

## БОТАНИКА

УДК 581:562.32

### **ПРОСТРАНСТВЕННАЯ СТРУКТУРА РЕЧНЫХ И ОЗЕРНЫХ ПОПУЛЯЦИЙ НЕКОТОРЫХ ГЕЛОФИТОВ\***

**Е.А. Алябышева, Л.А. Жукова**

Марийский государственный университет, Йошкар-Ола

На основании проведенного анализа особенностей организации структуры 22 природных ценопопуляций *Alisma plantago-aquatica* L. и *Sagittaria sagittifolia* L. было установлено, что пространственная структура ценопопуляций гелофитов имеет преимущественно контагиозный, в редких случаях – равномерный характер. Освоение прибрежных экотопов видовыми популяциями гелофитов происходит, главным образом, за счет семенной инвазии. Формирование скоплений у *Alisma plantago-aquatica* осуществляется благодаря как семенному размножению, так и старческой патикуляции особей, а у *Sagittaria sagittifolia* – за счет вегетативного размножения клубнями.

**Ключевые слова:** *гигрофиты; онтогенез, речные и озерные популяции, пространственная структура, скопления.*

**Введение.** Наблюдения за размещением растений разных видов в пространстве свидетельствуют о том, что особи в пределах ценозов размещены неравномерно, образуя скопления. В настоящее время существует ряд методов, с помощью которых можно определить наличие скоплений и получить некоторые характеристики пространственной структуры ценопопуляций: площадь или протяженность скоплений [2; 3]. Как показали попытки применения существующих методов оценки пространственной неоднородности ценопопуляций в целом ряде случаев их невозможно использовать потому, что в природе отдельные скопления нечетко отграничены друг от друга [6; 7]. Главной задачей при изучении группового размещения особей является выделение скоплений, вторая задача состоит в получении количественных характеристик скоплений и их анализ.

**Материал и методика.** Для характеристики пространственной структуры ценопопуляций растений Л.Б. Заугольнова [6] использовала

---

\* Работа выполнена при поддержке НИР № 5.8479.2013 «Экологический мониторинг и прогнозирование состояния урбанизированных и природных популяций растений» в рамках государственного задания Министерства образования и науки РФ на 2013–2015 гг.

метод картирования особей в пределах трансект с учетом их положения и возрастного состояния, при этом критерием выделения скоплений являлось сопоставление максимальных и минимальных показателей плотности особей по трансекте. Л.А. Жукова [5] предложила выделять границы скоплений с учетом числа перекрываний (не менее трех) минимальных фитогенных полей пограничных особей разных онтогенетических состояний. В работе были использованы оба метода выделения границ скоплений.

Исследование проводили на территории национального парка «Марий Чодра» Республики Марий Эл в 2009–2012 гг. В пределах 22 исследуемых ценопопуляций (ЦП) гелофитов регулярным способом на трансектах (20 м) закладывали учетные площадки (1 м<sup>2</sup>), заложение трансект проводили 1 раз в сезон (конец июня – середина июля). Растения выкапывали, определяли онтогенетическое состояние особей [1; 8–10].

**Результаты и обсуждение.** Анализ пространственной структуры ЦП исследуемых видов показал, что особи *Alisma plantago-aquatica* L. в пределах ценозов размещались группами, коэффициент дисперсии (Кд) [3] был достоверно больше 1 и составлял 3,9–66,9. В ценопопуляциях *Sagittaria sagittifolia* L. встречались два типа размещения особей: в большинстве случаев – контагиозное и редко – диффузное (табл. 1).

Таблица 1

Оценка пространственной структуры речных и озерных ценопопуляций гелофитов

Коэффициент дисперсии (Кд)*			
<i>Alisma plantago-aquatica</i>		<i>Sagittaria sagittifolia</i>	
Я21	39,0	Я11	2,0
Я22	4,1	Я12	1,6
Я31	17,4	Я21	9,9
Я32	55,7	Я22	3,0
К11	5,7	Я31	4,2
К12	3,9	Я32	0,8
К21	5,2	М1	60,7
К22	3,9	М2	2,6
Г1	5,7	Г1	1,9
Г2	12,6	Г2	0,9
И1	66,9	И1	3,9
И2	27,8	И2	49,5

*Примечание.* Г – оз. Глухое, И – р. Илеть, К – оз. Кожла-Сола, М – оз. Мушан-Ер, Я – оз. Яльчик; \* – разница между ЦП достоверно значима ( $P < 0,05$ ) (критерий  $\chi^2$ ).

Анализ материалов по пространственной структуре *Alisma plantago-aquatica* показал, что в пределах трансект (20 м) расположено от 2 до 7 скоплений [6]. Однако с учетом числа перекрываний минимальных фитогенных полей особей [5] количество скоплений увеличивалось до 5–19. При групповом размещении особей *Sagittaria sagittifolia* на трансектах размещалось от 4 до 7 скоплений, в тоже время при использовании критерия – наложения фитогенных полей пограничных особей, количество скоплений возросло до 12–36. Следовательно, метод, предложенный Л.А. Жуковой [5] позволяет выявить не только наличие сгущений особей, но и скопления особей самого низкого уровня.

Таблица 2

Количественные параметры скоплений гелофитов

ЦП	Ma±m, шт./1 м <sup>2</sup>	Mi±m, шт./1 м <sup>2</sup>	La±m, м	Li±m, м
<i>Alisma plantago-aquatica</i>				
Я21	53,8±11,2	6,9±0,1	2,6±0,6	0,1±0,1
Я22	1,9±1,2*	1,9±0,5*	3,5±0,5	4,0±1,1*
Я31	30,3±2,9*	7,2±0,8*	3,5±0,3	1,5±0,9
Я32	15,1±1,8*	9,0±0,6*	2,7±0,3	3,0±0,5*
К11	8,2±1,8*	2,2±0,5	4,0±0,5*	1,0±0,7
К12	1,5±0,01	0,3±0,01	4,5±0,4*	1,0±0,7
К21	15,1±1,6*	2,7±1,7	1,3±0,4	6,0±0,6*
К22	4,0±0,3*	4,0±0,3*	3,0±0,5*	6,0±0,6
Г1	8,7±0,6*	2,5±1,5	2,6±0,1	1,2±0,9
И1	11,3±1,3*	7,6±0,8*	3,0±0,01*	1,7±1,0
И2	11,8±1,8	11,8±0,2*	3,0±0,1	3,8±1,4
<i>Sagittaria sagittifolia</i>				
Я11	14,3±0,8	6,0±0,6	3,3±0,1	0,8±0,6
Я12	10,6±0,3*	6,6±0,2	1,4±0,1	1,3±0,7
Я21	22,4±2,4*	3,4±0,8*	2,1±0,1*	0,1±0,1
Я22	24,4±0,4	18,1±0,5*	1,6±0,1*	1,6±0,8*
Я31	9,2±0,6*	4,7±1,5	3,2±0,3*	0,4±0,4*
Я32	5,3±1,2*	3,5±0,8	3,2±0,3	3,0±1,4*
М1	13,1±1,6*	5,5±0,7*	2,8±0,7	0,8±0,5
М2	2,0±0,0	0,0±0,0	4,0±0,0	7,0±1,6*
Г1	6,3±0,5*	2,3±0,5*	3,5±0,2*	1,0±0,4
И1	11,0±0,5*	5,1±0,8*	2,0±0,2*	1,2±1,0
И2	28,3±1,0*	6,8±1,1	2,2±0,2	0,8±0,5

Примечание. Ma – плотность особей в пределах скоплений, Mi – плотность особей в «промежутках» между скоплениями, La – протяженность скоплений, Li – расстояние между скоплениями, \* – разница между ЦП достоверно значима (t-критерий), (P<0,05).

Метод Л.Б. Заугольной [6] дает возможность количественно охарактеризовать скопления, а именно, оценить плотность особей в пределах скоплений и в «промежутках» между скоплениями, протяженность скоплений и их удаленность. В пределах трансект были выделены скопления *Alisma plantago-aquatica* трех типов: с низкой, средней и высокой плотностью. При этом плотность скоплений ( $M_a$ ) изменялась в пределах 1,5–53,8 шт./м<sup>2</sup>. Протяженность скоплений ( $L_a$ ) варьировала от 1,3 до 4,5 м. Скопления были отдалены друг от друга ( $L_i$ ) на 0,1–6,0 м (табл. 2). Установлено, что с увеличением численности особей в скоплениях сокращаются размеры скоплений ( $r = -0,31$ ,  $n = 200$ ) и расстояния между ними ( $r = -0,41$ ,  $n = 200$ ). Установлено, что плотность особей ( $M_a$ ) *Sagittaria sagittifolia* в пределах скоплений варьирует в пределах 9,2–22,4 шт./м<sup>2</sup>, протяженность скоплений была значительно меньше, чем в ЦП *Alisma plantago-aquatica* ( $L_a = 2,1–3,3$  м) (табл. 2). Плотность особей *Sagittaria sagittifolia* между скоплениями ( $M_i$ ) невелика и составляет 3,4–6,0 шт./м<sup>2</sup>, скопления незначительно были отдалены друг от друга (0,1–1,6 м).

Таблица 3  
Параметры минимального фитогенного поля гелофитов  
(диаметр надземной сферы, см)

Онтогенетическое состояние	<i>Alisma plantago-aquatica</i>	<i>Sagittaria sagittifolia</i>
p	1,78±0,21	1,92±0,58
j	7,78±1,39*	2,82±0,98
im	8,24±1,63	9,10±1,25*
v	13,76±1,86*	12,12±1,42*
g <sub>1</sub>	19,64±0,94*	19,12±0,54*
g <sub>2</sub>	26,10±9,03*	22,82±0,56*
g <sub>3</sub>	27,62±0,65	23,08±1,36*
ss	11,36±1,97*	
s	6,52±0,27*	

Примечание. \* – разница между онтогенетическими группами достоверно значима (t–критерий), ( $P < 0,05$ ).

С учетом размера и числа перекрываний фитогенных полей дополнительно можно оценить следующие параметры скоплений: размеры минимальных фитогенных полей особей разных онтогенетических состояний, форма и размер скоплений, расстояния между особями внутри скопления. В ходе работы было установлено, что размер минимального фитогенного поля (диаметр наземной сферы) особей *Alisma plantago-aquatica* изменялся в онтогенезе, наибольшее фитогенное поле обнаружено у старых генеративных ( $g_3$ ). Особей.

Установлено, что с увеличением численности особей *Sagittaria sagittifolia* в скоплениях сокращаются размеры скоплений и расстояния между ними. Размер минимального фитогенного поля особей *Sagittaria sagittifolia* в онтогенезе увеличивался от 1,92 до 23,08 см (табл. 3).

Исходя из размеров минимальных фитогенных полей особей исследуемых гелофитов в пределах трансект была вычислена площадь фитогенного поля скоплений, которая варьировала у *Alisma plantago-aquatica* от 266,7 до 578,0 см<sup>2</sup>, при этом скопления были незначительно удалены друг от друга (на 0,3–0,7 м) (табл. 4). На трансектах было выявлено 4 наиболее часто встречающиеся формы скоплений *Alisma plantago-aquatica*: округлая, овальная, подковоизогнутая и неправильная. Округлая и овальная форма скопления *Alisma plantago-aquatica* характерна для молодых скоплений (с преобладанием j-, im-особей). Подковообразные и неправильные по форме скопления являются более старыми, их облик зависит от особенностей размещения генеративных особей.

Таблица 4  
Особенности организации пространственной структуры ценопопуляций *Alisma plantago-aquatica*

ЦП	Площадь скоплений, см <sup>2</sup>	Расстояние между скоплениями, см	Экологическая плотность, шт./м <sup>2</sup>	Расстояние между фитогенными полями особей внутри скопления, см
<i>Alisma plantago-aquatica</i>				
И2	266,7±54,8	65,3±30,5	52,7±12,8	14,9±3,6
К11	370,2±35,4*	50,8±7,9	48,4±3,4	12,4±1,9
Я31	578,0±85,2*	31,8±9,6	60,7±7,8*	8,4±1,8*
<i>Sagittaria sagittifolia</i>				
Г1	280,8±41,3	108,9±30,8	24,6±2,7	19,5±4,7
Я31	201,3±35,6*	104,8±33,7	80,8±8,9*	8,6±0,6*
Я22	441,5±44,4*	48,2±6,4*	59,5±4,6*	12,5±2,1*

Примечание. \* – разница между ЦП достоверно значима (критерий  $\chi^2$ ), ( $P < 0,05$ ).

Площадь скоплений *Sagittaria sagittifolia* в пределах трансект варьировала в зависимости от возраста скопления и составляла 201,3–441,5 см<sup>2</sup>, скопления были удалены друг от друга на значительное расстояние 0,5–1,1 м (табл. 4). Исходя из размеров минимальных фитогенных полей особей *Sagittaria sagittifolia* в пределах ценозов было выявлено 5 вариантов формы скоплений: округлая, кольцеобразная, овальная, подковоизогнутая и неправильная. Округлые и овальные скопления, по-видимому, сформировались за счет особей семенной инвазии. Кольцеобразные скопления сформировались за счет

вегетативного разрастания особей и вследствие отмирания молодых ( $g_1$ ) или средневозрастных ( $g_2$ ) генеративных особей в центре. Подковообразные и неправильные по форме скопления образовались за счет объединения нескольких мелких скоплений.

**Заключение.** Скопления *Alisma plantago-aquatica* – короткочерневищного поликарпика более многочисленные, чем скопления *Sagittaria sagittifolia* – подземного столонообразующего одномалолетника. При этом скопления последнего более рыхлые, меньше по площади и сближены друг с другом. Форма скоплений определяется особенностями размножения видов. Метод расчета перекрытия пограничных фитогенных полей пограничных особей позволяет более четко обозначить границы скоплений и описать их форму, выявлять скопления самого низкого уровня.

### Список литературы

1. Алябышева Е.А., Жукова Л.А., Воскресенская О.Л. Онтогенетический атлас лекарственных растений. Йошкар-Ола: МарГУ, 2000. Т. 2. С. 116–130.
2. Василевич В.И. Неравномерность распределения видов в сообществе и ее количественный анализ // Мозаичность растительных сообществ и ее динамика. Владимир, 1970. С. 66–83.
3. Грейг-Смит П. Количественная экология растений. М.: Мир, 1967. 358 с.
4. Динамика ценопопуляций растений. М.: Наука, 1985. 206 с.
5. Жукова Л.А., Алябышева Е.А., Микляева Т.В. Неоднородность строения ценопопуляций кистеочерневых растений во времени и в пространстве // Популяция, сообщество, эволюция. Казань: Новое издание, 2001. Ч. 1. С. 37–40.
6. Заугольнова Л.Б. Неоднородность строения ценопопуляций во времени и в пространстве // Ботан. журн. 1976. Т. 61, № 2. С. 187–196.
7. Заугольнова Л.Б., Жукова Л.А., Шорина Н.И. Особенности популяционной жизни растений // Популяционные проблемы в биогеоценологии: чтения памяти акад. В.Н. Сукачева. М.: Наука, 1988. С. 24–59.
8. Изучение структуры и взаимоотношения ценопопуляций. М.: Наука, 1986. 68 с.
9. Ценопопуляции растений (основные понятия и структура). М.: Наука, 1976. 216 с.
10. Ценопопуляции растений (развитие и взаимоотношения). М.: Наука, 1977. 183 с.

**SPATIAL STRUCTURE  
OF RIVER AND LACUSTRINE POPULATIONS  
OF HELOPHYTES**

**E.A. Alyabysheva, L.A. Zhukova**

Mari State University, Ioshkar-Ola

On the basis of the carried-out analysis of features of the organization of structure of 22 natural populations of *Alisma plantago-aquatica* L. and *Sagittaria sagittifolia* L., it was established that spatial structure of populations of hydrophytes has mainly contagious, in rare instances – the even character. Development coastal ecotopes specific populations of hydrophytes occurs, mainly, at the expense of a seed invasion. Formation of congestions at *Alisma plantago-aquatica*. it is carried out thanking both to seed manifolding, and a senile patikulyatsiya of individuals, and at *Sagittaria sagittifolia* – at the expense of a vegetative reproduction tubers.

**Keywords:** *hydrophytes; ontogenesis, river and lacustrine populations, congestions.*

*Об авторах:*

АЛЯБЫШЕВА Елена Александровна–кандидат биологических наук, доцент кафедры экологии, ФГБОУ ВПО «Марийский государственный университет», 424000, Республика Марий Эл, Йошкар-Ола, пл. Ленина, д. 1, e-mail: e\_alab@mail.ru

ЖУКОВА Людмила Алексеевна–доктор биологических наук, профессор, профессор кафедры экологии, ФГБОУ ВПО «Марийский государственный университет», 424000, Республика Марий Эл, Йошкар-Ола, пл. Ленина, д. 1, e-mail: pinus9@rambler.ru