблюдений за ценопопуляциями видов растений «Красной книги СССР». М.: ВАСХНИЛ, 1986. 34 с.
7. Работнов Т. А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Тр. БИН АН СССР. Сер. 3. Геоботаника. М.-Л., 1950. Вып. 6. С. 7–20.

8. Уранов А.А., Смирнова О.В. Классификация и основные черты развития популяций многолетних растений // Бюл. Моск. общ-ва испытателей природы. Отд. Биол. 1969. Т. 74. Вып. 2. С. 119–134.
9. Рысин Л.П., Казанцева Т.Н. Метод ценопопуляционного анализа в геоботанических исследованиях // Ботанический журнал. 1975. Т. 60. № 2 С. 199–209.
10. Заугольнова Л.Б. Структура популяций семенных растений и проблемы их мониторинга: Автореф. дисс. ... д. биол. н. СПб., 1994. 70 с.
11. Животовский Л. А. Онтогенетические состояния, эффективная плотность и классификация популяций растений // Экология. 2001. № 1. С. 3–7.
12. Жукова Л.А. Популяционная жизнь луговых растений. Йошкар-Ола: РИИК «Ланар», 1995. 224 с.

References

1. Red Data Book of the Kirov Region: Animals, plants, mushrooms / Eds. O.G. Baranova, E.P. Lachoha, V.M. Ryabov, V.N. Sotnikov, E.M. Tarasova, L.G. Tselishcheva. Kirov: Kirovskaya oblastnaya tipografiya, 2014. 336 p. (in Russian).
2. Tsyganov D.N. Phytoindication environmental regimes in the subzone of coniferous and deciduous forests. M.: Nauka. 1983. 198 p. (in Russian).
3. Savinykh N.P., Shishkina N.I. Biomorphology of *Centaurea sumensis* Kalen. from the perspective of the protection of species // Vestn. Tom. gos. un-ta. Biologiya. 2016. № 2 (34). P. 69–86 (in Russian).
4. Solovyev A.N. Soloviev A.N. Treasures of Vyatka nature. Kirov: Volgo-Vyatskoye knizhnoye izdatelstvo, 1986. 160 p. (in Russian).
5. Coenopopulations of plants (essays of population biology) / Eds. L.B. Zaugolnova, L.A. Zhukova, I.M. Ermakova et al. M.: Nauka, 1988. 182 p. (in Russian).
6. Denisova L.V., Nikitin S.V., Zaugolnova L.B. Program and methods of observation of coenopopulations of plants species from «Red Data Book of USSR». M.: VASKhNIL, 1986. 34 p. (in Russian).
7. Rabotnov T.A. Life cycle of perennial herbaceous plants in the meadow coenoses // Tr. BIN AN SSSR. Ser. 3. Geobotanika. M.-L., 1950. V. 6. P. 77–204 (in Russian).
8. Uranov A.A., Smirnova O.V. Classification and main features of perennials populations // Byul. Mosk. obshch-va ispytateley prirody. Otd. Biol. 1969. T. 74. Vyp. 2. P. 119–134 (in Russian).
9. Rysin L.P., Kazantsev T.N. Coenopopulation analysis method in geobotanical studies // Botanicheskiy zhurnal. 1975. V. 60. № 2. P. 199–209 (in Russian).
10. Zaugolnova L.B. Seed plants population structure and problem of its monitoring: Avtoref. diss. ... d. biol. n. SPb., 1994. 70 p. (in Russian).
11. Zhivotovskiy L.A. Developmental state, the effective density and classification of plant populations // Ekologiya. 2001. № 1. P. 3–7 (in Russian).
12. Zhukova L.A. Populational life of meadow plants. Yoshkar-Ola: RIIK «Lanar», 1995. 224 p. (in Russian).