

УДК 582.734.4:574.3

НЕОДНОРОДНОСТЬ ДЕМОГРАФИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЫ ЦЕНОПОПУЛЯЦИИ ЗЕМЛЯНИКИ ЛЕСНОЙ (*FRAGARIA VESCA* L.)

С.А. Дубровная, Н.В. Глотов

В одновозрастном (75 лет) сосняке брусничном за счет неравномерного размещения в пространстве доминантов древесного яруса *Pinus sylvestris* L. и *Betula pendula* Roth., формируется неоднородная фитоценотическая среда, накладывающая отпечаток на пространственную и онтогенетическую структуру ценопопуляции земляники лесной. Показана изменчивость групп особей земляники лесной по плотности, степени контагиозности и возрастным спектрам в разных микрогруппировках фитоценоза.

Одним из направлений популяционной биологии является изучение пространственно-функциональной структуры популяции, особенностей организации демографической и генетической структуры внутривидовых группировок и роли экологических факторов в этом процессе.

Несмотря на то, что ценопопуляция растений – искусственно вычленяемая часть популяции, причем не по собственному признаку, а по принадлежности к территории, соответствующей фитоценозу, ценопопуляция является интенсивно изучаемой внутривидовой единицей в популяционной ботанике [6, 7, 9]. Ценопопуляция как часть популяции (в общебиологическом понимании термина популяция – [12]) в совершенно конкретных, уникальных условиях существования представляет особый интерес, поскольку непосредственно отражает черты приспособленности вида к своеобразным условиям среды. Ценопопуляция – это не только алфавит для фитоценологии [6], но и фундаментальная основа изучения популяционной ботаники. Исследуя свойства и признаки ценопопуляций, мы получаем возможность объяснить процессы формирования популяционной организации вида и растительного покрова.

Детальное изучение структуры ценопопуляции, существующей в пределах конкретного фитоценоза, показывает, что механизм ее устойчивого существования во многом обусловлен характером динамических процессов, протекающих в фитоценозе. Фитоценоз, в пределах которого функционирует ценопопуляция, не является, однако, однородным образованием на всем протяжении. Так, лесные фитоценозы, существующие без ощутимых воздействий со стороны человека в течение многих поколений деревьев, представляет собой сложную мозаику участков

– микрогруппировок, развивающихся асинхронно. Одним из событий, запускающих очередной цикл развития микрогруппировки, может быть гибель дерева, наступившая по разным причинам. Вследствие вывала старых деревьев в разное время и в разных местах лесного массива с годами формируется разновозрастный древостой [8, 11], что обеспечивает устойчивость лесных сообществ. Многими исследованиями было показано, что девственные ельники всегда разновозрастны, возникшие же в ходе деструкции одновозрастные леса со временем опять превращаются в разновозрастные [4]. Ветроломы и ветровалы, наличие разновозрастных микрогруппировок, неупорядоченно размещенных в пространстве, микрорельеф и ряд других факторов повышают разнообразие экологических ниш в пределах фитоценоза. Это приводит не только к увеличению флористического богатства фитоценоза, но и к неравномерному размещению особей ценопопуляции в пределах сообщества, образованию разновозрастных скоплений с несовпадающими ритмами развития [14].

Цель настоящей работы заключается в показе пространственной и онтогенетической неоднородности ценопопуляции земляники лесной (*Fragaria vesca* L.) в одновозрастном сосняке брусничном.

Материал и методика

Исследования проводились на территории Государственного природного заповедника «Большая Кокшага» в 1998 г. (ранее эти материалы рассматривались в связи с обсуждением методики популяционно-демографического сбора материала – [3]). Был выбран участок соснового леса площадью около 900 м² с однородной структурой древостоя и травяно-кустарничкового яруса. Участок расположен на надпойменной террасе реки Большая Кокшага. Участок неровный, встречаются микроповышения и микропонижения. Увлажнение за счет атмосферных осадков. Почвы супесчаные. Анализ геоботанических описаний по шкалам Д.Н. Цыганова показал, что участок характеризуется небогатыми кислыми почвами с небольшим содержанием азота, слабым переменным увлажнением. Сосняк-брусничник 75-летнего возраста (II класс бонитета) представляет собой посадки после пожара 1921 г. Первый ярус образован сосной обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.), березой повислой (*Betula pendula* Roth.), состав древостоя – 10С+Б. Больше разнообразие наблюдается в подлеске – можжевельник обыкновенный (*Juniperus communis* L.) - 60%, дуб черешчатый (*Quercus robur* L.) - 15%, крушина ломкая (*Frangula alnus* Mill.) - 10%, рябина обыкновенная - (*Sorbus aucuparia* L.) - 10%, ель европейская (*Picea abies* L.) - 5%. Доминантами

травяно-кустарничкового яруса являются вейник наземный (*Calamagrostis epigeios* (L.) Roth.), ландыш майский (*Convallaria majalis* L.), брусника (*Vaccinium vitis-idaea* L.). Общее количество видов травяно-кустарничкового яруса составило 34. Произрастают растения бороной, луговой, степной эколого-ценотической групп. Хорошо выражен моховой покров.

Изучена структура древостоя: определен видовой состав деревьев первого яруса, календарный возраст деревьев доминантов, класс бонитета, составлена подробная карта-схема участка с точной привязкой деревьев, отмечалась проекция крон.

В пределах фитоценоза через 2 м были проложены трансекты, вдоль которых регулярно через каждые 3,5 м закладывали учетные площадки размером 0,5×0,5 м. На каждой площадке определяли видовой состав и проективное покрытие видов травяно-кустарничкового яруса, подсчитывали число особей земляники лесной, определяли онтогенетическое состояние каждой особи. Всего было заложено 117 площадок. При этом часть площадок оказалась под кроной сосны, другая – под кроной березы, третья – вне крон (рис. 1).

На основе видового разнообразия растений травяно-кустарничкового яруса, встречающихся на учетных площадках, проективного покрытия видов, особенностей мохового покрова нами были выделены в пределах фитоценоза 4 микрогруппировки (рис. 2).

1. Доминантами являются ландыш майский (*Convallaria majalis* L.), брусника (*Vaccinium vitis-idaea* L.), вейник наземный (*Calamagrostis epigeios* (L.) Roth.), проективное покрытие каждого вида более 20%, разнообразие особей других видов значительное при минимальном проективном покрытии.

2. Доминантами являются ландыш майский, брусника, вейник наземный, их суммарное проективное покрытие составляет 20-30%, особи других видов травяно-кустарничкового яруса представлены единичными экземплярами.

3. Встречаются только ландыш майский, брусника, вейник наземный, суммарное проективное покрытие всех видов не более 10%.

4. Доминантами являются зеленые мхи: *Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt., *Dicranum polysetum* Sw., их суммарное проективное покрытие более 30%.

Поскольку учетные площадки закладывались регулярным способом, и их положение относительно микрогруппировок оказывалось случайным, интересно сопоставить соотношения числа площадок под кроной сосны, под кроной березы и вне крон в разных микрогруппировках.

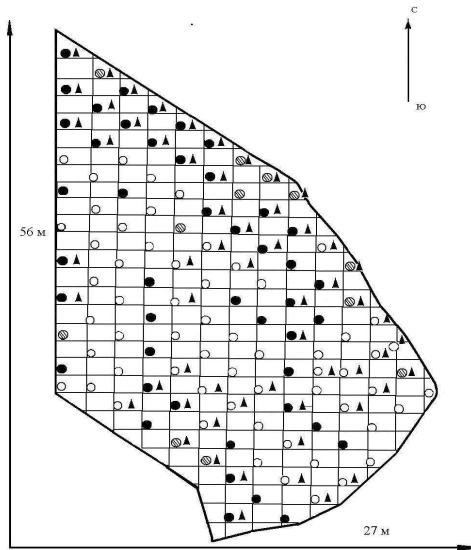


Рис. 1. Схема расположения учетных площадок:

- – под кроной сосны,
- – под кроной березы,
- – вне крон деревьев,
- ▲ – площадки, на которых есть хотя бы одно растение земляники.

В табл. 1 можно видеть, что в микрогруппировке 1 встречаются все три типа площадок. Или можно сказать, что микрогруппировка 1 формируется и под кроной сосны, и под кроной березы, и вне крон. В микрогруппировках 2 и 3 нет площадок под кроной березы. Трудно сказать, эти типы микрогруппировок или вообще не могут формироваться в таких условиях, или их частота относительно мала. Если исходить из объема выборки (всего 47 площадок), то верхняя граница 95%-го доверительного интервала для частоты площадок под кроной березы в этих микрогруппировках равна 7,5%. В микрогруппировке 4 встречаются все три типа площадок. Частоты площадок, занимающих разное положение относительно кроны дерева эдификатора, в разных микрогруппировках различаются статистически значимо ($\chi^2=16,72$; $v=6$; $P=0,0103$). Если рассматривать связь между положением площадки по отношению к кроне дерева эдификатора и характера микрогруппировки, то для таблицы сопряженности 4×3 (табл. 1) максимальный коэффициент сопряженности Павлика для неквадратных таблиц [5] относительно невысок – 0,43.

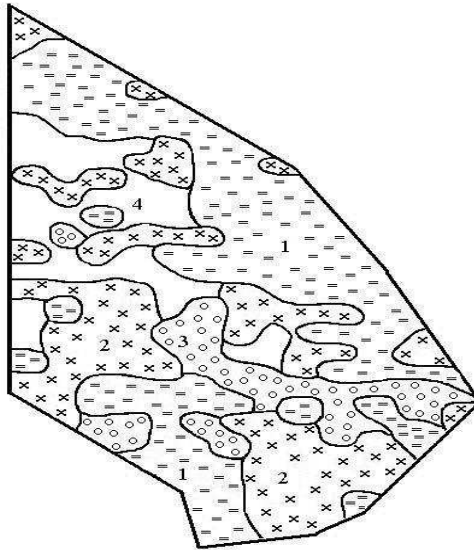


Рис. 2. Схема микрогруппировок в сосняке-брусничном. Цифрами обозначены типы микрогруппировок.

Таблица 1

Расположение площадок земляники лесной относительно проекции кроны деревьев в разных микрогруппировках

Микрогруппировка	Положение площадок по отношению к кроне			Всего
	Под кроной сосны	Под кроной березы	Вне кроны	
1	20	10	26	56
2	23	0	14	37
3	7	0	3	10
4	10	2	2	14
Всего	60	12	45	117

О характере распределения числа особей земляники по площадкам судили с помощью коэффициента дисперсии (отношение дисперсии к среднему) [2], проводили сравнение распределений числа особей по площадкам и онтогенетических спектров (анализ таблиц сопряженности с помощью критерия χ^2 и разложения χ^2 на компоненты [5]), вычисляли показатели демографической структуры ценопопуляции: индекс возрастности Δ А.А. Уранова [13], модифицированный индекс восстановления I_1 и индекс старения I_2 [1].

Результаты и обсуждение

Размещение растений в пределах микрогруппировок и по положению площадок к кронам деревьев эдификаторов показано в табл. 2. Отметим, прежде всего, что за исключением одной особи, все растения земляники лесной находятся в микрогруппировках 1 и 2. В пределах обеих микрогруппировок распределения растений по площадкам однородны (табл. 3). Сравнение между собой распределений четырех микрогруппировок выявляет их резкие различия. Они связаны с разницей микрогруппировок 1, 2 и суммы микрогруппировок 3 и 4 (табл. 3), что отражает плотность растений в разных микрогруппировках: 4,8 в микрогруппировке 1; 1,1 в микрогруппировке 2; 0,04 – среднее для микрогруппировок 3 и 4. То, что на имеющемся материале не выявлено влияние положения площадок в пределах микрогруппировки, еще не означает, что этих разниц нет. Скорее всего, они проявятся при больших объемах выборок. На это указывают результаты дальнейшего анализа. Если в микрогруппировках 1 и 2 сопоставить наблюдаемые числа растений на площадках под кроной сосны, под кроной березы и вне крон с ожидаемыми (в предположении случайного размещения особей по площадкам, т.е. пропорционально числу площадок в соответствующем положении) то очевидно не случайное размещение растений (табл. 4). То же, естественно, обнаруживается в отношении размещения растений по микрогруппировкам (табл. 5).

Групповой (контагиозный) характер размещения особей показывают коэффициенты дисперсии в микрогруппировках 1, 2 и в ценопопуляции в целом (последний столбец табл. 3, $P < 10^{-15}$). Нужно, однако, заметить, что коэффициенты дисперсии 4,3 и 6,8 также различаются между собой статистически очень высоко значимо ($P < 10^{-15}$). Контагиозность обусловлена, разумеется, вегетативным распространением особей земляники лесной, и, по-видимому, эффективность вегетативного распространения в микрогруппировках 1 и 2 разная. Несомненный интерес представляет выяснение причин (фитоценологических, почвенных, освещенности и т. п.) этого различия и того, каким механизмом он обусловлен (разная частота образования «усов», разная выживаемость вновь появляющихся рамет и т.п.).

Онтогенетические спектры разных групп особей земляники лесной приведены в табл. 6. Сравнение пяти распределений (группа в микрогруппировке 3, под кроной сосны содержит всего 1 особь) показывает границу статистической значимости ($\chi^2 = 26,49$; $v = 16$; $P = 0,0475$). Однако в таблице 6 видно, что из пяти распределений выделяется группа земляники из микрогруппировки 1 вне крон: она содержит много (16) субсе-

нильных особей. Разложение общего значения χ^2 на компоненты (эта группа против всех остальных) дает более четкий результат: действительно, группа земляники в микрогруппировке 1, вне крон отличается от всех других статистически значимо – $\chi^2=12,96$; $v=4$; $P=0,0115$, остальные группы между собой не различаются (разность $\chi^2=13,53$; $v=12$; $P=0,33$). Онтогенетические спектры группы особей в микрогруппировке 1, вне крон и совокупности всех остальных особей представлены на рис. 3. Можно видеть, что группа микрогруппировки 1, вне крон отличается большей частотой генеративных и субсенильных особей. По-видимому, в этих условиях среды растения имеют бóльшую возможность переходить к цветению и плодоношению и выживать в субсенильном состоянии. Разумеется, различаются и онтогенетические параметры (табл. 7), при этом разница значений индекса старения I_2 статистически значима ($\chi^2=8,65$; $v=1$; $P=0,003$).

Таблица 3

**Статистический анализ размещения растений земляники лесной
в пределах ценопопуляции**

Анализ	χ^2	v	P
Однородность в пределах микрогруппировки			
1	14,38	10	0,16
2	0,445	2	0,8
Однородность микрогруппировок			
Сравнение микрогруппировок 1,2,3,4	60,61	9	$1,02 \times 10^{-9}$
Сравнение микрогруппировок 1,2 и (3+4)	59,80	6	$4,9 \times 10^{-11}$
Гетерогенность	0,81	3	0,85

Таблица 4

**Распределение растений земляники лесной в зависимости от положения площадки
относительно кроны деревьев эдификаторов**

Микрогруппировка	Положение площадки			χ^2	v	P
	Под кроной сосны	Под кроной березы	Вне крон			
1	60 (96,8)	77 (48,49)	134 (125,8)	31,43	2	$1,5 \times 10^{-7}$
2	19 (26,1)	-	23 (15,9)	5,12	1	0,024

Примечание: приведено наблюдаемое число растений и в скобках ожидаемое при случайном распределении.

Таблица 2

Распределения растений земляники лесной по учетным площадкам 0,5×0,5 м

Микро- группи- ровка	Положение площадки	Число растений на площадке																	Общее число расте- ний	Общее число площа- док	Плот- ность	Коэф- фициент диспер- сии
		0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	15	17	19					
1	Под кро- ной сосны	6	1	7		1	1		1		1	2						60	20	3,0	4,3	
	Под кро- ной березы		1	1		1	2			2		1			1		1	77	10	7,7		
	Вне крон	2	3	3	3	3	3	2	1	1	2			1	1	1		134	26	5,2		
	Всего	8	5	11	3	5	6	2	2	3	3	3		1	2	1	1	271	56	4,8		
2	Под кро- ной сосны	17	2	1								1						19	23	0,83	6,8	
	Вне крон	9	2	1					1					1				23	14	1,6		
	Всего	26	4	3	1				1			1		1				42	37	1,1		
3	Под кро- ной сосны	6	1															1	7	0,14	-	
	Вне крон	3																0	3	0		
	Всего	9	1															1	10	0,10		
4	Под кро- ной сосны	10																0	10	0		
	Под кро- ной березы	2																0	2	0		
	Вне крон	2																0	2	0		
	Всего	14																0	14	0		
Всего		57	10	14	4	5	6	2	3	3	3	4	0	2	2	1	1	314	117	2,7	6,2	

Таблица 5

Распределение растений земляники лесной по микрогруппировкам

Микрогруппировка	1	2	3	4
Наблюдаемое	271	42	1	0
Ожидаемое (при случайном распределении)	150,3	99,3	25,8	37,6

Примечание: $\chi^2=191,46$; $v=3$; $P<10^{-15}$.

Заключение

Популяционный подход в ботанике нередко реализуется как цено-популяционный. В этом есть свои преимущества. Изучаемая совокупность особей определенного вида очерчивается территориально более определенно. Однако при этом возникают две трудности, требующие внимательного рассмотрения. Одна касается методики сбора материала, другая – интерпретации результатов.

Таблица 6

Онтогенетические спектры земляники лесной в разных частях фитоценоза

Микро-группировка	Положение площадки	Онтогенетическое состояние							Всего особей
		j	im	v	g ₁	g ₂	g ₃	ss	
1	Под кроной сосны	6	12	34	1	5	1	1	60
	Под кроной березы	13	14	48				2	77
	Вне крон	12	24	70	4	7	1	16	134
	Всего	31	50	152	5	12	2	19	271
2	Под кроной сосны	4	3	11			1		19
	Вне крон	2	3	15				3	23
	Всего	6	6	26			1	3	42
3	Под кроной сосны			1					1
Всего		37	56	179	5	12	3	22	314

Таблица 7

Популяционно-онтогенетические параметры групп особей земляники лесной

Индекс	Микрогруппировка 1, вне крон	Остальные группы
Δ	0,217	0,136
I_1	0,898	0,954
I_2	0,119	0,034

Обычно исследователь собирает материал, отталкиваясь от интересующего вида растений. Обнаружив целенаправленно или случайно натолкнувшись на участок территории, где произрастает достаточно много особей данного вида, исследователь закладывает (как правило произвольно, на свой вкус) учетные площадки, проводит геоботаниче-

ские описания и собственно демографические исследования – учет численности особей (плотности), их размещения в пространстве, определение онтогенетического состояния, жизнеспособности особей и др. При этом, как правило, не ставится вопрос о площади, занимаемой фитоценозом, его границах, об обеспечении репрезентативной (представительной) выборки из ценопопуляции как неоднородной структурной единицы. Плотность характеризуется средним без анализа вариаций субвыборок (площадок), онтогенетический спектр описывается суммарно по всем площадкам.

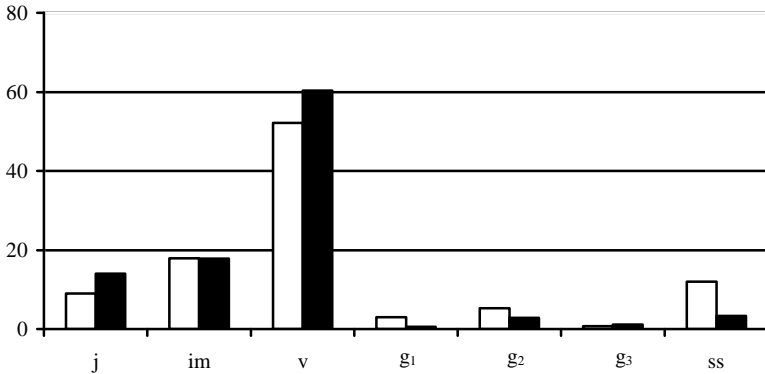


Рис. 3. Возрастные спектры групп земляники лесной: светлые столбики – микрогруппировка 1, вне крон; темные столбики – остальные группы.

Если речь идет, действительно, о *ценопопуляции*, начинать следовало бы с выбора фитоценоза, в пределах которого произрастают особи данного вида. По Б.М. Миркину и др. [10], фитоценоз – это условно ограниченный и однородный (на глаз) контур растительности, часть биоценоза и биогеоценоза. Необходимо, хотя бы в первом приближении, описать фитоценоз, всегда неизбежно в какой-то мере неоднородный. (От популяциониста нельзя требовать подробного исследования фитоценоза, и дело не только в геоботанической квалификации, но прежде всего в большом объеме работ, служащих необходимым «фоном» собственно популяционных исследований; кооперация с другими специалистами очень желательна, но далеко не всегда возможна). Только после этого следует закладывать площадки для популяционных сборов. И анализ данных следует проводить не суммарно, а дифференцированно в соответствии с организацией сбора материала (экспериментальным планом).

Интерпретация результатов ценопопуляционных исследований крайне сложна поскольку ценопопуляция является лишь малой частью популяции в общебиологическом, эволюционном смысле [12]. Эта проблема практически не разработана.

В настоящей работе удалось показать внутреннюю неоднородность ценопопуляции земляники лесной, обусловленную неоднородностью фитоценоза, по фитоценоотическим параметрам. Несомненно, такого рода подход должен быть развит на гораздо более обширных материалах. В случае земляники лесной нужен анализ «субценопопуляционной» структуры в принципиально различающейся фитоценоотической среде (разновозрастный древостой, разные типы леса, опушечные местообитания и т.п.). Такого рода анализ должен быть распространен, конечно, и на растения других жизненных форм.

Авторы благодарят С.А.Денисова и О.П.Ведерникову за помощь в описании древостоя, Н.Н.Адамову за участие в сборе и обработке материала.

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ 06-04-49191а и гранта МарГУ (задание Минобрнауки РФ).

Библиографический список

1. Глотов Н.В. Об оценке параметров возрастной структуры популяций растений // Жизнь популяций в гетерогенной среде. Ч.1. – Йошкар-Ола: Периодика Марий Эл, 1998. С. 146-149.
2. Грейг-Смит П. Количественная экология растений. – М.: Мир, 1967. 359 с.
3. Дубровная С.А., Адамова Н.Н., Ведерникова О.П., Денисов С.А., Станиславский В.В., Глотов Н.В. Оценки демографических параметров ценопопуляции *Fragaria vesca* L. // Жизнь популяций в гетерогенной среде. Ч.1. – Йошкар-Ола: Периодика Марий Эл, 1998. С. 150-154.
4. Дырников С.А. Структура и динамика таежных ельников. – Л.: Наука, 1984. 174 с.
5. Закс Л. Статистическое оценивание. – М.: Статистика, 1976. 598 с.
6. Ипатов В.С., Кирикова Л.А. Ценоэлементы в растительном покрове // Бот. журн. 1986. Т. 71. №5. С. 580-587.
7. Ипатов В.С., Кирикова Л.А. Фитоценология. – СПб.: Изд. С.-Петербург. ун-та, 1997. 316 с.
8. Колбовский Е.Ю. Ландшафтоведение. – М.: Изд. центр «Академия», 2006. 480 с.
9. Корчагин А.А. Внутривидовой (популяционный) состав растительных сообществ и методы его изучения // Полевая геоботаника. Т. 3. – Л.: Изд. АН СССР, 1964. С. 63-131.
10. Миркин Б.М., Розенберг Г.С., Наумова Л.Г. Словарь понятий и терминов современной фитоценологии. – М.: Наука, 1989. 222 с.

11. Скворцова Е.Б., Уланова Н.Г., Басевич В.Ф. Экологическая роль ветровалов. – М.: Лесная промышленность, 1983. 192 с.
12. Тимофеев-Ресовский Н.В., Яблоков А.В., Глотов Н.В. Очерк учения о популяции. – М.: Наука, 1973. 277 с.
13. Уранов А.А. Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов // Биол. науки. 1975. №2. С. 7-34.
14. Ценопопуляции растений. – М.: Наука, 1988. 184 с.

DEMOGRAPHIC STRUCTURE HETEROGENEITY IN A STRAWBERRY CENOPOPULATION (*FRAGARIA VESCA* L.)

S.A. Dubrovnaya, N.V. Glotov

In a cowberry pine forest composed of trees of the same age (75 years), irregular spatial distribution of the dominating overstorey trees (*Pinus sylvestris* L., *Betula pendula* Roth.) forms non-uniform phytocenotic environment, shown to affect features of spatial and ontogenetic structure in a strawberry cenopopulation. The study revealed variability of groups of strawberry plants by indexes of density, contagiousness values and age spectra in different microgroupings within the phytocenosis.