

ОСОБЕННОСТИ СТРУКТУРЫ ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ ВАСИЛЬКА ЛУГОВОГО
(*CENTAUREA JACEA* L.)

© 2012 Н.В. Илюшечкина

Марийский государственный университет

Поступила 15.03.2012

В статье рассмотрена онтогенетическая и виталитетная структура ценопопуляций василька лугового. Показана связь экологических факторов с биоморфологическими и популяционными показателями.

Ключевые слова: популяционная ботаника, онтогенез, экология растений.

В рамках эколого-демографического подхода наиболее существенной признается возрастная (онтогенетическая) дифференциация особей, т. к. она лежит в основе исследований структуры и динамики популяций. Одной из важных задач является выявление биоморфологических и популяционных механизмов, обеспечивающих существование ценопопуляций.

Василек луговой (*Centaurea jacea* L.) – многолетнее травянистое поликарпическое неявиополицентрическое вегетативно-малоподвижное растение, гемикриптофит. Л.П. Рысин, Г.П. Рысина [16] отмечают, что морфоструктура подземных органов этого вида заметно меняется в разных условиях обитания. Поэтому жизненную форму этого вида трактуют по-разному: С.А. Котт [11] – стержнекистекокорневая, Л.П. Рысин, Г.П. Рысина [16] – кистекокорневая короткокорневищная (у растений, обитающих под пологом леса, главный корень не сохраняется), Е.Л. Нухимовский [13] – компактно-ризомная рыхлокустистая, с компактным каудексом.

Василек луговой относится к Европейскому лесному и лесостепному типу ареала [18, 2]. Произрастает василек луговой на лугах, в степях, на опушках, полянах, обочинах дорог, краях полей, склонах, кустарниках, пустырях, вырубках [1, 3, 4]. *C. jacea* – очень пластичный вид. По данным Д.Н. Цыганова [19], занимает участки по увлажнению почв от лугово-степного до влажно-лесолугового; произрастает на почвах от небогатых до богатых. Произрастает на почвах по кислотности – от кислых до нейтральных, по богатству почв азотом – от очень бедных до достаточно обеспеченных азотом, по освещенности – произрастает на открытых и полуткрытых пространствах.

Исследование онтогенеза василька лугового проводили в природных ценопопуляциях (ЦП) на разнотравных лугах Республики Марий Эл. Были исследованы пять ценопопуляций василька лугового, различающихся по видовому богатству и экологическим условиям. Сбор материала проводился в окрестностях д. Коркатово (ЦП 1, ЦП 2, ЦП 4), в окрестностях д. Абдаево у подножия горы памятника природы «Большой Карман-Курык» (ЦП 5), в

г. Йошкар-Ола лесопарке «Сосновая роща» (ЦП 3).

Для каждой особи *C. jacea* определяли онтогенетическое состояние согласно набору критериев, предложенных Т.А. Работновым [15], А.А. Урановым [17]. При изучении экологической характеристики местообитаний ценопопуляций использовали шкалы Д.Н. Цыганова [19]. При анализе онтогенетической структуры рассчитывали следующие характеристики: индекс восстановления (I_6), индекс замещения (I_3) [6], индекс возрастности (Δ) [6, 11], энергетическую эффективность популяции (ω) [5]. Определяли экологическую валентность (EV) и индекс толерантности вида (I_t) [7, 8]. При анализе результатов исследования использовали критерий χ^2 , точный критерий Фишера, однофакторный дисперсионный анализ.

Анализ изученных ценопопуляций позволил рассчитать экологическое пространство вида. По изученным шкалам, границы экологического пространства ценопопуляций василька лугового, не выходят за пределы экологического ареала, кроме шкал переменной увлажненности и увлажненности почв (табл. 1). Наибольшая экологическая валентность вида выявлена по шкале кислотности почв, а наименьшая – по шкале увлажненности почв. Индекс толерантности *C. jacea* по всем десяти шкалам равен 0,55. Рассматриваемый вид относится к мезобионтной группе.

В онтогенезе *C. jacea* нами ранее выделено и описано 3 периода и 10 онтогенетических состояний: семена (se), проростки (p), ювенильные (j), иматурные (im), виргинильные (v), молодые генеративные (g_1), средневозрастные генеративные (g_2), старые генеративные (g_3), субсенильные (ss), сенильные (s) [9, 10, 12, 14].

Изучение онтогенеза *C. jacea* на разнотравных лугах показало следующее. Онтогенез *C. jacea* относится по классификации Л.А. Жуковой [6] к Б-типу, когда онтогенез реализуется в одном поколении особей, есть постгенеративный период и возможна старческая партикуляция. При партикуляции отделившаяся партикула омолаживается незначительно и проходит свой неполный онтогенез. Такие отделившиеся партикулы менее жизнеспособны. Полный онтогенез *C. jacea* может продолжаться, по данным Е.Л. Нухимовского [13], до 30-40 лет. В природных ценопопуляциях преобладают особи генеративного периода в связи с большей продолжительностью этого периода онтогенеза [9].

Илюшечкина Нелли Валентиновна, к.б.н., доцент кафедры ботаники и микологии, e-mail: nellybiol@list.ru

Таблица 1. Характеристика экологического ареала *Centaurea jacea* в ценопопуляциях по шкалам Д.Н. Цыганова [19]

| Экологические шкалы | Диапазон шкалы | Видовая амплитуда экологического ареала | Экологический ареал вида (%) | Амплитуда экологического пространства изученных ЦП | Экологическое пространство изученных ЦП (%) | Экологическая валентность |
|------------------------------|----------------|---|------------------------------|--|---|---------------------------|
| Терморегим климата | 0,0-17,0 | 4,0-12,0 | 47,06 | 5,0-11,0 | 75,00 | 0,47 |
| Континентальность климата | 0,0-15,0 | 3,0-12,0 | 60,00 | 5,0-11,0 | 66,67 | 0,60 |
| Влажность климата | 0,0-15,0 | 5,0-11,0 | 40,00 | 5,0-10,0 | 83,33 | 0,40 |
| Морозность климата | 0,0-15,0 | 6,0-12,0 | 40,00 | 6,0-10,0 | 66,67 | 0,40 |
| Увлажнение почв | 0,0-23,0 | 9,0-17,0 | 34,78 | 7,0-15,0 | 100,00 | 0,35 |
| Солевой режим почв | 0,0-19,0 | 3,0-13,0 | 52,63 | 3,0-11,0 | 80,00 | 0,53 |
| Кислотность почв | 0,0-13,0 | 1,0-13,0 | 92,31 | 5,0-11,0 | 50,00 | 0,92 |
| Богатство почв азотом | 0,0-11,0 | 1,0-9,0 | 72,73 | 3,0-9,0 | 75,00 | 0,73 |
| Переменность увлажнения почв | 0,0-11,0 | 1,0-8,0 | 63,64 | 5,0-9,0 | 57,14 | 0,64 |
| Режим затенения | 0,0-9,0 | 1,0-5,0 | 44,44 | 1,0-5,0 | 100,00 | 0,44 |

В ходе онтогенеза происходит смена онтобиоморф *C. jacea*, обусловленная типом нарастания и интенсивностью ветвления побегов. У *C. jacea* формируются следующие типы онтобиоморф: моноподиальная с одноглавым каудексом или с главным корнем, симподиальная с одноглавым каудексом, симподиальная с двуглавым каудексом, симподиальная с многоглавым каудексом. В прегенеративном периоде преобладает (90 – 100 %) моноподиальная онтобиоморфа с одноглавым каудексом или главным корнем. Этот тип онтобиоморфы может встречаться в генеративном периоде (0,28 – 49,06 %) и отсутствует в постгенеративном периоде. Симподиальная с одноглавым, двуглавым и многоглавым каудексом онтобиоморфа встречается в генеративном и постгенеративном периоде. В виргинильном состоянии встречается симподиальная с двуглавым и многоглавым каудексом онтобиоморфа (3,40 – 6,60 %).

При анализе типов онтобиоморф в разных ценопопуляциях установлено, что во всех ценопопуляциях преобладает симподиальный с одноглавым каудексом тип онтобиоморфы (табл. 2). Исключение составляет ценопопуляция 4, в которой доли особей с моноподиальным и симподиальным типом онтобиоморфы с одноглавым каудексом равны.

При сравнении типов онтобиоморф *C. jacea* в разных ценопопуляциях (точный критерия Фише-

ра) установлено, что по частоте симподиальной с одноглавым каудексом онтобиоморфы различаются все изученные ценопопуляции ($P < 0,01$).

Онтогенетические спектры ценопопуляций (табл. 3) полночленные, за исключением ЦП 2, произрастающей на нейтральной и бедной азотом почве, где отсутствуют особи прегенеративного и постгенеративного периодов. Максимальная доля во всех ЦП на старое генеративное состояние, в ЦП 4 на ювенильное. Онтогенетические спектры изученных ценопопуляций являются одновершинными, кроме ЦП 4, произрастающей при меньшем увлажнении почвы, онтогенетический спектр которой двухвершинный.

Плотность особей василька лугового максимальна на нейтральных и довольно богатых почвах по солевому режиму (табл. 4). Сравнение плотностей особей между ценопопуляциями показало, что различия значимы ($P=0,000033$).

Индексы восстановления и замещения максимальны в ЦП 4 (91,18; 70,99), произрастающей при меньшем увлажнении почвы. Минимальны индексы восстановления и замещения в ЦП 1 (4,39; 4,06), произрастающей на кислой и бедной азотом почве (табл. 4). Коэффициент возрастности максимален в ЦП 3 ($\Delta = 0,69$), произрастающей на нейтральных и довольно богатых почвах по солевому режиму.

Таблица 2. Частота встречаемости онтобиоморф *Centaurea jacea*, %

| № ЦП | Типы онтобиоморф | | | |
|------|--|--------------------------------------|-------------------------------------|---------------------------------------|
| | Моноподиальный с одноглавым каудексом или главным корнем | Симподиальный с одноглавым каудексом | Симподиальный с двуглавым каудексом | Симподиальный с многоглавым каудексом |
| 1 | 23,77 | 45,9 | 18,86 | 11,48 |
| 2 | 7,14 | 47,32 | 27,68 | 17,86 |
| 3 | 12,28 | 72,28 | 12,28 | 3,16 |
| 4 | 43,05 | 43,05 | 6,73 | 7,17 |
| 5 | 8,30 | 73,27 | 12,90 | 5,53 |

Таблица 3. Онтогенетическая структура ценопопуляций *Centaurea jacea*

| № ЦП | Онтогенетические состояния, % | | | | | | | |
|------|-------------------------------|------|------|----------------|----------------|----------------|-------|-------|
| | j | im | v | g ₁ | g ₂ | g ₃ | ss | s |
| 1 | 0,78 | 2,34 | 0,78 | 21,09 | 32,03 | 35,95 | 5,47 | 1,56 |
| 2 | 0 | 0 | 0 | 14,06 | 33,59 | 52,34 | 0 | 0 |
| 3 | 3,44 | 2,41 | 3,09 | 6,19 | 9,62 | 38,14 | 18,90 | 18,21 |
| 4 | 25,00 | 8,04 | 8,04 | 12,94 | 14,73 | 17,86 | 11,16 | 1,78 |
| 5 | 1,83 | 2,74 | 0,46 | 9,13 | 21,92 | 47,49 | 11,41 | 5,02 |

Таблица 4. Характеристики ценопопуляций *Centaurea jacea*

| Популяционные характеристики | | № ценопопуляции | | | | |
|--|------------------|-----------------|-----------|--------|---------------|---------------|
| | | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 |
| Плотность особей на 1 м ² , шт. | | 25,60 | 12,80 | 58,20 | 44,80 | 54,75 |
| Плотность особей по периодам на 1 м ² , шт. | прегенеративный | 1,00 | - | 5,40 | 18,60 | 2,75 |
| | генеративный | 22,80 | 12,80 | 31,20 | 20,40 | 43,00 |
| | постгенеративный | 1,80 | - | 21,60 | 5,80 | 9,00 |
| Iв, % | | 4,39 | - | 16,66 | 91,18 | 6,39 |
| Iз, % | | 4,06 | - | 9,85 | 70,99 | 5,29 |
| Δ | | 0,54 | 0,59 | 0,69 | 0,37 | 0,63 |
| ω | | 0,80 | 0,86 | 0,58 | 0,51 | 0,73 |
| Тип онтогенетического спектра | | одновершинный | | | двухвершинный | одновершинный |
| Тип ценопопуляции | | зрелая | стареющая | старая | переходная | стареющая |

Примечание: Iв – индекс восстановления, Iз – индекс замещения, Δ – индекс возрастности популяции, ω – средняя энергетическая эффективность популяции, или индекс эффективности.

Онтогенетические спектры ценопопуляций *C. jacea* одновершинные и двухвершинные. По классификации “дельта-омега” [5] ценопопуляции *C. jacea* являются зрелыми, стареющими, старыми и переходными. Базовый спектр *C. jacea* одновершинный симметричный, максимум приходится на старое генеративное состояние.

Сравнение онтогенетической структуры ценопопуляций между собой показало, что они статистически значимо различаются ($P < 0,01$). Попарное сравнение онтогенетической структуры ценопопуляций между собой (точный критерий Фишера) также показало, что они статистически значимо различаются ($P < 0,05$).

По виталитетному типу ЦП 1, ЦП 2, ЦП 3 и ЦП 5 являются равновесными (преобладающим баллом жизненности является 2 балл), а ЦП 4 – процветающей, где преобладают особи с 3 баллом жизненности.

Средний балл жизненности особей *C. jacea* в изученных ЦП изменяется от 1,58 до 2,57. Показатели жизненности всей ценопопуляции *C. jacea* (128,8) и максимально возможной жизненности (174,0) имеют максимальные значения для ЦП 3, произрастающей на суходольном разнотравном лугу у березняка на нейтральных и довольно богатых почвах по солевому режиму. Средние баллы жизненности особей *C. jacea* генеративного и постгенеративного периодов максимальны (2,47; 2,69) в ЦП 4, произрастающей на суходольном разнотравном лугу при меньшем увлажнении почвы. Максимальные значения среднего балла жизненности и относительного показателя жизненности (2,57; 0,86) также отмечены в ЦП 4. Жизненность особей

василька лугового в онтогенетических состояниях в разных ценопопуляциях различается ($P < 0,001$).

Таким образом, в ходе онтогенеза *Centaurea jacea* могут формироваться разные варианты онтобиоморф. Формирование разных вариантов онтобиоморф происходит как в пределах одной ценопопуляции, так и в разных эколого-фитоценологических условиях. В разных экологических условиях встречаются переходные, старые, стареющие и зрелые ценопопуляции. По виталитетной структуре ценопопуляции *C. jacea* являются равновесными и процветающими. Наличие максимума в онтогенетических спектрах на особях генеративного периода и их высокая плотность обусловлены наибольшей продолжительностью этого периода онтогенеза, а также особенностью самоподдержания ценопопуляций, когда оно осуществляется семенным путем и неглубоко омоложенными партикулами.

Сочетание разных методологических подходов (биоморфологического, онтогенетического, популяционного) к оценке состояния ценопопуляций травянистых растений может служить основой для интродукции растений, мониторинга природных популяций, охраны редких видов растений в природе, прогнозирования существования особей и популяций в широком спектре экологических условий.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Абрамов Н.В. Конспект флоры Республики Марий Эл. Йошкар-Ола: МарГУ, 1995. 192 с.
2. Абрамов Н.В. Флора Республики Марий Эл: инвентаризация, районирование, охрана и проблемы рационально-

- го использования ее ресурсов. Йошкар-Ола: МарГУ, 2000. 64 с.
3. Алексеев Ю.В., Вехов В.Н., Гапочка Г.П. Травянистые растения СССР. Т. 2. М.: Мысль, 1971. 309 с.
 4. Губанов И. А., Киселёва К. В., Новиков В. С., Тихомиров В. Н. Иллюстрированный определитель растений Средней России. Т. 3: Покрытосеменные (двудольные: раздельнолепестные) М.: Т-во научных изданий КМК, Ин-т технологических исследований, 2004. 520 с.
 5. Животовский Л. А. Онтогенетические состояния, эффективная плотность и классификация популяций растений // Экология. 2001. № 1. С. 3–7.
 6. Жукова Л. А. Популяционная жизнь луговых растений. Йошкар-Ола: РИИК «Ланар», 1995. 224 с.
 7. Жукова Л. А. Биоиндикационные оценки экологического разнообразия растительных сообществ и их компонентов // Принципы и способы сохранения биоразнообразия: Сб. материалов Всерос. научной конференции. Йошкар-Ола. 2004. С. 13–14.
 8. Жукова Л. А., Юскова Т. Сравнительный анализ экологических валентностей и толерантности видов лесных и луговых эколого-ценогических групп (ЭГЦ), входящих в состав фитоценозов Республики Марий-Эл // Принципы и способы сохранения биоразнообразия: Сб. материалов II Всерос. научной конференции. Йошкар-Ола. 2006. С. 158–160.
 9. Илюшечкина Н.В. Онтогенетическая и виталитетная структура ценопопуляций некоторых стержнекорневых и каудексовых травянистых растений // Развитие геоботаники: история и современность: Сборник материалов Всероссийской конференции. СПб., 2011. С. 47–48.
 10. Илюшечкина Н.В., Найда Н.М. Онтогенетические исследования *Centaurea jacea* L. // Известия СПбГАУ, вып. 21, 2010. С. 29–34.
 11. Котт С.А. Новое в биологии василька лугового // Ботан. журн. 1962. Т. 47, № 5. С. 678–681.
 12. Мочалова А.В., Илюшечкина Н.В. Возрастно-виталитетная структура ценопопуляций василька лугового (*Centaurea jacea* L.) и пупавки красильной (*Achthemis tinctoria* L.) // Актуальные проблемы экологии, биологии и химии: материалы Всероссийской конференции. Йошкар-Ола, 2010. С. 202–205.
 13. Нухимовский Е.Л. Основы биоморфологии семенных растений. Габитус и формы роста в организации биоморф. М.: Оверлей, 2002. Т.2. 859 с.
 14. Перескокова С.В., Мочалова А.В., Илюшечкина Н.В. Поливариантность онтогенеза василька лугового (*Centaurea jacea* L.) // Актуальные проблемы экологии, биологии и химии: материалы Всероссийской конференции. Йошкар-Ола, 2010. С. 209–211.
 15. Работнов Т. А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Тр. Бот. ин-та АН СССР. Сер. 3: Геоботаника. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1950. Вып. 6. С. 179–196.
 16. Рысин Л.П., Рысина Г.П. Морфоструктура подземных органов лесных травянистых растений. М.: Наука, 1987. 208 с.
 17. Уранов А. А. Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов // Биологические науки. 1975. № 2. С.7–34.
 18. Флора СССР. Т. 28. М. Л., 1963. 734 с.
 19. Цыганов Д.Н. Фитоиндикация экологических режимов в подзоне хвойно-широколиственных лесов. М.: Наука, 1983. 197 с.

FEATURES OF FRAME TSENOPOPULJATSY OF THE KNAPWEED MEADOW (*CENTAUREA JACEA* L.)

© 2012 N.V. Iljushchikina

Mari state university

In article the frame population a knapweed meadow is considered ontogenetic and zoetic. Communication of ecological factors with biomorphological and population parameters is shown.

Key words: population phytology, an ontogenesis, plant ecology.