

УДК 581.55:58.009

Д.В. Санданов

D.V. Sandanov

ОЦЕНКА ФИТОЦЕНОТИЧЕСКОЙ ПРИУРОЧЕННОСТИ ВОСТОЧНОАЗИАТСКИХ СТЕПНЫХ РАСТЕНИЙ В СВЯЗИ С ДЕМОГРАФИЧЕСКИМИ ХАРАКТЕРИСТИКАМИ ПОПУЛЯЦИЙ

THE ASSESSMENT OF PHYTOCOENOTIC CONFINEMENT OF EAST-ASIAN STEPPE PLANTS IN CONNECTION WITH POPULATION DEMOGRAPHY

Проведено изучение фитоценотической приуроченности и популяционных характеристик *Gueldenstaedtia verna* (Georgi) Boriss. и *Scutellaria baicalensis* Georgi. Проанализированы ключевые параметры ценопопуляций для изученных видов, такие как плотность, онтогенетические индексы и обилие вида в сообществах. При определении оптимума видов в фитоценозах важной характеристикой также явились экологические статусы сообществ. Полученные данные позволили выявить оптимальные условия для произрастания видов в различных частях их ареала.

Локальные эколого-ценотические условия произрастания являются у растений важным регулирующим фактором, действующим как на отдельные особи, так и на их популяции в целом (Злобин и др., 2013). При этом отклик растений к локальным условиям варьирует от развития проростков до отмирания и имеет особое значение при функционировании популяции (Miriti, 2006). Поэтому оценка варьирования демографических параметров популяций в различных эколого-ценотических условиях, а также в различных частях ареала видов может обеспечить понимание того какие факторы могут лимитировать их распространение (Angert, 2009).

Целью исследования явился совокупный анализ эколого-ценотических и популяционных характеристик у двух восточноазиатских степных видов *Gueldenstaedtia verna* (Georgi) Boriss. и *Scutellaria baicalensis* Georgi.

Материалы и методы

Сбор материала проводился на широтном трансекте в различных регионах Северо-Восточной Азии: Забайкалье (Россия), Дорнодский аймак (Монголия), провинция Внутренняя Монголия (Китай). Основой работы послужили геоботанические описания с участием изучаемых видов, выполненных по стандартным методикам на пробных площадях в 100 кв.м. Хранение и первичная обработка описаний производились в пакете IBIS 6.2 (Зверев, 2007). Латинские названия видов приведены согласно «Конспекту флоры Азиатской России» (2012). Дальнейшая обработка проводилась средствами пакета PAST 2.14 (Hammer et al., 2001). При построении дендрограмм использовался кластерный анализ методом Уорда. DCA-ординация проводилась стандартным методом (Hill, 1980). Для вычисления положения вида на различных градиентах использовались стандартные экологические шкалы (Щаценкин и др., 1974). Среди популяционных параметров учитывались проективное покрытие вида в сообществах, доля прегенеративных и генеративных растений, онтогенетическая структура. За счетную единицу принимали особь. Онтогенетическую структуру ценопопуляций (ЦП) анализировали по критерию дельта-омега Л.А. Животовского (2001). Экологическая плотность (экз. на м²) рассчитывалась, исходя из численности особей на единицу обитаемого пространства (Одум, 1986). Анализ распределения проективного покрытия видов проводился в ГИС-пакете ArcView GIS 3.2 с использованием модуля Spatial Analyst.

Результаты и обсуждение

Кластерный анализ растительных сообществ с участием *Gueldenstaedtia verna* позволил выделить на первом уровне 9 групп растительных сообществ, организованных в иерархическую систему (рис. 1).

Первый кластер объединил остепненные (ксерофильнотравяные) сосновые леса, встречающиеся на пологих склонах (6–14°) и характеризующиеся несомкнутым древесным ярусом. Основу травостоя данного типа сообществ формируют растения, обычные и для соседствующих степных фитоценозов. В густых сосняках изучаемый вид не встречается. Необходимо также отметить, что вид отмечается в сосновых лесах

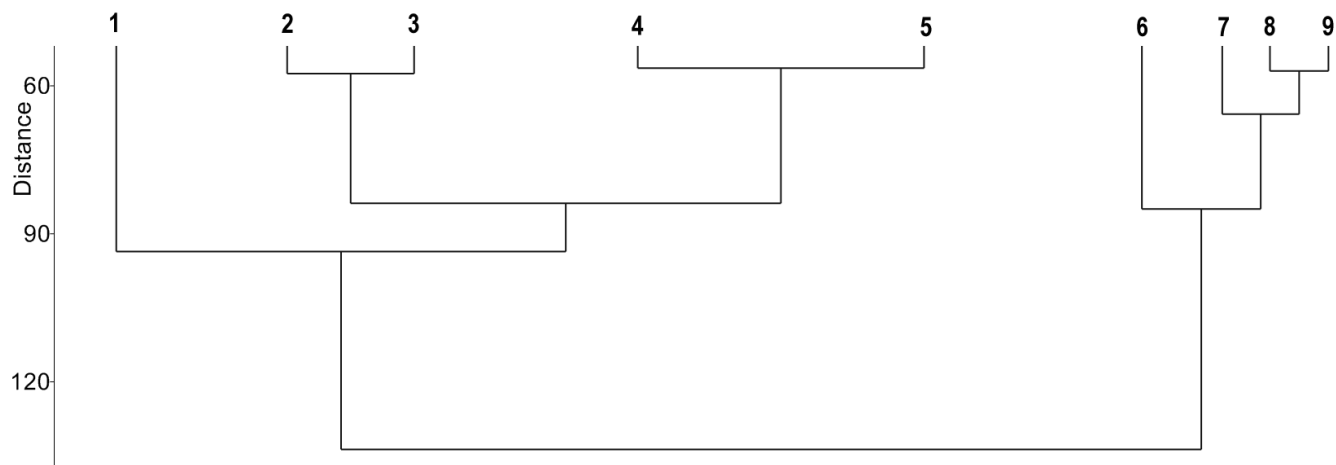


Рис. 1. Дендрограмма сходства и различия растительных сообществ с участием *Gueldenstaedtia verna*.

только в северо-западной части ареала. На основной части ареала наблюдается приуроченность к степным сообществам.

Второй кластер представлен травяными сообществами, представляющими дерновинную стадию демутиации степной растительности на старых залежах. Данные сообщества представлены переходными полидоминантными разнотравно-осоково-злаковыми фитоценозами, в которых содоминируют несколько дерновинных и корневищных злаков и осок – *Stipa baicalensis*, *Leymus chinensis*, *Koeleria cristata*, *Carex pediformis*, *C. korshinskyi*.

Третий кластер объединил луговые степи с полидоминантным травостоем. Доминирующие позиции занимают *Festuca lenensis*, *Stipa baicalensis*, *Koeleria cristata*, *Carex pediformis*, *Filifolium sibiricum*, *Galium verum*, *Aster alpinus*.

Псаммофитноразнотравные ильмовники, развивающиеся на песчаных почвах по выровненным подгорным шлейфам и по склонам различной крутизны, в ходе кластерного анализа объединились в единую группу (кластер 4). Данный тип сообществ представляет заключительные стадии закрепления песков. В травостое господствуют как общестепные виды (*Artemisia frigida*, *Potentilla acaulis*), так и псаммофиты (*Agropyron michnoi*, *Festuca dahurica*).

Пятый кластер объединил различные варианты настоящих дерновиннозлаковых степей. Данная группа сообществ характеризовалась наибольшим разнообразием. В отдельный кластер выделились байкальскоковыльные степи (кластер 6). Мятликово-холоднопопынно-злаковые степи (кластер 7) встречаются по подгорным шлейфам, выположенным гребням склонов сопок. В сообществах доминируют *Poa botryoides*, *Artemisia frigida*, *Stipa baicalensis*, *Koeleria cristata*. Близкая группа сообществ (твердоватоосоково-холоднопопынно-злаковые степи, кластер 8) встречаются на пологих подгорных шлейфах. Данный тип сообществ подвержен сильной пастбищной нагрузке. В ценозах доминируют *Carex duriuscula*, *Artemisia frigida*, *Stipa grandis*, *Cleistogenes squarrosa*.

Отдельной группой выделились богаторазнотравные луговые степи, описанные на территории провинции Внутренняя Монголия (кластер 9). В травостое часто доминируют *Stipa baicalensis*, *Carex pediformis*, содоминируют многие виды разнотравья – *Bupleurum chinense*, *Thymus mongolicus*, *Filifolium sibiricum*, *Artemisia eriopoda*, *Scabiosa comosa*, *Schizonepeta multifida*.

Для определения экологических факторов, отвечающих за формирование структуры растительных сообществ и флористических различий между ними, была проведена DCA-ординация имеющихся описаний (рис. 2). Первую группу (левая часть ординационной схемы) формируют остепненные сосновые леса, флористический состав травостоя которых близок с соседствующими степями (группа 2). Основу третьей группы (правая часть ординационной схемы) формируют ильмовые редколесья с псаммофитными группировками на песчаных эолово-дефляционных формах рельефа в полосе настоящих дерновиннозлаковых (ковыльных, тонконоговых и змеевковых) степей. В отдельную группу выделились демутиационные сообщества, формирующиеся на залежах (группа 4). Первую ось можно интерпретировать как градиент увлажнения, что подтверждается расположением основных типов сообществ на ней. Вторая ось варьирования, по-видимому, связана с уровнем антропогенного воздействия. Это выражается в большей интенсивности

аэробного катаболизма (деструкции мортмассы) в демутационных сообществах, в результате которого растениям достается больше элементов минерального питания. Данные местообитания характеризуются сухо-луговым увлажнением (ступени 52–54), но вместе с тем встречаются на более богатых почвах (ступени 13–13,5) (Селютина, Санданов, 2012).

Анализ онтогенетической структуры ЦП *G. verna* выявил, что для большинства онтогенетических спектров наблюдается преобладание группы генеративных особей (61–86 % от общего числа особей) и наличие достаточно высокой доли особей прегенеративного периода, которые составляют 14–32 %. Базовый спектр вида одновершинный с абсолютным максимумом на генеративных средневозрастных особях. В некоторых ЦП отмечены бимодальные спектры, их наличие, по-видимому, связано с нерегулярностью семенного возобновления вида.

Ценопопуляции *G. verna* в лугово-разнотравных сообществах отличаются высокой плотностью особей (6,5–12,1 особей/м²), высокими значениями индекса эффективности ($\omega = 0,72–0,84$) и стабильной возрастной структурой с преобладанием генеративных средневозрастных особей. ЦП вида в демутационных сообществах характеризуются бимодальными возрастными спектрами и невысокой плотностью (2,6–4,9 особей/м²). Однако, в случае начальных стадий демутации на относительно недавних залежах отмечается высокая плотность особей (13,4–15,2 особей/м²) с преобладанием прегенеративных растений (53,8–62,6 %). Это сообщества с преобладанием полыней *Artemisia sieversiana*, *A. scoparia*, *A. leucochloe*, наличием злаков *Setaria viridis*, *Leymus chinensis*, *Agropyron cristatum* и сорных растений *Lepidium ruderales*, *Axyris amaranthoides*. Для ценопопуляций в сухих сосновых лесах отмечается средняя плотность (5,1–6,3 особей/м²). По-видимому, более увлажненные местообитания (ступени 54–57) на бедных песчаных почвах (ступени 11,5–12) являются не совсем оптимальными для произрастания изучаемого вида.

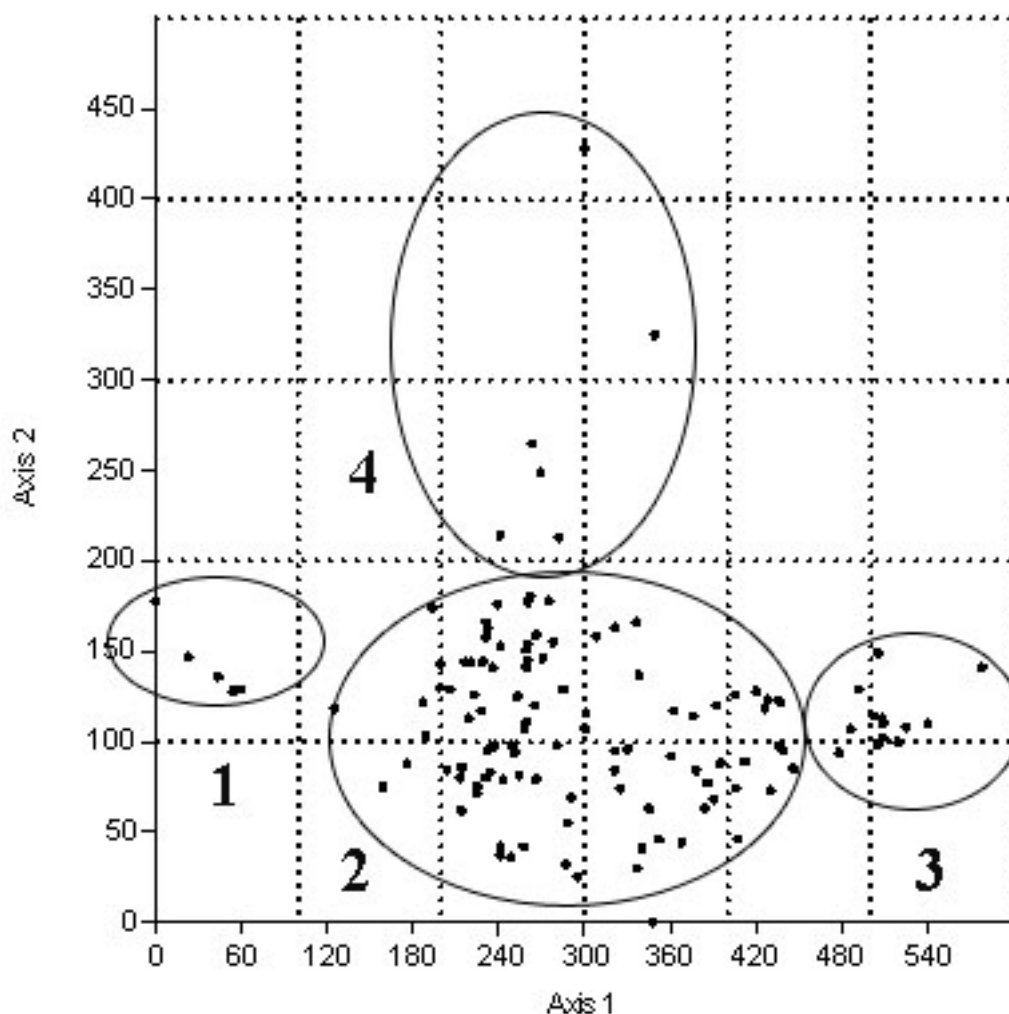


Рис. 2. Результаты DCA-ординации сообществ с участием *Gueldenstaedtia verna*.

Условные обозначения: 1 – сосновые леса; 2 – настоящие и луговые степи; 3 – псаммофитно-разнотравные ильмовники; 4 – демутационные сообщества.

Таким образом, в изученных фитоценозах *G. verna* характеризуется пациентно-эксплерентной стратегией. Проективное покрытие вида в большинстве изученных сообществах не превышает 1–2 %, онтогенетическая структура и плотность особей в ценопопуляциях варьирует в зависимости от характера растительности. Оптимальные условия для произрастания вида встречаются в лугово-разнотравных сообществах. При нарушениях субстрата и отсутствии конкуренции с другими степными видами наблюдается всплеск численности ценопопуляций.

Кластерный анализ сообществ с участием *Scutellaria baicalensis* выявил на первом уровне 5 групп растительных сообществ (рис. 3). Первый кластер сформировали сообщества нителестниковых степей, к которым в большей степени приурочен *S. baicalensis*. Второй кластер объединил настоящие дерновиннозлаковые степи. Сообщества богаторазнотравных луговых степей образовали третий кластер. Четвертый кластер объединил гмелиновопольные, а пятый – байкальскоковыльные осоково-разнотравные степи. Наблюдается сравнительно низкая дифференцированность кластеров, что связано с тем, что большая часть изученных сообществ характеризуется близким флористическим составом, ввиду экологического сходства их местообитаний. Ядро видов с высоким постоянством (встречаемость в более 75 % описаний) составляют *Filifolium sibiricum*, *Vupleurum scorzonerifolium*, *Koeleria cristata*, *Carex pediformis*. Доминанты травостоя *Filifolium sibiricum*, *Carex pediformis*, *Stipa baicalensis*, *Artemisia gmelinii*. В ряде случаев *S. baicalensis* может являться содоминантом сообществ. Это наиболее характерно для южных районов Восточного Забайкалья, где сообщества с участием *S. baicalensis* отмечаются высоким проективным покрытием, большой видовой насыщенностью и высоким обилием изучаемого вида (рис. 4). При этом ценопопуляции *S. baicalensis* в этих сообществах характеризуются высокой плотностью (4,1 особей/м²) и высокими значениями индексов возрастности и эффективности. Высокое проективное покрытие *S. baicalensis* отмечено в нителестниковых степях с высоким видовым богатством (от 44 до 61 видов) и с переходным увлажнением между лугостепным и сухолуговым (ступени 51–54). Наибольшее обилие изучаемого вида встречается в южных (Агинский, Ононский) и юго-восточных (Калганский, Нерчинско-Заводской, Забайкальский) районах Забайкальского края. Это свидетельствует о том, что в данных районах наблюдаются наиболее благоприятные условия для произрастания вида. Низкое обилие *S. baicalensis* (до 1 % проективного покрытия вида) отмечено в настоящих дерновиннозлаковых степях, для которых характерно среднестепное увлажнение (ступени 46–48). Довольно большой процент данных сообществ отмечен для провинции Внутренняя Монголия Китая, где фоновыми являются разнотравно-дерновиннозлаковые сообщества субассоциации *Cymbario dahuricae-Stipetum krylovii artemisietosum gmelinii*, которые на более каменистых участках замещаются сообществами *Eremogono capillaris-Stipetum krylovii* в сочетании с разнотравно-кустарниковыми петрофитными сообществами *Caryoptero mongolicae-Armeniacetum sibiricae*. Местообитания *S. baicalensis* на территории Дорнодского аймака Монголии характеризовались лугостепным увлажнением (ступени 49–52). Структура ценопопуляций в этих сообществах в значительной степени зависела от степени пастбищной дигрессии. При слабом и умеренном выпасе наблюдалась достаточно стабильная онтогенетическая структура ценопопуляций, близкая к базовому спектру. При сильном выпасе наблюдалось упрощение структуры ценопопуляций.

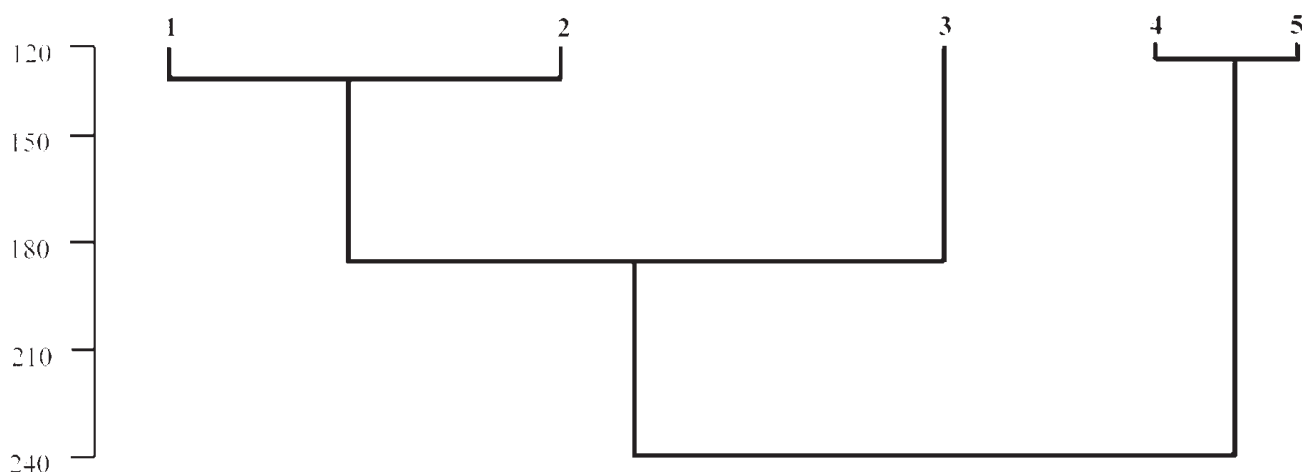


Рис. 3. Дендрограмма сходства и различия сообществ с участием *Scutellaria baicalensis*.

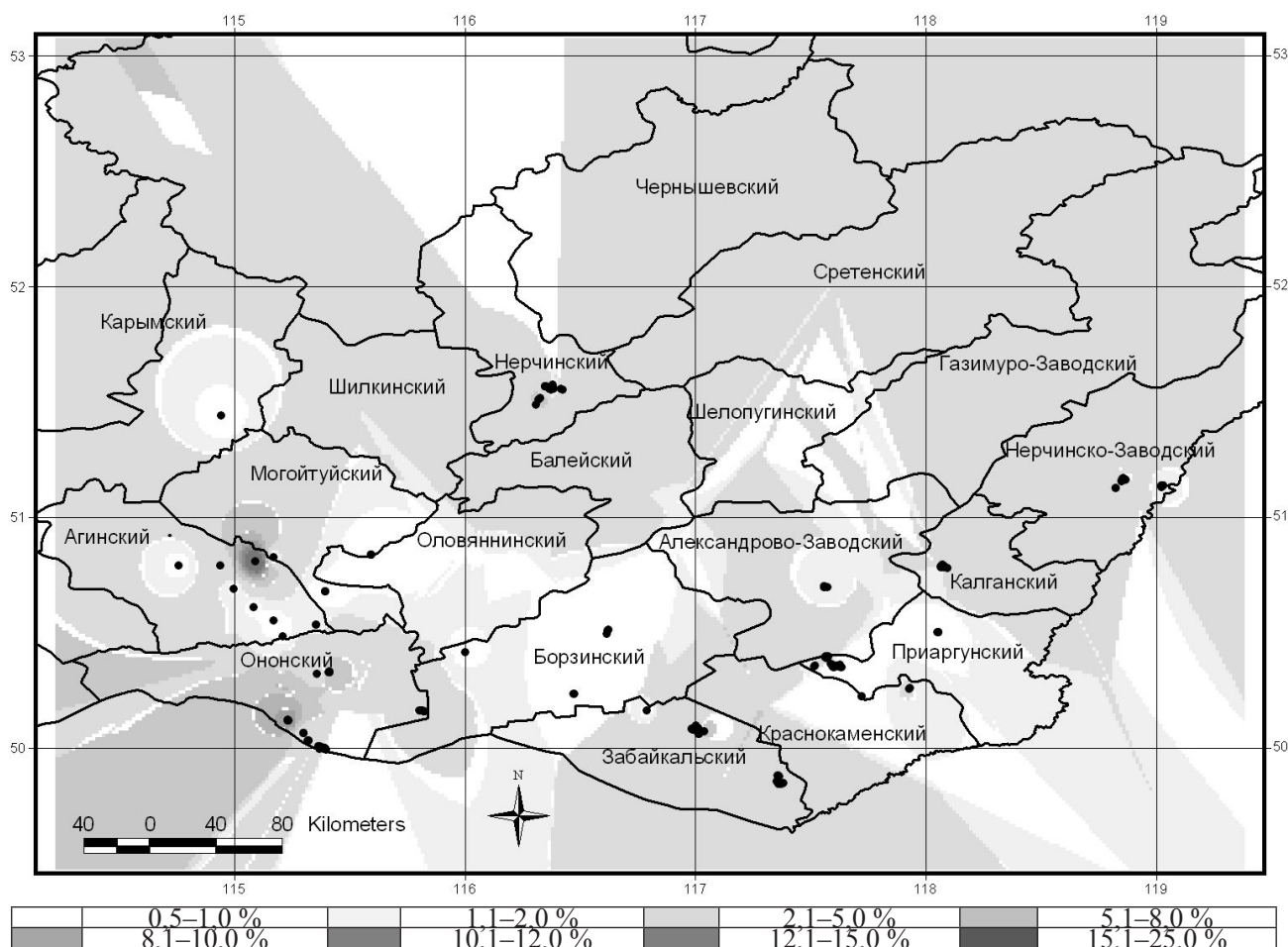


Рис. 4. Модель пространственного распределения параметров проективного покрытия *Scutellaria baicalensis* в растительных сообществах Восточного Забайкалья. Условные обозначения: точками обозначены имеющиеся геоботанические описания, проективное покрытие выделено оттенками серого.

Высокие индексы возрастности в южных и юго-восточных ценопопуляциях Восточного Забайкалья ($\Delta = 0,43–0,46$) свидетельствуют о наличии большого числа взрослых особей. Максимальные значения индекса эффективности ($\omega = 0,64–0,72$) также отмечены для ценопопуляций юга Восточного Забайкалья. Такое распределение индексов, прежде всего, связано с тем, что базовый онтогенетический спектр ценопопуляций *S. baicalensis* нормального типа и характеризуется абсолютным максимумом на среднегенеративных особях (Бухашеева и др., 2007). Самые низкие показатели индекса эффективности отмечены для ценопопуляций из Внутренней Монголии. Таким образом, наиболее оптимальными для *S. baicalensis* являются условия юга Восточного Забайкалья в полосе нителестниковых степей.

Проведенные исследования показали, что детальный анализ эколого-ценотических условий в совокупности с демографическими параметрами популяций, позволяет выявить оптимальные условия для произрастания видов и оценить степень адаптации видов к различным экотопам.

ЛИТЕРАТУРА

- Бухашеева Т.Г., Санданов Д.В., Асеева Т.А., Шишмарев В.М., Чирикова Н.К. Возрастная структура ценопопуляций и сырьевая фитомасса *Scutellaria baicalensis* Georgi (Lamiaceae) // Раст. ресурсы, 2007. – Т. 43, вып. 4. – С. 23–32.
- Животовский Л.А. Онтогенетическое состояние, эффективная плотность и классификация популяций // Экология, 2001. – № 1. – С. 3–7.
- Зверев А.А. Информационные технологии в исследованиях растительного покрова. – Томск: ТМЛ-Пресс, 2007. – 304 с.
- Злобин Ю.А., Скляр В.Г., Клименко А.А. Популяции редких видов растений: теоретические основы и методика изучения. – Сумы: Университетская книга, 2013. – 439 с.

Конспект флоры Азиатской России: Сосудистые растения / Л. И. Малышев [и др.]; под ред. К. С. Байкова. – Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2012. – 640 с.

Одум Ю. Экология. – М.: Мир, 1986. – Т. 2. – 209 с.

Селютина И.Ю., Санданов Д.В. Онтогенез *Gueldenstaedtia verna* (Georgi) Boriss. (Fabaceae) в Забайкалье // Растительный мир Азиатской России, 2012. – № 1(9). – С. 26–32.

Цаценкин И.А., Дмитриева С.И., Беляева Н.В., Савченко И.В. Методические указания по экологической оценке кормовых угодий лесостепной и степной зон Сибири по растительному покрову. – М., 1974. – 247 с.

Angert A.L. The niche, limits to species' distributions, and spatiotemporal variation in demography across the elevation ranges of two monkeyflowers // Proceedings of the National Academy of Sciences, 2009. – Vol. 106. – P. 19693–19698.

Hammer Ø., Harpe D.A.T., Ryan P.D. PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis // Palaeontologia Electronica, 2001. – No. 4(1). – 9 p.

Hill M.O., Gauch H.G. Detrended correspondence analysis: an improved ordination technique // Vegetatio, 1980. – Vol. 42. – P. 47–58.

Miriti M.N. Ontogenetic shift from facilitation to competition in a desert shrub // Journal of Ecology, 2006. – Vol. 94. – P. 973–979.

SUMMARY

The phytocoenotic confinement and population characteristics of *Gueldenstaedtia verna* (Georgi) Boriss. and *Scutellaria baicalensis* Georgi have been studied. Key parameters of coenopopulations, such as density, ontogenetic indices and species abundance at the community have been analyzed. Ecological statuses of communities were important in defining of optimal conditions for the species. Data obtained gave an opportunity to reveal optimal habitats in the different part of the species distribution.