МОСКОВСКИЙ ОРДЕНА ЛЕНИНА
И ОРДЕНА ТРУДОВОГО КРАСНОГО ЗНАМЕНИ
ГОСУДАРСТВЕННЫЙ ПЕДАГОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ
имени В. И. ЛЕНИНА

Специализированный совет К 113.08.13

На правах рукописи

СУГОРКИНА Надежда Сергеевна

УДК 582.75 : 581.4 : 581.524

ОНТОГЕНЕЗ И ОСОБЕННОСТИ ПОПУЛЯЦИОННОЙ БИОЛОГИИ ВИДОВ РОДА ГЕРАНЬ

03.00.05 — ботаника

АВТОРЕФЕРАТ

диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Москва 1989

Работа выполнена в Московском ордена Ленина и ордена Трудового Красного Знамени государственном педагогическом институте имени В. И. Ленина.

Научные руководители:

доктор биологических наук, профессор СЕРЕБРЯКОВА Т. И.

доктор биологических наук,
ведущий научный сотрудник СМИРНОВА О. В.

Официальные оппоненты:

доктор биологических наук ТРУЛЕВИЧ Н. В.
кандидат биологических наук ВАХРАМЕЕВА М. Г.

Ведущая органи[illegible] эд-
ного дела.

Защита состои[illegible] за-
седании специали[illegible] де-
нию ученой степе[illegible] ов-
ском ордена Лен[illegible] ни
государственном [illegible] и-
на по адресу: 12[illegible] 5,
ауд. 304.

С диссертацие[illegible] И
имени В. И. Лени[illegible] я
Пироговская ул.,

Автореферат р[illegible]

У[illegible] а
[illegible].

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность темы. Изучение онтогенеза и популяционной биологии компонентов различных фитоценозов имеет большое значение в современной экологии в связи с разработкой общих представлений о стратегии видов в сообществах разного типа. Работы трех последних десятилетий показали перспективность изучения ценопопуляций видов для прогнозирования развития фитоценозов и рационального их использования. К настоящему времени популяционно-онтогенетическими исследованиями охвачено более 200 видов растений разных жизненных форм (Динамика ценопопуляций растений, 1985). Большинство из опубликованных ранее работ представляют собой монографические исследования отдельных видов (Шорина, 1966; Курченко, 1967; Донскова, 1972; Ермакова, 1972; Климишин, 1983 и др.). Лишь немногие исследователи изучали особенности биологии популяций видов одного рода (Граденкова, 1974; Матвеев, 1975; Чебураева, 1976), при этом авторы выявляли особенности биологии двух видов одной жизненной формы в пределах рода. Несомненный теоретический интерес имеет изучение нескольких видов одного рода, отличающихся по жизненной форме. Это может дать возможность выявить признаки жизненной формы, имеющие прогностическое значение для структуры ценопопуляций.

Данная работа посвящена изучению побегообразования, онтогенеза, биологии, устойчивости ценопопуляций широко распространенных видов рода герань, отличающихся своей эколого-ценотической приуроченностью и жизненной формой.

В качестве модельных объектов были выбраны четыре вида рода Geranium L. - герани болотная, лесная, луговая и кровянно-красная. Выбор объектов объясняется широким распространением и широкой эколого-ценотической приуроченностью видов, что дает возможность разностороннего изучения биологии их ценопопуляций. Кроме того, многолетние виды рода не были объектами популяционно-онтогенетических исследований, онтогенез и особенности структуры ценопопуляций изучались впервые.

Наблюдающееся в настоящее время усиление антропогенной нагрузки на естественные ценозы приводит к необходимости оценки состояния ценопопуляций и последующему использованию ее для характеристики степени нарушенности ценоза. Такого рода исследования немногочисленны и находятся на стадии накопления фактов (Бахматова, 1975, 1982; Строкова, 1982; Климишин, 1983, 1986 и др.), при том у кон-

дого вида проявляется специфика популяционного поведения. В связи с этим другой аспект данной работы состоял в изучении биологии модельного вида (герани луговой) в некотором диапазоне местообитаний и оценке состояния его ценопопуляций с помощью балльной шкалы, построенной по совокупности признаков. Применённый метод дал возможность определить состояние ценопопуляций и найти условия синэкологического оптимума организма и ценопопуляции для выбранного ряда местообитаний.

Цели и задачи исследования. Основной целью настоящего исследования было: на примере видов одного рода выявить особенности онтогенеза, возрастной структуры и способов самоподдержания ценопопуляций; исследовать адаптивные возможности особей и ценопопуляций, обеспечивающие устойчивость видов в ценозах в зависимости от жизненной формы.

Необходимо было решить следующие задачи:

1) изучить влияние экологических условий и фитоценотической обстановки на онтогенез отдельных видов,

2) дать характеристику структуры ценопопуляций, исследовать особенности динамики численности и возрастного состава,

3) провести оценку состояния ценопопуляций, в том числе определить условия синэкологического оптимума организма и ценопопуляции на примере модельного вида,

4) выявить значение разных способов самоподдержания ценопопуляций в связи с условиями существования и жизненной формой,

5) исследовать адаптивные свойства ценопопуляций, обеспечивающие устойчивость видов в ценозах.

Научная новизна работы. Подробно изучен и описан онтогенез многолетних видов герани. На примере видов одного рода показаны особенности возрастной структуры и способов самоподдержания ценопопуляций в широком диапазоне эколого-ценотических условий в связи с жизненной формой и с учетом хозяйственного использования угодий. Показано прогностическое значение жизненной формы особей для структуры ценопопуляций, описаны базовые спектры видов. Обоснована возможность применения совокупности признаков для оценки состояния ценопопуляций, определения условий синэкологического оптимума организма и ценопопуляции, выявления видов-индикаторов антропогенных сукцессий. Определены адаптивные возможности ценопопуляций, обеспечивающие устойчивость видов в ценозах.

Практическое значение. Данное исследование дополняет представления о жизненных формах и приспособлениях растений к условиям среды. В результате работы выявлены черты жизненной формы, имеющие демографические последствия, то есть отражающиеся на структуре ценопопуляций растений. Фактический материал по исследованным видам, собранный по единой методике, может быть использован для анализа динамики различных ценозов в комплексных исследованиях. Изученный онтогенез и биология видов гераней могут иметь значение при введении некоторых из них в культуру или при необходимости восстановления их численности после выпадения из ценозов в результате антропогенного воздействия. Мощность и особенности структуры ценопопуляций отдельных видов могут быть использованы для индикации сукцессионных изменений в ценозах. Подробные материалы по онтогенезу и составу популяций исследуемых видов будут полезны при изучении растений сходной жизненной формы. Диагнозы и ключи возрастных состояний гераней луговой и болотной вошли в методическое пособие для студентов биологических специальностей, нашли применение на полевых практиках и в самостоятельной научной работе студентов (Сугоркина, 1983а,б). Некоторые фактические данные по онтогенезу и возрастному составу ценопопуляций используются в лекциях для ФПК.

Апробация работы. Основные положения работы докладывались на У Всесоюзной конференции молодых ученых-ботаников (Киев, 1976), на конференции "Биология, экология и взаимоотношений популяций растений" (Москва, 1980), на конференции "Популяционная экология растений" (Москва, 1986), на Всесоюзной конференции "Экология популяций" (Новосибирск, 1987), на заседании кафедры ботаники МГПИ им. В.И.Ленина (1987,1988).

Публикации. По теме диссертации опубликовано 8 печатных работ.

Диссертация выполнена в Проблемной биологической лаборатории "Численность популяций растений и животных и воспроизводство полезных видов" МГПИ им. В.И.Ленина как плановая тема лаборатории под руководством доктора биологических наук, профессора Т.И.Серебряковой, доктора биологических наук, ведущего научного сотрудника О.В.Смирновой.

Объем работы. Диссертация объемом 221 страниц состоит из введения, 4 глав, выводов и приложения; содержит 128 страниц основного текста, 22 таблицы и 34 рисунка. Список литературы насчитывает 215 названий, из которых 15 на иностранных языках. Приложение включает 23 таблицы.

Объекты исследования. Исследуемые виды относятся к семейству гераниевых (Geraniaceae Juss.); в системе Р. Кнута (Knuth , 1912, 1931) они помещены в три секции. Виды характеризуются широкими географическими ареалами. Экологические ареалы специфичны и перекрываются слабо. Все виды являются характерными и часто весьма обильными компонентами луговых, лесных и лугово-степных сообществ.

Данные виды гераней обладают многими полезными свойствами и могут использоваться в качестве сырья (Шляков, 1932; Чернышов, 1934; Глухов, 1935; Вогюшилов, 1941; Балицкий, 1962 и др.). Наибольшее применение в хозяйстве нашла герань кровяно-красная, введенная в культуру (Полетико и др., 1957; Закиров и др., 1976; Чевренди и др., 1976; Смык и др., 1982).

РАЙОНЫ ИССЛЕДОВАНИЙ. МЕТОДИКА РАБОТЫ

Полевые исследования проводились с 1975 по 1986 год в Московской, Калужской, Рязанской и Тульской областях в характерных для отдельных видов местообитаниях. Характеристика районов исследований проведена на основе литературных источников (географическое положение, климатические условия, почвы, растительность). По данным агроклиматических справочников областей в приложении помещена таблица сравнения климатических элементов районов работы. Экологические условия конкретных участков оценивались по растительному покрову с помощью экологических шкал (Раменский и др., 1956), данные также приведены в приложении.

В работе использованы сравнительно-морфологический, онтогенетический, биометрический и популяционный методы. При описании онтогенеза была применена периодизация возрастных состояний Т.А.Работнова (1947, 1950) с дополнениями других авторов (Смирнова, 1967; 1980; Уранов, 1975; Жукова, 1983 и др.). Количественная характеристика особей отдельных возрастных состояний проведена на основе измерений 10-15 растений в пределах одной ценопопуляции. Данные обработаны статистически, вычислялись ошибка среднего арифметического, среднее квадратичное отклонение и коэффициент вариации. При описании особенностей побегообразования особей наблюдения проводились за 5-10 этикетированными растениями каждого возрастного состояния 3-5 раз за вегетационный сезон.

Структуру и динамику ценопопуляций исследовали в различных эколого-ценотических условиях, однократные наблюдения охватили 10-18 ценопопуляций отдельных видов.. Биологию герани кровяно-красной изу-

чали в составе трех ценозов в Тульской области, для характеристики жизненной формы растений были привлечены материалы, собранные на Кавказе и предоставленные автору Л.Б.Заугольновой и Л.Е.Корбанковой.

Исследования проводились по общепринятой методике (Ценопопуляции растений, 1976; Изучение структуры и взаимоотношение ценопопуляций, 1986). В каждом ценозе закладывали 20-60 временных площадок в 0,25 $м^2$, все встреченные растения выкапывались. Изучение динамики ценопопуляций проводили на постоянных трансектах или площадках, все растения исследуемых видов этикетировались. Кроме того, использовали данные о временных площадок, закладываемых в течение 3-5 лет в смешанных участках ассоциации. В качестве счетной единицы были приняты особь, затем клон и отдельная партикула. При исследовании развития клонов герани кровяно-красной наблюдения проводили за численностью и соотношением парциальных побегов разных возрастных состояний. Семенную продуктивность изучали на свежесобранном материале по общепринятой методике (Работнов, 1960; Вайнагий, 1962, 1973, 1974).

Для характеристики динамики ценопопуляций определялись следующие параметры: лабильность баланса - Bl , интенсивность пополнения - Ir , коэффициент вариации численности - CN% ; изменчивость спектра оценивали коэффициентом вариации возрастности CΔ% и показателем интенсивности онтогенетического развития - Id . Изменение генеративной функции определяли с помощью коэффициента варьирования числа генеративных побегов - Cg% (Заугольнова, 1985; Изучение структуры и взаимоотношение ценопопуляций, 1986). Скорость отмирания оценивалась с помощью длительности полужизни (H) ценопопуляции (Harper , 1977).

Оценка состояния ценопопуляций в широком диапазоне эколого-ценотических условий проводилась по совокупности признаков; модельный вид - герань луговая. Для оценки состояния особей использовались следующие параметры, характеризующие их мощность: высота побегов, число побегов, площадь основания растения, потенциальная и реальная семенная продуктивность побега, побеговая фитомасса. Оценку состояния ценопопуляций проводили с использованием популяционных параметров (общая численность, процент особей прегенеративного, генеративного и постгенеративного периода), а также урожая семян и величины побеговой фитомассы генеративной фракции ценопопуляции.

Оценку проводили по пятибальной шкале для каждого параметра организма и ценопопуляции. Классовые интервалы были взяты по Зайце-

ву (1976, 1983). Затем рассчитывали средний балл для организма и ценопопуляции по совокупности параметров в каждом местообитании.

Все статистические характеристики получены на ЭВМ в Вычислительном центре МГПИ им. В.И.Ленина при участии И.М.Большакова.

ОСОБЕННОСТИ ПОБЕГООБРАЗОВАНИЯ И ЖИЗНЕННАЯ ФОРМА

В качестве основной структурной единицы побегового тела растения исследуемых видов мы считали моноподиальный побег (термин Л.Е.Гатцук), поскольку побеги неполного цикла развития также участвуют в сложении многолетней части побеговой системы.

Взрослые растения гераней луговой, лесной и болотной формируют побеги разных типов. По наблюдениям И.Г.Серебрякова (1959) репродуктивные побеги развиваются по моноциклическому, дициклическому, трициклическому, а у герани болотной и тетрациклическому типу. Наши наблюдения подтверждают эти структурные особенности растений исследуемых видов. Можно лишь добавить, что большинство побегов развивается по дициклическому типу, кроме того, у части побегов отмечается неполный цикл развития.

Репродуктивные побеги - полурозеточные, у них можно выделить три зоны: возобновления, торможения и обогащения. Из всех пазушных почек зоны возобновления только 1-2 верхних наиболее крупных почек участвуют в формировании побегов возобновления. Зона торможения представлена неразветвленным участком побега. Зона обогащения содержит цимозное соцветие - монотелическое, фрондулезно-брактеозное (Федоров, Артюшенко, 1979); цветки формируются на осях I-XII порядка.

Очень важным для развития растений данных трех видов оказывается то, что их главный побег развивается как полициклический монокарпический, т.е. до перехода к цветению растения представляют собой однопобеговые образования. По мере развития главного побега (и хода онтогенеза растения) герани луговой увеличивается емкость его верхушечной почки, которая оказывается выше емкости пазушных почек возобновления. Возможно, что именно такое соотношение емкости почек и определяет моноподиальный характер нарастания главного побега.

Переход к симподиальному возобновлению связан, как правило, с образованием удлиненных цветоносных побегов. Симподиальная система корневищ формируется по типу монохазия или дихазия (термины Е.С.Смирновой, 1969, 1974). Корневища развиваются как эпигеогенные (термин И.Г.Серебрякова и Т.И.Серебряковой, 1965).

В отличие от трех описанных видов моноподиальные побеги герани кровяно-красной (и репродуктивные, и неполного цикла развития) формируются, в основном, как моноциклические полурозеточные (Голубев, 1965; Борисова, 1954; Данилов, 1983). У репродуктивных побегов можно выделить те же три зоны. Соцветие - цимозное, но в отличие от трех других видов, фрондулезное (Федоров, Артюшенко, 1979); цветки формируются на осях П-УШ порядка.

Так как растение имеет полурозеточные (иногда удлиненные) побеги, и главный побег также развивается как удлиненный, то особенностью герани кровяно-красной является переход к симподиальному нарастанию уже на второй год после развития из семени (главный побег неполного цикла развития). Побеги возобновления формируются из почек, расположенных в месте перехода плагиотропной части побега в ортотропную. В условиях лугово-степных участков на ранних этапах онтогенеза растения побеги возобновления образуются по типу монохазия, у взрослых растений - по типу дихазия или плейохазия (из 2-5 (7) почек). Корневища формируются как гипогеогенные (Серебряков, Серебрякова, 1965). В условиях затенения побеги следующего порядка, как и у трех других видов, образуются из I-2 почек возобновления, поэтому способность к ветвлению системы корневищ снимается.

Формирование побеговых систем гераней луговой, лесной и болотной идет по симподиальной полурозеточной модели, когда главный побег развивается как полициклический монокарпический и всегда зацветает первым (Серебрякова, 1977, 1979, 1981). Развитие побеговых систем у герани кровяно-красной идет по симподиальной длиннопобеговой модели, главной особенностью которой является переход к симподиальному возобновлению на второй год развития семенной особи; зацветают побеги I0-I2 порядка.

Развитие побеговых систем по первой модели побегообразования ведет к формированию растений короткокорневищной жизненной формы, сохраняющейся у гераней лесной, луговой и болотной в широком диапазоне эколого-ценотических условий. Растения этих видов являются моноцентрическими в течение всего онтогенеза.

Развитие растений герани кровяно-красной по симподиальной длиннопобеговой модели определяет возможность образования разных жизненных форм в зависимости от условий обитания. В хорошо освещенных лугово-степных сообществах растения герани кровяно-красной можно считать длиннокорневищными (годичные приросты корневищ - I3-I6 см), а взрослые растения полицентрическими.

При затенении или задернении величина годичных приростов уменьшается до 0,3-2,2 см, растения становятся короткокорневищными. В этих условиях растения герани кровяно-красной как и трех других видов являются моноцентрическими в течение всего онтогенеза.

ОНТОГЕНЕЗ ГЕРАНЕЙ ЛУГОВОЙ, ЛЕСНОЙ, БОЛОТНОЙ .

Сходство модели побегообразования и жизненной формы отразилось в сходстве онтогенеза, при том полний онтогенез проходят растения высокой жизненности.

Латентний период включает одно возрастное состояние - семена. Для всех исследуемых видов свойственна автохория. Семена герани болотной при вскрывании плода отбрасываются на расстояния 2,5 м(Кернер, 1901), герани луговой на 1,7-2,2 м (наши наблюдения). Семена содержат хорошо сформированний зародиш (Рисина, 1973). Лабораторная всхожесть семян герани луговой составила 22-66%, герани лесной 8-17%, герани болотной 7-16%.

Прегенеративний период. Растения в течение всего периода имеют главний розеточний побег. Приведем основные диагностические признаки возрастных состояний.

Проростки имеют семядоли. Длительность возрастного состояния 1-1,5 месяца.

Ювенильные растения. Основной индикационний признак - наличие стержневого корня и отсутствие семядолей. Длительность возрастного состояния 1-2 года. Срединная доля листовой пластинки заканчивается 3 зубцами.

Имматурные растения. Главний индикационний признак-появление ортотропного корневища и первых придаточних корней. Срединная доля листовой пластинки герани болотной имеет 3-6, герани луговой - 5-10, герани лесной до 13 крупных зубцов. Длительность возрастного состояния 2-4 года.

Виргинильные особи сохраняют систему главного корня, который скрывается под многочисленными придаточными корнями. Срединная доля листовой пластинки имеет 11-16 и более крупных зубцов. Абсолютний возраст виргинильных растений 4-7 (10) лет.

При подразделении генеративного периода обращали внимание на проявление процессов дезинтеграции, строение и окоренелость системы корневищ, строение партикул.

Молодые генеративные растения имеют репродуктивний побег I порядка. Корневая система сходна по строению с корневой системой вир-

гинильных растений. Продолжительность возрастного состояния 1 год.

Зрелые (средневозрастные) генеративные растения наиболее мощные в ценопопуляциях. Главный качественный признак – подземная часть особи представлена симподиальной системой эпигеогенных корневищ, все участки которых имеют многочисленные придаточные корни. Длительность возрастного состояния 6 и более лет.

Старые генеративные растения представляют собой клоны из 2-3 (8) партикул или отдельные генеративные партикулы. Наиболее старые участки корневищ лишены придаточных корней. Длительность возрастного состояния 6 и более лет.

В постгенеративном периоде растения утрачивают способность к цветению. Субсенильные растения представлены клонами или отдельными вегетативными партикулами, сходными по строению подземной части со старыми генеративными растениями. Сенильные растения представляют собой отдельные неветвящиеся партикулы, длительность периода 6 и более лет.

Растения низкой жизненности проходят сокращенный путь онтогенеза. Первый вариант сокращенного онтогенеза выражается в неспособности сформировать разветвленную систему корневищ, а затем клон. При втором варианте сокращенного пути онтогенеза растения утрачивают способность к цветению. Такое развитие часто наблюдается в условиях сбитого пастбища.

ОНТОГЕНЕЗ ГЕРАНИ КРОВЯНО-КРАСНОЙ

В условиях хорошо освещенных лугово-степных участков длиннокорневищные растения проходят полный онтогенез.

Латентный период. Семена имеют сходное строение с другими видами. В лабораторных условиях всходов получено не было, грунтовая всхожесть – 5%.

Проростки имеют семядоли и систему главного корня. Длительность возрастного состояния до 2 месяцев.

Ювенильные растения образуют один побег I-4 порядка с очередным листорасположением и систему главного корня. Длительность состояния достигает 4 лет.

Имматурные особи также имеют один побег, листорасположение становится супротивным, появляются первые придаточные корни. Длительность состояния 2-4 года.

Виргинильные растения формируют разветвленную систему корневищ, образуют 2-5 побегов. Главный корень сохраняется. Длительность

возрастного состояния 4–5 лет.

Возраст молодых генеративных растений достигает I0–I2 лет. По строению сходны с виргинильными, сохраняют главный корень. Главное отличие заключается в способности формировать репродуктивные побеги и большие годичные приросты корневищ – до 2,5–4 (6) см.

Зрелые генеративные растения представляют собой особь, имеющую несколько центров закрепления (парциальный побег с придаточными корнями). Величина годичных приростов достигает I3–I6 см, корневая система – придаточная, условный возраст – I8–22 (25) лет.

Старые генеративные растения представляют собой дифузные клоны, содержащие до 25 партикул или отдельные ветвящиеся партикулы.

Субсенильные растения – это отдельные ветвящиеся партикулы, имеющие 2–3 (5) побегов; иногда – клоны, близкие по размерам к старым генеративным.

Сенильные растения представляют собой отдельные неветвящиеся партикулы с I–2 побегами, придаточные корни сохраняются на последних годичных приростах.

В этих же условиях на местах пороев или нарушений на отрезках придаточных корней формируются корневые отпрыски, то есть герань кровяно-красная является факультативно корнеотпрысковым растением. Развитие идет с омоложением до im состояния. Возрастные группы описаны по сходству с семенными растениями.

Под пологом липы, в условиях затенения формируются растения короткокорневищной клиненной формы. Ценопопуляция представлена нецветущими растениями вегетативного происхождения. Описаны группы im, v, ss и группа v_2, названная средневозрастными вегетативными растениями, поскольку они сходны по строению и условному возрасту с g_2 растениями семенного ряда.

ВОЗРАСТНАЯ СТРУКТУРА ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ ГЕРАНЕЙ ЛУГОВОЙ, ЛЕСНОЙ И БОЛОТНОЙ

Изучение возрастной структуры ценопопуляций видов проведено в рядах по увлажнению, построенных по экологическим шкалам (Раменский и др., I956). Кроме того, для герани луговой учитывались особенности антропогенного воздействия (сенокосное использование: одно- и многоукосное; сенокосно-пастбищное и пастбищное). У других видов изучены ценопопуляции под пологом леса и в луговых сообществах (без хозяйственного использования и одноукосные сенокосные угодья). Сходство онтогенеза отразилось на возрастной структуре ценопопуляций.

x) Индексы возрастных состояний – см. А.А.Уранов (I975).

Базовые спектры, построенные по численности возрастных групп 14-26 ценопопуляций отдельных видов (с учетом многолетних наблюдений в одних ценозах) оказались бимодальными с максимумами на ювенильных растениях и одной из групп взрослых растений (g_2, g_3, ss) и падением численности на группе молодых генеративных растений. Наши наблюдения показали, что это возрастное состояние, а именно первое цветение, оказалось критическим в онтогенезе растений данных видов. Так как к цветению переходит однопобеговые растения, то репродуктивное развитие становится альтернативой вегетативного роста. Часть растений оказывается неспособной сформировать почки возобновления и отмирает после первого цветения.

Анализ коэффициентов вариации численности возрастных групп при многолетних наблюдениях в одних ценозах показал, что коэффициенты вариации численности часто наиболее высоки у j растений. Затем величина их снижается и резко возрастает на группе g_1. Средний уровень этого показателя приходится на g_2 и g_3 группы, а у герани луговой и на ss растения. Таким образом, группы j, g_1, ss в отдельных местообитаниях и s растения характеризуются значительными колебаниями численности, что, видимо, связано с высоким риском отмирания в этих возрастных состояниях. Наиболее устойчивыми оказываются g_2, g_3, а у герани луговой и ss растения, которые и обеспечивают максимум численности в правой части спектра. Формирование максимума численности на группе ювенильных растений у этих видов объясняется регулярным поступлением j особей в состав ценозов.

Анализ динамических характеристик показал отсутствие связи между изменениями коэффициентов вариации численности и возрастности. Наиболее высокая лабильность баланса отмечена в модельных ценопопуляциях гераней луговой и лесной (Bl - 0,82; 0,84), более низкие темпы смены растений в ценопопуляции герани болотной (Bl - 0,52). Наиболее высокий показатель онтогенетического развития отмечен в ценопопуляциях герани луговой (Id - 65; 81%); у гераней болотной и лесной сходные показатели - 47 - 48%. Показатели интенсивности пополнения близки по величине и имели средние значения (Ir - 47; 53%). Периоды полужизни лабильной части ценопопуляций оказались близки по величине в отдельных местообитаниях (H - 3,3; 3,6; 3,9). Максимальная величина (H=9) отмечена в ценопопуляциях гераней луговой и лесной.

Исследования показали, что характер спектров не зависит от

увлажнения, а определяется:в ценопопуляциях герани луговой особенностями антропогенного воздействия, в ценопопуляциях двух других видов – положением участков под пологом леса или в луговых ценозах. В естественных местообитаниях исследуемые виды представлены ценопопуляциями нормального типа, как правило, полночленными. Резкое нарушение возрастной структуры отмечено у герани луговой при интенсивном сенокошении и пастбищном использовании.

СТРУКТУРА ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ ГЕРАНИ КРОВЯНО-КРАСНОЙ

Возрастную структуру ценопопуляций изучали в лугово-лесном опушечном комплексе в Тульской области в пределах одной локальной популяции. Было исследовано две ценопопуляции: в вейниково-разнотравной ассоциации, где растения развиваются как длиннокорневищные и под пологом кустов липы, где формируются растения короткокорневищной жизненной формы. В вейниково-разнотравной ассоциации исследования провели в трех локусах: в местах пропашки при посадке сосны; в ненарушенной части ценоза, вне клонов; внутри клонов. В результате изучения структуры локусов выявлена пространственная неоднородность ценопопуляции, связанная с особенностями вегетативного возобновления.

На первом участке встречены растения семенного происхождения, а возрастной спектр имеет три максимума на группах j, v, g_2 растений, при этом коэффициент возрастности наименьший ($\Delta = 0,187$). На втором участке возрастной спектр герани бимодальный, с максимумами на v и g_3 , здесь отмечается старение ценопопуляции ($\Delta = 0,301$). Наиболее старыми частями ценопопуляции являются сами клоны – участок 3 ($\Delta = 0,742$), максимум численности пришелся на g_3 растения.

Анализ динамических показателей показал, что в ценозе для растений прегенеративного периода характерна слабое варьирование численности: $cv\%$ – 2I,8, лабильность баланса была низкой: Bl – 0,44. Низкими были и показатели интенсивности онтогенетического развития (Id – I,44%) и интенсивность пополнения (Ir – I8,7%). Длительность полужизни оказалась выше, чем у трех других видов (H = I0,2).

Растения прегенеративного периода характеризуются низкой динамичностью и большой устойчивостью. Риску отмирания подвержены j особи, растения достигшие im, v, g_1 состояния оказываются устойчивыми, что объясняется особенностями побегообразования.

Клоны герани кровяно-красной характеризуются большой устойчивостью, так как отмечено слабое колебание общего числа побегов. Изменение числа парциальных побегов разного типа оказалось специфи-

чия для отдельных клонов и, видимо, связано с особенностями их онтогенеза, а не с влиянием климатических условий.

На смежных участках под пологом липы ценопопуляция представлена нецветущими растениями короткокорневищной жизненной формы. Возрастной спектр неполночленный, максимум в спектре приходится на ss растения.

Ценопопуляции в вейниково-разнотравной ассоциации и под пологом липы, являющиеся частями локальной популяции, характеризующейся ярко выраженной пространственной неоднородностью, существуют, постоянно взаимодействуя друг с другом, чем обеспечивается устойчивость вида на этой территории. Вторая ценопопуляция герани кровяно-красной, в которой растения имели короткокорневищную жизненную форму изучена в разнотравно-злаковой ассоциации на почвах с близким залеганием известняков. Возрастной спектр оказался бимодальным с максимума на j и ss растениях; характерно формирование компактных клонов с меньшим числом партикул.

Таким образом, особенности возрастной структуры ценопопуляций герани кровяно-красной определяются жизненной формой растений, которая зависит от условий обитания.

ОСОБЕННОСТИ САМОПОДДЕРЖАНИЯ ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ

Самоподдержание ценопопуляций осуществляется семенным и вегетативным путем. Семенное самоподдержание оценивается величиной потенциальной (ПСП) и реальной семенной продуктивности (РСП) растений, которая у гераней составляет I4-53% от ПСП. Наиболее высокие показатели РСП растений отмечены у герани луговой (483 шт.), наиболее низкие - у герани болотной (I6-20 шт.).

Урожай семян является популяционной характеристикой, производной от РСП растений и их плотности. Максимальный урожай семян образуется в ценопопуляциях герани луговой на местах бывших стогов (3284 -4884 шт/м^2), промежуточный по величине урожай отмечен на участках поймы среднего уровня (974 шт/м^2), наиболее низкий урожай - на участках высокого уровня (334-336 шт/м^2), т.е. урожай семян этого вида связан с условиями увлажнения участков и определяется мощностью растений.

Максимальные урожаи семян гераней лесной и болотной, близкие к величине среднего урожая герани луговой (I050 и I053 шт/м^2), отмечены в условиях хорошего освещения на дне пересыхающих ручьев. Наиболее низкий урожай семян образовался на участке низинного луга в ценопопу-

ляции герани болотной.

Расчеты показывают, что в ценопопуляции герани луговой j особи составляют 3,4–5,7% от исходного урожая семян. В среднем на тысячу семян образуется одно зрелое генеративное растение, учет длительности этого состояния и способность растений к вегетативному размножению приведет к формированию такого количества старых плодоносящих растений, которое в 6–I0 раз превышает исходную численность плодоносящих растений, что можно рассматривать как резерв надежности.

РСП особей герани кровяно-красной оказалась самой низкой (I2-29 семян). Урожай семян в разных локусах вейниково-разнотравной ассоциации колебался значительно (25–7I9 шт/м^2), максимальная величина достигается внутри клонов. Общий урожай в ценопопуляции, вследствие пространственной неоднородности, относительно высок; цветущие растения составляют I,5–6,2% от урожая семян, создающегося вне клонов. Отмечается накопление в ценозе зрелых генеративных растений. Способность к вегетативному размножению растений герани кровяно-красной значительно выше, чем у трех других видов, что увеличивает эффективность семенного возобновления при длительном периоде репродукции и вегетативного размножения. Значение последнего возрастает в условиях затенения, где семенное размножение оказывается невозможным.

ОЦЕНКА СОСТОЯНИЯ ЦЕНОПОПУЛЯЦИИ И ОПРЕДЕЛЕНИЕ ОПТИМУМА

Оценка состояния ценопопуляций была проведена на примере I0 ценопопуляций герани луговой, исследованных в пойме р. Угры. Условия увлажнения соответствовали: 63–69 ступеням, богатство почвы – II–I4 ступеням (Раменский и др., I956). Участки использовались как сенокосные, сенокосно-пастбищные и пастбищные угодья, 2 участка были взяты на местах бывших отогов. Оценка состояния ценопопуляций проведена по совокупности признаков для организма и ценопопуляции с помощью среднего балла (см. методику исследования).

Этот способ дал возможность определить условия синэкологического (реального) оптимума (Работнов, I978). Реальный оптимум организма соответствует наилучшему развитию особей вида в условиях фитоценоза, а реальный оптимум ценопопуляции определяется ее успешной адаптацией ко всей совокупности экологических факторов.

Проведенная оценка состояния ценопопуляций герани луговой показала, что реальные оптимумы ценопопуляции и организма у герани луговой в исследованных эколого-ценотических условиях совпали. Состояние ценопопуляций герани луговой определяется особенностями хозяйственного использования угодий и мало зависит от природных экологических условий. Примененная балловая оценка состояния ценопопуляций по совокупности признаков дает возможность определить интенсивность влияния разных способов хозяйственного использования на ценопопуляции растений. Таким образом, использованный метод оценки состояния популяций может иметь практическое значение.

ОСНОВНЫЕ ВЫВОДЫ

I. На примере гераней выявлена связь между характером побегообразования и жизненными формами растений. На основе симподиальной полурозеточной модели побегообразования формируются растения короткокорневищной жизненной формы. Симподиальная длиннопобеговая модель определяет образование длиннокорневищных и короткокорневищных растений в зависимости от условий обитания. У видов сходной жизненной формы отмечено сходство онтогенеза.

2. Для всех изученных видов характерна морфологическая поливариантность онтогенеза, формы проявления которой различны у растений разных жизненных форм. У гераней луговой, лесной и болотной жизненная форма сохраняется в разных условиях, а поливариантность выражается в развитии растений с разным уровнем жизненности. У герани кровяно-красной поливариантность связана с образованием растений разных жизненных форм в зависимости от условий обитания.

3. Специфика жизненной формы отражается на ряде популяционных параметров: интенсивности захвата территории, характере и составе клонов, типе возрастного спектра, его динамике, риске отмирания ряда возрастных групп. Знание жизненной формы растений дает возможность прогнозировать многие популяционно-демографические свойства вида.

4. Возрастные спектры ценопопуляций гераней луговой, лесной, болотной имеют бимодальный характер с максимумами на ювенильных и старых растениях при минимальном участии молодых генеративных. В результате интенсивной антропогенной нагрузки или ухудшения экотопических условий происходит нарушение структуры ценопопуляций (исчезают молодые растения), возрастные спектры становятся неполночленными. В большинстве естественных местообитаний при слабой антропогенной нагрузке ценопопуляции трех видов гераней нормального

типа с полночленными возрастными спектрами.

5. Устойчивость ценопопуляций короткокорневищных видов гераней определяется наличием лабильной (особи прегенеративного периода) и стабильной (зрелые и старые генеративные растения) фракций. Самоподдержание ценопопуляций осуществляется семенным и вегетативным путями.

6. Герань кровяно-красная длиннокорневищной жизненной формы образует ценопопуляции с явновыраженной пространственной неоднородностью, которая проявляется в разграничении локусов с преобладанием семенного или вегетативного размножения. Сочетание таких локусов обеспечивает устойчивость ценопопуляций этого вида. Значение вегетативного возобновления особенно возрастает в условиях затенения.

7. Для оценки состояния вида использованы балловые шкалы, учитывающие признаки ценопопуляций и составляющих ее особей. Балловая оценка позволила выявить условия синэкологического оптимума организма и ценопопуляции; у исследованного вида (герани луговой) они совпадают и оптимум соответствует начальным этапам демутационной сукцессии на лугах; состояние ценопопуляций вида определяется антропогенными воздействиями.

СПИСОК ОПУБЛИКОВАННЫХ РАБОТ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

I. Сугоркина Н.С. Численность и возрастной состав популяций герани луговой// Актуальные вопросы современной ботаники. Киев. Наукова думка. 1977. С. 181-184.

2. Сугоркина Н.С. Герань болотная (Geranium palustre L.)// Диагнозы и ключи возрастных состояний луговых растений (Методические разработки для студентов биологических специальностей).М. МГПИ им. В.И.Ленина. 1983. ч. Ш. С. 8-11.

3. Сугоркина Н.С. Герань луговая (Geranium pratense L.)// Диагнозы и ключи возрастных состояний луговых растений (Методические разработки для студентов биологических специальностей). М. МГПИ им. В.И.Ленина. 1983. ч. Ш. С. 11-15.

4. Ермакова И.М., Сугоркина Н.С. Динамичность и устойчивость видовых ценопопуляций на естественных лугах Калужской области// Динамика ценопопуляций растений. М. Наука. 1985. С. 63-81.

5. Жукова Л.А., Ермакова И.М., Сугоркина Н.С., Григорьева Н.М., Матвеев А.Р. Динамика ценопопуляций некоторых луговых растений на фоне сукцессионных изменений фитоценозов под влиянием резкой сме-

ны антропогенных воздействий // Динамика ценопопуляций растений. М. Наука. 1985. С. 82—94.
6. Суторкина Н. С. Особенности популяционной биологии гераней // Популяционная экология растений (Материалы конференции). М. Наука. 1987. С. 102—105.
7. Суторкина Н. С. Особенности популяционной биологии герани кровяно-красной // Структура и функционирование луговых и степных фитоценозов. Новосибирск. НГПИ. 1987. С. 89—97.
8. Заугольнова Л. Б., Суторкина Н. С., Щербакова Е. Г. Жизненные формы и популяционное поведение многолетних травянистых растений // Экология популяций (Тезисы докладов Всесоюзного совещания). М. АН СССР. 1988. С. 25—28.

01776118 ЦНСХБ

Л-17348 от 18/IX-89. Объем 1 п. л. Заказ 1433. Тираж 100

Типография МГПИ имени В. И. Ленина