



УДК 581.526.422.3(571.6)

**Эколого-биологические исследования ценопопуляций
Vupleurum longiradiatum Turcz. как одного из видов дубравной
свиты на юге российского Дальнего Востока**

**Ecological and biological study of coenopopulations of
Vupleurum longiradiatum Turcz., a species from oak-forest suite
in the south of Russian Far East**

Е. А. Бисикалова

E. A. Bisikalova

ФГБУН Биолого-почвенный институт ДВО РАН, пр-т 100-лет Владивостоку, 159, г. Владивосток, 690022, Россия
Institute of Biology and Soil Science, Far Eastern Branch of Russian Academy of Sciences, Stoletiya street, 159,
Vladivostok, 690022, Russia. E-mail: bisikalovae87@mail.ru

Ключевые слова: *Vupleurum longiradiatum*, коенопопуляция, виды дубравной свиты, онтогенетический период.
Key words: *Vupleurum longiradiatum*, ценопопуляции, виды дубравной свиты, онтогенетический период.

Аннотация. Изучен онтоморфогенез *Vupleurum longiradiatum*. Онторморфогенез рассмотрен в онтогенетических периодах. Впервые при исследовании пространственной структуры ценопопуляций применена методика анализа точечных мозаик (Ukhvatkina, Omelko, 2011), основанная на использовании парной корреляционной функции (Wiegand, Moloney, 2004). В результате, выявлены закономерности пространственной организации ценопопуляций *Vupleurum longiradiatum* на ценоотическом и ландшафтном уровнях и осуществлена оценка связи ценопопуляций со структурой древесного яруса. Определена зависимость встречаемости *Vupleurum longiradiatum* от параметров местообитаний и сообществ на региональном уровне.

Summary. We studied ontomorphogenesis of *Vupleurum longiradiatum*. Ontomorphogenesis has been considered in developmental periods. For the first time in the study of the spatial structure of coenopopulations we used the technique of analysis of point mosaics (Ukhvatkina, Omelko, 2011), based on the use of the pair correlation function (Wiegand, Moloney, 2004). As a result, we identified regularities of the spatial organization of coenopopulations of *Vupleurum longiradiatum* on coenotic and landscape levels and carried the assessment of communication of the coenopopulations with

the structure of the tree layer. We defined the correlation between of the occurrence *Vupleurum longiradiatum* and the parameters of habitats and communities at the regional level.

Введение

Юг российского Дальнего Востока – это уникальная по широте спектра в природно-климатическом и флористическом отношении территория. Здесь обнаружены почти все типы и формации растительности, характерные для умеренной и частично арктической области. Формация дубняков (*Quercus mongolica* Fisch. ex Ledeb.) является одной из наиболее распространённых (Menickij, 1984). На российском Дальнем Востоке ареал дуба монгольского простирается от южных границ Приморского края на север до 52° с. ш., охватывая большую часть бассейна реки Амур. На протяжении всего своего обширного ареала дубовые леса характеризуются наличием в ценофлоре хорошо интегрированного ядра, составляющего дубравный ценоэлемент (Dobrynin, 2000; Ilinskaya, Brysova, 1965; Sochava, 1946; Verholat, 1990, 1996; Verholat et al., 1980; Verholat,

Krylov, 1982), включающий древесные, кустарниковые и травянистые виды.

Формирование ценоэлементов флоры, как следствие связи растений в фитоценозе по своему происхождению, может быть двоякого рода. В первом случае связь осуществляется в результате совместной эволюции видов в фитоценозе. В течение длительного филогенеза растения приспособляются к среде, создаваемой всем фитоценозом, но в первую очередь его эдификаторами. Данный процесс получил название филоценогенез (Sochava, 1946; Sukachev, 1944). Во втором случае объединяются виды со сходными экологическими и фитоценологическими особенностями, которые в процессе расселения встречаются и сосуществуют в наиболее подходящей по комплексу условий ассоциации. Этот процесс называется селектоценогенезом (Sukachev, 1944).

Комплекс видов, составляющих дубравный ценоэлемент, несомненно, формировался в дубовых лесах в процессе филоценогенеза. Данный комплекс видов был с дубовыми лесами в течение всего периода их существования (Sochava, 1946) и проявляется в современных дубовых лесах во всех частях ареала дуба монгольского. Поэтому в данной работе используется понятие дубравная свита в смысле предложенного Г. М. Зозулиным (Zozulin, 1955) понятия «историческая свита растительности». Общий характер видов дубравной свиты определяется ксерофильностью, умеренным светолюбием и устойчивостью к пожарам. Растения, входящие в дубравную свиту, не представляют однородной растительной группировки прошлого.

Для выявления факторов формирования и устойчивости дубравного комплекса видов в современных эколого-климатических условиях в естественных и антропогенных сообществах дуба монгольского необходимо понять, какие адаптационные характеристики им свойственны, как они проявляются на различных стадиях онтогенеза и каковы их взаимоотношения с главным ценозообразователем – дубом монгольским. Для этого нами была изучена биология ценопопуляций двенадцати видов трав дубравной свиты (Bisikalova, 2013). В данной работе рассмотрены эколого-биологические особенности ценопопуляций одного представителя дубравного комплекса – *Bupleurum longiradiatum* Turcz. (Apiaceae Lindl.).

Цель настоящей работы – определить закономерности формирования ценопопуляций *B. longiradiatum* в условиях юга российского Дальнего

Востока. Для этого необходимо изучить онтоморфогенез, выявить закономерности пространственной организации ценопопуляций на ценологическом и ландшафтном уровнях, осуществить оценку связи ценопопуляций со структурой древесного яруса и определить зависимость встречаемости *B. longiradiatum* от параметров местообитаний и сообществ на региональном уровне.

Материалы и методы

Объект исследования – *B. longiradiatum*, многолетнее травянистое короткокорневищное симподиально нарастающее растение с полурозеточным прямостоячим удлинённым побегом. Растёт в дубовых и реке в смешанных лесах.

В качестве основного подхода к исследованию используется комбинация методов экобиоморфологии, биологии ценопопуляций и фитоценологии, с учётом хорологических и экологических особенностей, позволяющих дать наиболее точные характеристики процессов адаптивной эволюции *B. longiradiatum* и интегрирования его в хорошо выраженном дубравном комплексе.

Номенклатура дана по С. К. Черепанову (Cherepanov, 1995).

1. Онторморфогенез

Одним из основных направлений исследований онтоморфогенеза является изучение жизненных форм растений. Жизненные формы представляют собой не только внешний облик растения, но и ряд их биологических особенностей, таких как: длительность жизни, ритм развития, способ питания и способы размножения (Serebryakov, 1962). В процессе эволюции растения приспособляются к определённому типу местообитания, в нашем случае – к дубовым лесам, поэтому, жизненные формы представляют адаптации растений к эколого-фитоценологическим условиям дубняков.

Жизненность любой ценопопуляции определяется процессами самоподдержания, которые являются основой всех биологических процессов. Поэтому целесообразно рассматривать жизненные формы в различных онтогенетических состояниях (онтоморфогенез) или, как в данной работе, онтогенетических периодах: прегенеративном, который разделён на первую и вторую фазы (V1, V2), генеративном (G) и сенильном (S) (далее в тексте указаны только индексы онтогенетических периодов).

Онтогенетические периоды выделены на основании установленного комплекса качественных (состояние корневой системы, форма

листовой пластинки и опушения и др.) и количественных (число и размер листьев, число и высота побегов и др.) морфологических признаков (Rabotnov, 1950). Для описания биоморфологии разновозрастных особей, растения выкапывались, тщательно очищались. Биометрическую характеристику растений каждого онтогенетического периода составляли на основании измерений 10–15 особей. Полученные биометрические показатели обрабатывались статистически: определялось среднее арифметическое и стандартное отклонение и доверительный интервал.

2. Встречаемость *B. longiradiatum* в основных лесных единицах растительности юга Дальнего Востока

Исходными данными послужили геоботанические описания (1200 оригинальных геоботанических описаний), хранящиеся в фитоценологии сектора геоботаники Биолого-почвенного института ДВО РАН, выполненные в различных лесных формациях и послужившие основой для создания классификационных построений (Krestov et al., 2006, 2009).

3. Зависимость встречаемости *B. longiradiatum* от параметров местообитаний и сообществ на региональном уровне

Исходными данными для определения наиболее благоприятных для *B. longiradiatum* типов местообитаний также послужили геоботанические описания сектора геоботаники. Были отобраны описания (всего 636 оригинальных геоботанических описаний), в которых отмечено присутствие *B. longiradiatum*, и проведён регрессионный анализ, в результате которого определены сила связи между встречаемостью *B. longiradiatum* и основными качественными и количественными параметрами местообитаний (широта (Lat), долгота (Lon), высота над уровнем моря (Ele), экспозиция склона (равнины (FL), север (N), северо-восток (NE), восток (E), юго-восток (SE), юг (S), юго-запад (SW), запад (W), северо-запад (NW)), крутизна склона (Slo)) и параметрами сообществ (проективное покрытие дуба монгольского (Qm), проективное покрытие древесного яруса (Tree), проективное покрытие кустарникового яруса (Shrub)). Геоботанические описания проведены на территории России (южный Сихотэ-Алинь: р. Большая Уссурка, р. Бикин, г. Литовка, Лазовский заповедник) (авторы описаний Е. А. Бисикалова, П. В. Крестов, В. П. Верхолат), Южной Кореи (авторы описаний Song J.-S. et al., Kim J.-W., Krestov P. V.) и

Китая (авторы описаний You H. M. et al., Takeda Y. et al., Kim J.-W., Krestov P. V.). Расчёт линейных уравнений множественной регрессии проведён при помощи компьютерной программы Statistica 10.

4. Размещение растений в ценопопуляциях относительно друг друга и относительно крон деревьев

Для изучения пространственной организации ценопопуляций, в дубовых лесах были заложены три геоботанические пробные площади размером 30 × 30 м, в течение полевого сезона 2012 г. Как уже было сказано выше, территория юга российского Дальнего Востока характеризуется большим разнообразием климатических, орографических, фитоценологических и прочих экологических условий, поэтому целесообразно рассматривать пространственную организацию ценопопуляций в различных географических районах, где экологические условия отличны. Пробные площади располагались на юге Приморского края в Горнотаёжной станции ДВО РАН (43°45' с. ш. 132°06' в. д.) (пробная площадь № 1), в Амурской области в ГПЗ «Хинганском» (49°10' с. ш. 130°22' в. д.) (пробная площадь № 2) и в Тернейском р-не Приморского края в ГПБЗ «Сихотэ-Алинском» (урочище Благодатное) (44°57' с. ш. 136°33' в. д.) (пробная площадь № 3). Условно, юг Приморского края характеризуется зональными местообитаниями лесов из дуба монгольского, Хинганский заповедник характеризует территорию юга Дальнего Востока с наиболее выраженным континентальным климатом, Сихотэ-Алинский заповедник характеризует континентальную прибрежную часть юга Дальнего Востока. *B. longiradiatum* на юге Приморского края – это обычный вид, но на пробной площади, расположенной в Горнотаёжной станции, не был отмечен, поэтому в анализе пространственной организации ценопопуляций на юге Приморского края не участвовал.

Обозначение пробных площадей производилось по периметру маркировочными лентами. Далее разбивали площадь на полосы шириной по 2 метра (всего 15 полос). Каждая полоса разбивалась на квадраты 2 × 2 метра, которые в свою очередь разбивались на квадраты (учётные площадки) 0,5 × 0,5 метров (в сумме 10800 учётных площадок) для более точного сбора данных. На каждой пробной площади проводили полное геоботаническое описание, указывали световые окна и зарисовывали травяные синусии (Ponyatovskaya, 1964).

Картирование травянистых видов дубравной свиты проводилось при помощи учёта каждого побега (счётная единица побег) с отнесением их к соответствующему онтогенетическому периоду (V1, V2, G и S онтогенетические периоды) на учётных площадках $0,5 \times 0,5$ метров.

Картирование кустарникового яруса. Для каждого кустарника указывалось видовое название и проективное покрытие на квадратах 1×1 метр.

Картирование древесного яруса. На пробных площадях определялись координаты деревьев и указывались их видовые названия.

Метод анализа точечных мозаик (Omelko, Ukhvatkina, 2013; Ukhvatkina, Omelko, 2011; Wiegand, Moloney, 2004) был привлечён для выявления особенностей размещения растений относительно друг друга и относительно деревьев. Данная методика для изучения пространственной организации ценопопуляций травянистых видов была применена впервые. Анализ проводился с помощью программного обеспечения Pro-gramita (http://www.oesa.ufz.de/towi_programita.html#ring). Для тестирования эффектов в данной работе использовались следующие нуль-модели: процесс кластеризации (cluster process); гетерогенный случайный процесс (heterogeneous Poisson process); процесс независимого размещения элементов двух мозаик (toroidal shift). При использовании каждая нуль-модель имеет свое значение. Так с помощью cluster process (CL) было протестировано распределение элементов в кластере (проверено, как расположены растения – случайным образом, разрежено или сгруппировано). Модель heterogeneous Poisson process (HP) использовался в случае однородности элементов мозаики (однородности произрастания растений). При использовании toroidal shift (TSH) мы смотрели, совпадает ли размещение групп отдельных видов растений или они расположены в разных местах. Данная нуль-модель использовалась для оценки связи ценопопуляций *B. longiradiatum* со структурой древесного яруса.

Анализы пространственной организации ценопопуляций *B. longiradiatum* проходили в трёх направлениях: 1) анализ однородности размещения растений; 2) анализ однородности размещения растений в онтогенетических периодах; 3) анализ независимости расположения растений относительно деревьев. Анализы не проводились, если численность побегов не превышала 30 штук на пробной площади.

В проведении анализов была использована парная корреляционная функция (Grabarnik,

2010; Wiegand, Moloney, 2004; Wiegand et al., 2007), основанная на подсчете пар точек, расстояние между которыми не превышает некоторое значение:

$$g(r) = (1/2\pi r) * (dK(r)/dr),$$

где $K(r)$ – K -функция Рипли (Ripley, 1976), r – расстояние между парами точек мозаики. Эта функция предназначена для анализа эффектов второго порядка в точечных мозаиках (Ukhvatkina, Omelko, 2011). В процессе анализа строился график эмпирической функции $g(r)$, который затем дополнялся доверительными интервалами, построенными с использованием метода Монте-Карло (Stoyan D., Stoyan H., 1994). По положению линии функции $g(r)$ относительно доверительных интервалов можно говорить о наличии или отсутствии связей между исследуемыми элементами. В случае если график выходит за пределы доверительного интервала выше линии $E12+$, это говорит о сгруппированности исследуемых элементов. Если график ниже линии доверительного интервала $E11-$, то это значит, что элементы мозаики избегают произрастания друг с другом. Нахождение графика в пределах доверительных интервалов говорит о независимом расположении элементов мозаики.

Результаты и их обсуждение

По характеру распространения *B. longiradiatum* относится к маньчжурскому типу геоэлемента и к даурско-японско-маньчжурскому геоэлементу (Verholat, Krylov, 1982). На территории России ареал вида схож с ареалом дуба монгольского, кроме Приаргуны, где *B. longiradiatum* не растёт и острова Сахалин, где дуб монгольский встречается фрагментарно в центре острова, на мысе Крильон и в районе с. Стародубское (Chernyaeva, 1974; Tolmachyov, 1955), а *B. longiradiatum* распространён повсеместно. На территории Японии и Кореи вид так-же встречается. В Китае вид распространён от северо-восточных провинций (Хэйлуцзян, Цзилинь и Ляонин) до западных (Внутренняя Монголия и Гуаньсу) узкой полосой (Ohwi, 1965; Pimenov, 1987; She, Watson, 2005;).

Распространение *B. longiradiatum* в основных лесных единицах растительности юга Дальнего Востока

Продромус лесов с участием *Quercus mongolica* на юге Дальнего Востока до уровня порядка

(Krestov, 2006; Krestov et al., 2006). Обозначение высших единиц растительности: I – класс; I-A – порядок.

I. *Vaccinio-Piceetea* Br.-Bl. in Br.-Bl. et al. 1939

I-A. *Abieti-Piceetalia jesoensis* Miyawaki, Ohba et Okuda 1968

II. *Quercu mongolicae-Betuletea davuricae* Ermakov et Petelin 1997

II-A. *Quercu mongolicae-Betuletalia davuricae* Ermakov 1997

II-B. *Lespedezo bicoloris-Quercetalia mongolicae* Krestov et al. 2006

III. *Quercetea mongolicae* Song ex Krestov et al. 2006

III-A. *Tilio amurensis-Pinetalia koraiensis* Kim ex Krestov et al. 2006

III-B. *Aceri pseudosieboldiani-Quercetalia mongolicae* Song ex Takeda et al. 1994

Присутствие видов дубравной свиты в различных лесных единицах растительности может говорить об их ценогическом характере и экологической принадлежности. Из проанализированных лесных единиц растительности умеренной зоны Восточной Азии видно, что *B. longiradiatum*, распространён не только в дубовой, но и в других лесных формациях (рис. 1). В то же вре-

мя разные формации различаются по встречаемости в них *B. longiradiatum*.

Наибольшая встречаемость *B. longiradiatum* отмечена в дубовых лесах порядка *Lespedezo-Quercetalia mongolicae*. Здесь вид отмечен в 45 % случаев. Именно дубовые леса являются основным типом местообитания для вида. В кедрово-широколиственных лесах порядка *Tilio-Pinetalia koraiensis* и континентальных лесах порядка *Quercu-Betuletalia davuricae* *B. longiradiatum* встречается в 27 % и 23 % случаев соответственно. Встречаемость вида с достаточно высокой стабильностью в лесах данных типов говорит о его экологической пластичности, способности выживать как в сухих и холодных континентальных условиях, так и в условиях с более мягким климатом. Встречаемость *B. longiradiatum* в более южных островных дубравах порядка *Aceri-Quercetalia mongolicae* незначительная, не превышает 5 %. Это может говорить о том, что тёплый климат (ближе к субтропическому), неблагоприятен для нормального роста и развития растений *B. longiradiatum*. В бореальных лесах порядка *Abieti-Piceetalia jesoensis* вид не был отмечен, что также может говорить о неподходящих холодных условиях для вида.

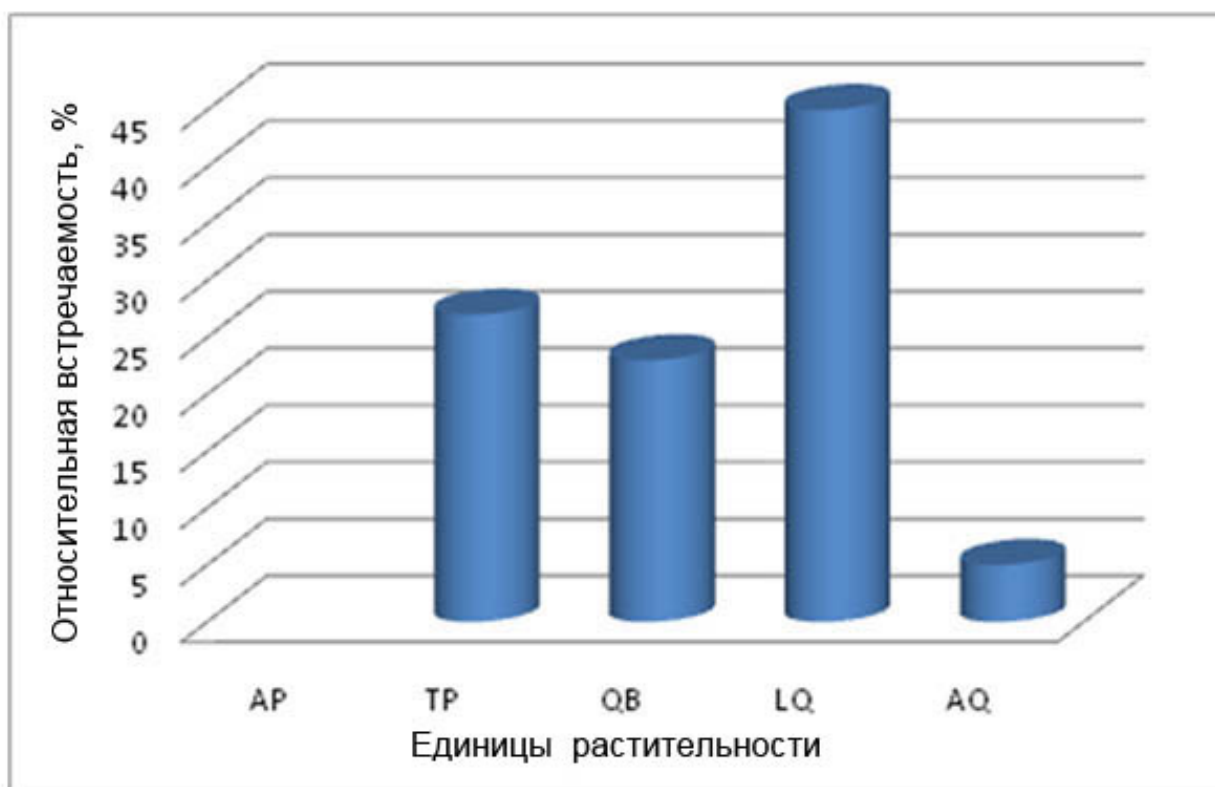


Рис. 1. Относительная встречаемость *B. longiradiatum* в основных лесных единицах растительности (порядках) юга Дальнего Востока: AP – *Abieti-Piceetalia jesoensis*; QB – *Quercu-Betuletalia davuricae*; TP – *Tilio-Pinetalia koraiensis*; LQ – *Lespedezo-Quercetalia mongolicae*; AQ – *Aceri-Quercetalia mongolicae*.

Зависимость встречаемости *B. longiradiatum* от параметров местообитаний и типа сообществ на юге Дальнего Востока

Знания особенностей роста растений в экологически-различных местообитаниях являются фундаментальными для геоботаники и лесоведения в целом (Krestov, 1998). *B. longiradiatum* на юге Дальнего Востока распространён на огромной территории, в связи, с чем местообитания, в которых отмечен вид, имеют различные экологические особенности. Не исключено, что одни местообитания являются основными для вида, а другие второстепенными, где растения встречаются редко. В результате регрессионного анализа были определены сила связи между встречаемо-

стью *B. longiradiatum* и основными параметрами местообитаний и параметрами сообществ.

Результаты анализов линейных уравнений множественной регрессии показали, что связь между встречаемостью *B. longiradiatum* и параметрами местообитаний и сообществ статистически достоверна, но сила связи низкая. Проанализированные параметры местообитаний и сообществ объясняют 9 % варьирования параметра встречаемости (табл. 1). Тем не менее, это согласуется с вкладом переменных, описывающих характеристики местообитания, в распределение видов в сообществах (Qian et al., 2003) и позволяет говорить о закономерностях распределения растений в лесных формациях юга Дальнего Востока.

Таблица 1

Линейные уравнения множественной регрессии зависимости встречаемости *Bupleurum longiradiatum* от параметров местообитаний и сообществ

| Модель | R ² | SS | df | p |
|---|----------------|--------|-----|---|
| $VI = -0,8025 + 0,0120 (\text{Lat}) + 0,0001 (\text{Ele}) - 0,0029 (\text{Slo}) + 0,0029 (\text{Qm}) + 0,0018 (\text{Shrub})$ | 0,0928 | 44,951 | 529 | 0 |

Примечание: VI – *B. longiradiatum*; обозначения параметров местообитаний и параметров сообществ в тексте (материалы и методы).

Ареал *B. longiradiatum* обширный и охватывает как субтропический, так и умеренный климатический пояс. Климатические условия субтропического климатического пояса неподходящие для нормального роста ксеромезофильных растений, поэтому на севере своего распространения вид встречается чаще. В горной области, где наблюдаются резкие перепады температур, встречаемость *B. longiradiatum* также увеличивается, только не на крутых склонах, а на более равнинной территории. Встречаемость вида возрастает с увеличением проективного покрытия дуба монгольского. Хорошо развитый в дубовых лесах кустарниковый ярус способствует увеличению встречаемости вида, что может говорить о его умеренной гелиофитности. Относительно других параметров местообитаний и сообществ вид растёт независимо.

Онторморфогенез

Bupleurum longiradiatum – это короткокорневищное растение с полурозеточным прямоствольным удлинённым побегом. На разных стадиях онтогенеза растения имеют различные морфологические и биологические особенности. Темп развития растений, а также жизненные формы,

сформированные на разных стадиях онтогенеза, оказывают огромное влияние на развитие ценопопуляций и на адаптации их к окружающей среде, поэтому важно изучение онтоморфогенеза растений.

Растения в V1 онтогенетическом периоде представляют собой один развивающийся побег и слаборазвитую корневую систему. Высота растений до 7 см. Побеги розеточные. Стебли укороченные, с листьями до трёх штук. Листорасположение двурядное. Листья небольшие, ланцетные, на верхушке коротко-заострённые, цельнокрайные, суженные в узкий и длинный черешок. Жилкование листьев дуговое. Корень нитевидный, 6–7 см длины (рис. 2V1; табл. 2). В V1 онтогенетическом периоде растения прибывают до двух лет.

Растения V2 онтогенетического периода достигают 28 см высоты. Побеги растений V2 онтогенетического периода морфологически сходны с побегами растений S онтогенетического периода. Побеги розеточные. Стебли укороченные. Листорасположение двурядное. Листья крупные, цельнокрайные, в числе от 3 до 6 штук, яйцевидно-продолговатые или широколанцетные, суженные в узкий и длинный черешок. Жилкование листьев дуговое. В V2 онтогенетическом



Рис. 2. Онторморфогенез *Bupleurum longiradiatum*. Обозначения онтогенетических периодов указаны в тексте (рис. автора).

периоде начинает формироваться корневище. К концу V2 онтогенетического периода корневище увеличивается до 0,6 см в диаметре, приобретая облик корневища взрослого генеративного растения (рис. 2V2; табл. 2). По числу сохранившихся на корневище «годовых рубцов» (Rabotnov, 1960), возраст *B. longiradiatum* в V2 онтогенетическом периоде может достигать 46 лет.

В G онтогенетическом периоде побеги растений высокие. Как правило, отдельная особь в G онтогенетическом периоде представляет от одного до нескольких розеточных и удлинённых простых побегов. Удлинённые побеги достигают 108 см высоты. Стебли простые, неопушённые, тонкоребристые, густооблиственные. Листорасположение очерёдное. Нижние стеблевые ли-

Таблица 2

Биометрические показатели морфологических признаков разновозрастных особей *Bupleurum longiradiatum*

| Признаки | Онтогенетические периоды | | | |
|--------------------------------|--------------------------|------------|-------------|------------|
| | V1 | V2 | G | S |
| Высота побега, см | 6,3 ± 0,6 | 19,6 ± 7,7 | 103,4 ± 3,8 | 26,4 ± 3,1 |
| Число листьев, шт. | 2,0 ± 1,0 | 4,0 ± 1,0 | 14,0 ± 6,0 | 8,0 ± 3,0 |
| Длина корня, см | 4,7 ± 2,0 | – | – | – |
| Длина корневища, см | – | 5,2 ± 0,6 | 7,6 ± 1,8 | 5,1 ± 1,5 |
| Дл. ниж-х стебл-х лис-ев, см | – | – | 12,2 ± 3,4 | 12,8 ± 5,8 |
| Шир. ниж-х стебл-х лис-ев, см | – | – | 2,9 ± 0,9 | 2,3 ± 1,1 |
| Дл. верх-х стебл-х лис-ев, см | – | – | 3,4 ± 2,1 | – |
| Шир. верх-х стебл-х лис-ев, см | – | – | 0,7 ± 0,5 | – |
| Дл. черешка прик-го листа, см | 2,6 ± 0,6 | 8,1 ± 4,1 | 11,5 ± 3,3 | 9,5 ± 4,1 |
| Дл. прикорневого листа, см | 2,0 ± 0,7 | 4,9 ± 1,7 | 10,4 ± 3,1 | 9,8 ± 4,2 |
| Шир. прикорневого листа, см | 0,6 ± 0,3 | 2,1 ± 1,2 | 2,8 ± 1,4 | 2,1 ± 1,5 |
| Число соцветий, шт. | – | – | 11,0 ± 2,0 | – |

Примеч.: первое значение – среднее число; второе значение – стандартное отклонение; обозначения онтогенетических периодов указаны в тексте.

ства крупные, яйцевидно-продолговатые или широколанцетные, суженные в узкий и длинный черешок. Срединные листья сидячие, лировидные, у основания сердцевидные. Верхние стеблевые листья мелкие, сидячие, яйцевидные, у основания широкосердцевидные. Листорасположение у розеточных побегов двурядное. Листья крупные, яйцевидно-продолговатые или широколанцетные, суженные в узкий и длинный черешок. Жилкование листьев дуговое. Соцветия зонтик (Рименов, 1987). Корневище короткое, утолщённое, до 1 см в диаметре (рис. 2G; табл. 2).

Побеги растений S онтогенетического периода розеточные. Стебли укороченные. Листорасположение двурядное. Высота побегов до 30 см. Количество листьев до 10 штук. Листья крупные, цельнокрайные, яйцевидно-продолговатые или широколанцетные, суженные в узкий и длинный черешок. Жилкование листьев дуговое. В начале S онтогенетического периода корневище сходно с корневищем генеративных растений, к концу периода корневище почти полностью разрушено (рис. 2S; табл. 2).

Пространственная организация ценопопуляций видов дубравной свиты

Многие травянистые растения в ценопопуляциях растут неоднородно. Неоднородность распределения растений может объясняться множеством факторов, например способами размножения растений, экологическими условиями (увлажнение, рельеф, затенённость кронами деревьев и др.), межвидовой конкуренцией и прочими. Анализ пространственной организации

ценопопуляций позволит понять некоторые закономерности их формирования и динамику в пространстве и во времени.

Пространственная организация ценопопуляций в ГПЗ «Хинганском» (пробная площадь № 2)

Пробная площадь № 2 расположена в разнотравном типе дубового леса. Экспозиция склона восточная, уклон $\approx 7^\circ$. Размер пробной площади 30 × 30 м. Травяной покров образует 30 видов, из них семь видов относятся к дубравной свите. Осоки занимают небольшую долю от общего травяного покрова пробной площади. В основном травяной покров слагают разнотравные виды, особенно *Thalictrum filamentosum*, *Lathyrus humilis*, *Pteridium aquilinum*, *Dictamnus dasycarpus*, *Hemerocallis middendorffii*. Общее проективное покрытие травяного яруса 33,5 %. В кустарниковом ярусе отмечено 10 видов, в древесном один вид – *Quercus mongolica*. Общее проективное покрытие древесного и кустарникового яруса 70 % и 19 % соответственно.

В результате анализа однородности размещения растений были выявлены взаимосвязанные группы особей до 1 м в диаметре (рис. 3, 4A). Растения *B. longiradiatum* короткокорневищные, подземными органами отдельные особи не связаны. Возникает вопрос, в результате чего была определена связь между элементами мозаики (особями)? Проведя анализ однородности размещения растений в онтогенетических периодах, были определены взаимосвязанные группы особей только V2 онтогенетического периода (рис.

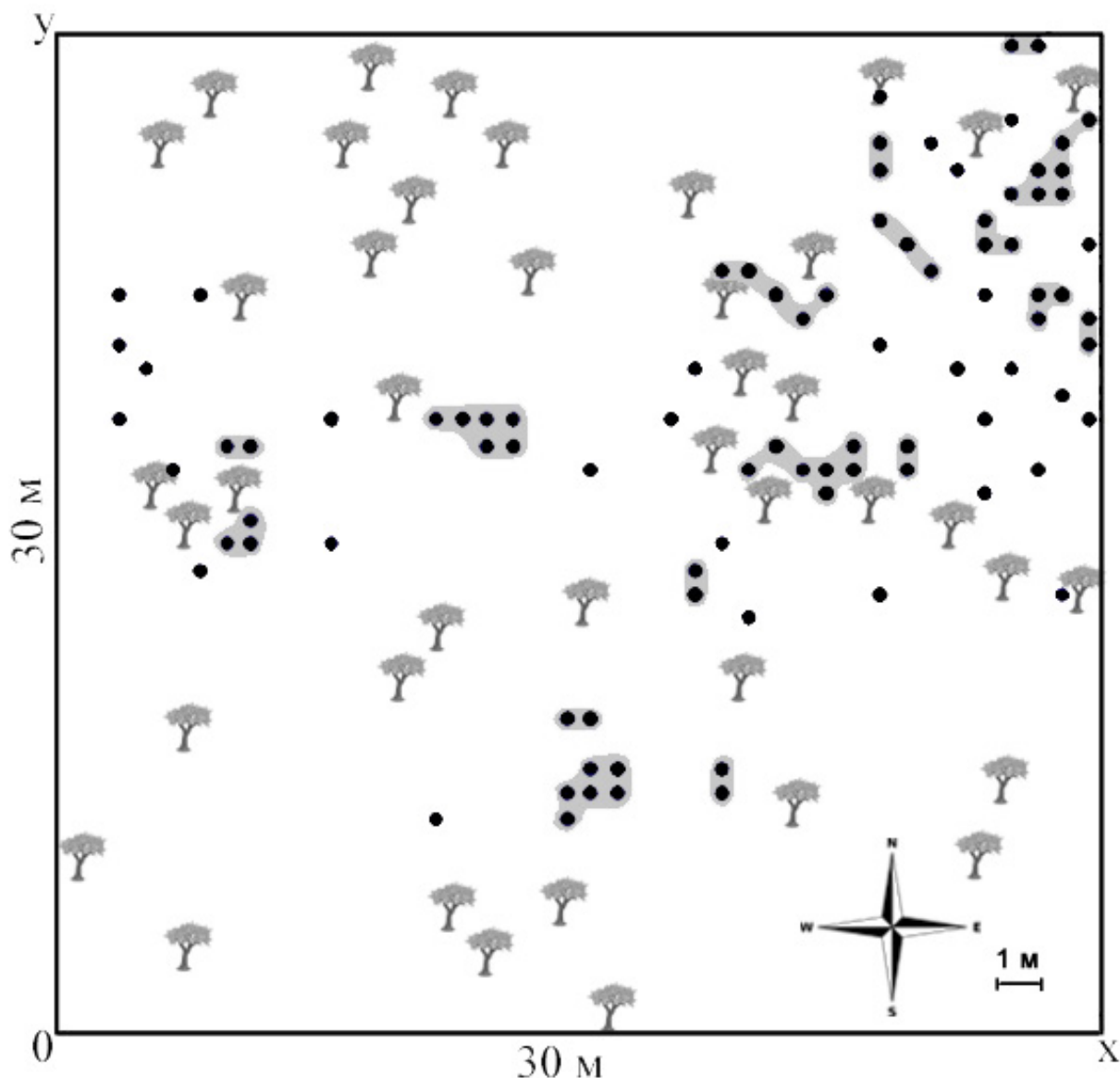


Рис. 3. Расположение растений *Bupleurum longiradiatum* относительно друг друга на пробной площади № 2.

4Б). Эту связь уже можно объяснить биологически. Как уже было выяснено в результате анализа онтоморфогенеза, растения *B. longiradiatum* в V2 онтогенетическом периоде пребывают до 46 лет. В этот длительный промежуток времени, который длится большую часть онтогенеза вида, ежегодно ценопопуляции пополняются молодыми особями V2 онтогенетического периода. В результате ценопопуляции составляют особи разных абсолютных возрастов V2 онтогенетического периода, являющихся, вероятно, потомками одного материнского растения. К генеративному онтогенетическому периоду (G) связь между особями теряется (рис. 4В). Для растений V1 и S онтогенетических периодов анализ не проводился в связи с недостаточной численностью особей на пробной площади.

Относительно деревьев *B. longiradiatum* растёт независимо (рис. 3, 4Г). Как выяснено из предыдущих анализов, *B. longiradiatum* – это экологически пластичный вид с хорошими адаптивными признаками (утолщённое корневище, высокий густооблиственный побег, крупные листовые пластинки). Приспособленность вида для выживания в экологически различных местообитаниях, позволяет расти ему, как под кронами деревьев, так и в окнах древостоев, независимо.

Пространственная организация ценопопуляций в ГПБЗ «Сихотэ-Алинском» (пробная площадь № 3)

Пробная площадь № 3 расположена вблизи побережья Японского моря (урочище «Благо-

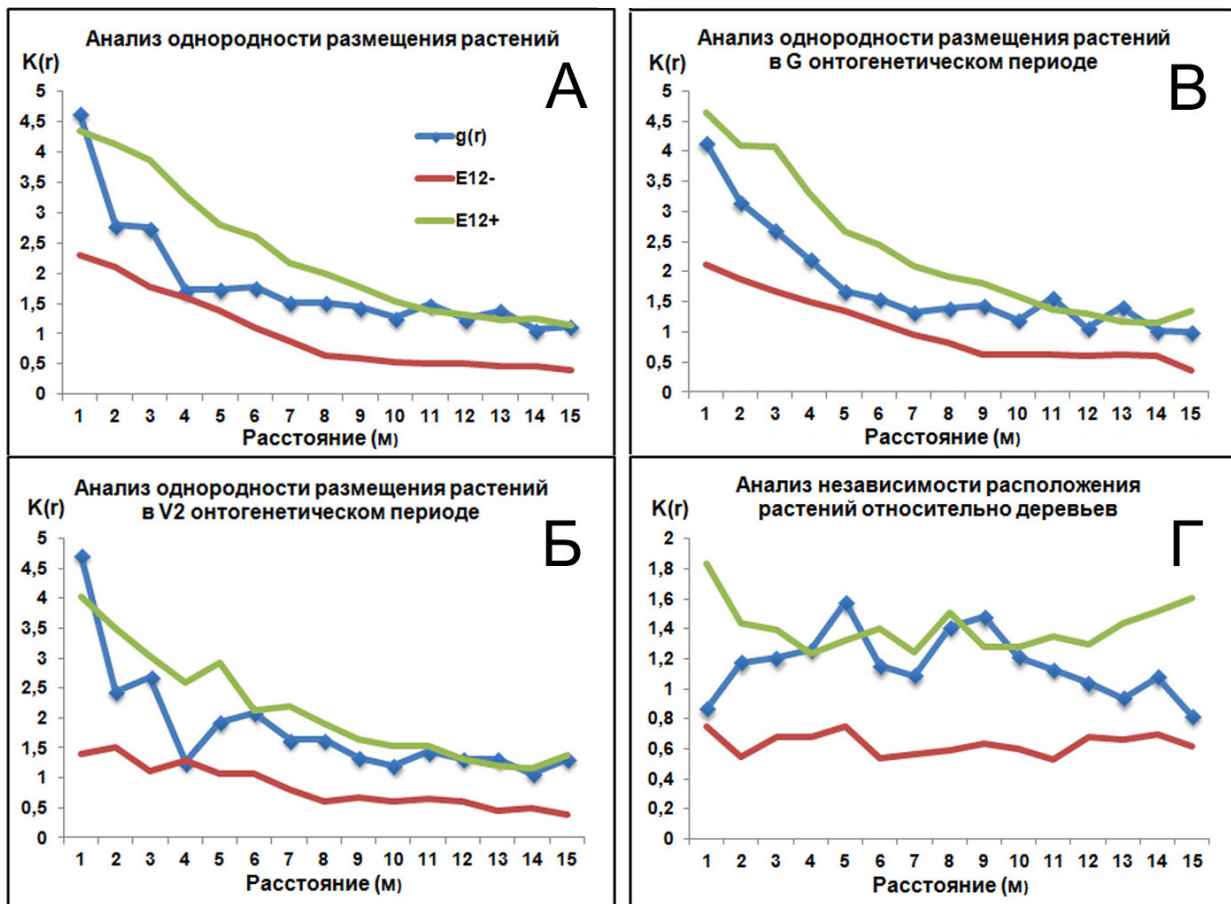


Рис. 4. Результаты анализов пространственной организации ценопопуляций *Bupleurum longiradiatum*.

датное»). Рельеф равнинный. Размер пробной площади 30×30 м. Травяной покров образуют 32 вида, из них 7 видов относятся к дубравной свите. Общее проективное покрытие травяного яруса 51,12 %. В кустарниковом ярусе отмечено 8 видов, в древесном – 4 вида. Общее проективное покрытие древесного и кустарникового яруса 85 % и 34,3 % соответственно.

В Тернейском районе *B. longiradiatum* встречается часто, но вблизи побережья, в ветряных прибрежных дубняках почти отсутствует. На пробной площади № 3 было отмечено всего 20 особей *B. longiradiatum*, что недостаточно для проведения анализа.

Выводы

1. *B. longiradiatum*, это растение долгожитель. Большую часть онтогенеза (до 46 лет) растения пребывают в V2 онтогенетическом периоде.

2. В процессе филоценогенеза *B. longiradiatum* выработал ряд морфологических адаптивных признаков (короткое утолщённое корневище, высокий густооблиственный побег, крупные

сидячие листья), которые повышают конкурентоспособность вида в лесах.

3. Наибольшая встречаемость *B. longiradiatum* в дубовых лесах порядка *Lespedezo-Quercetalia mongolicae*. В кедрово-широколиственных лесах порядка *Tilio-Pinetalia koraiensis* и континентальных лесах порядка *Quercu-Betuletalia davuricae* вид также обычен.

4. Ценопопуляции *B. longiradiatum* в основном слагают особи V2 и G онтогенетических периодов. Растения растут группами, но внутри групп взаимосвязано растут лишь особи V2 онтогенетического периода.

5. *B. longiradiatum*, это высококонкурентный, экологически пластичный вид, адаптированный к условиям лесной зоны. В дубовых лесах растёт как под кронами деревьев, так и в окнах древостоев, независимо.

Благодарности. За помощь в проведении исследований благодарю П. В. Крестова, Т. А. Безделеву, А. М. Омелько и О. Н. Ухваткину. Работа частично была поддержана грантом РФФИ № 10-04-00985-а.

ЛИТЕРАТУРА

- Bisikalova E. A.** Biology of coenopopulations of species from oak-forest suite in the south part of Primorsky region: Diss. ... kandidata biologicheskikh nauk. – Vladivostok, 2013. – 149 p. [In Russian]. (**Бисикалова Е. А.** Биология ценопопуляций видов дубравной свиты на юге Приморского края: Дисс. ... канд. биол. наук. – Владивосток, 2013. – 149 с.).
- Cherepanov S. K.** Vascular plants of Russia and Neighboring Countries. – St. Petersburg, 1995. – 990 p. [In Russian]. (**Черепанов С. К.** Сосудистые растения России и сопредельных государств. – СПб., 1995. – 990 с.).
- Chernyaeva A. M.** Fagaceae Dum. // Determinant of higher plants of Sakhalin and the Kurile Islands [Opredelitel vysshikh rasteniy Sakhalina i Kurilskikh ostrovov]. – Leningrad: Nauka, 1974. – 145 p. [In Russian]. (**Черняева А. М.** Семейство Fagaceae Dum. – буковые // Определитель высших растений Сахалина и Курильских островов. – Л.: Наука, 1974. – 145 с.).
- Dobrynin A. P.** The oak forests of the Russian Far East // Proceedings of the Botanical gardens of the FEB RAS [Trudy botanicheskikh sadov DVO RAN]. – Vladivostok, 2000. – Т. 3. – 259 p. [In Russian]. (**Добрынин А. П.** Дубовые леса российского Дальнего Востока // Тр. ботанических садов ДВО РАН. – Владивосток: Дальнаука, 2000. – Т. 3. – 259 с.).
- Grabarnik P. Ja.** Analysis of the horizontal structure of the stand: A model approach // Russian Journal of Forest Science [Lesovedenie], 2010. – No. 2. – P. 77–85 [In Russian]. (**Грабарник П. Я.** Анализ горизонтальной структуры древостоя: модельный подход // Лесоведение, 2010. – № 2. – С. 77–85).
- Ilinskaya S. A., Brysova L. P.** Forests Zeya Priamurja. – Moscow: Nauka, 1965. – 210 p. [In Russian]. (**Ильинская С. А., Брысова Л. П.** Леса Зейского Приамурья. – М.: Наука, 1965. – 210 с.).
- Krestov P. V.** Relationships Between Site Index of Major Tree Species in the ESSF Zone and Ecological Measures of Site Quality // Scientia Silvica, 1998. – No. 23. – P. 1–3.
- Krestov P. V.** Vegetation and phytogeographical lines of the North Pacific: Summary of D Biol Thesis [Avtoreferat dissertacii ... doktora biologicheskikh nauk]. – Vladivostok, 2006. – 42 p. [In Russian]. (**Крестов П. В.** Растительный покров и фитогеографические линии северной Пацифики: Автореф. дисс. ... докт. биол. наук. – Владивосток, 2006. – 42 с.).
- Krestov P. V., Song J.-S., Nakamura Y., Verkholat V. P.** A phytosociological survey of the deciduous temperate forests of mainland Northeast Asia // Phytocoenologia, 2006. – Bd. 36, Hf. 1. – P. 77–150.
- Krestov P. V., Ermakov N. B., Osipov S. V., Nakamura Y.** Classification and Phytogeography of Larch Forests of Northeast Asia // Folia Geobotanica, 2009. – Vol. 44, No. 4. – P. 323–363.
- Menickij Ju. L.** Oaks Asia. – Leningrad: Nauka, 1984. – 315 p. [In Russian]. (**Меницкий Ю. Л.** Дубы Азии. – Л.: Наука, 1984. – 315 с.).
- Omelko A. M., Ukhvatkina O. N.** Sharing methods of analysis of the spatial structure and restoring the history of violations of forest stands in the study of the natural dynamics of mixed forests // Modern concepts and methods of forest ecology [Sovremennye koncepcii i metody lesnoy ekologii]. – Tomsk, 2013. – P. 119–126 [In Russian]. (**Омелько А. М., Ухваткина О. Н.** Совместное использование методов анализа пространственной структуры и восстановления истории нарушений древостоев в исследованиях естественной динамики смешанных лесов // Современные концепции и методы лесной экологии. – Томск, 2013. – С. 119–126).
- Ohwi J.** Flora of Japan [In English]. – Washington, D.C.: Smithsonian institution, 1965. – 1067 p.
- Pimenov M. G.** Apiaceae // Vascular plants of the Soviet Far East [Sosudistye rasteniya sovetского Dalnego Vostoka]. – St. Petersburg: Nauka, 1987. – Т. 2. – P. 203–277 [In Russian]. (**Пименов М. Г.** Семейство Апиáceе // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. – СПб.: Наука, 1987. – Т. 2. – С. 203–277).
- Ponyatovskaya V. M.** The account of the abundance of nature and disposition of plants in communities // Field geobotany [Polevaya geobotanika]. – Moscow–Leningrad: publishing AN SSSR, 1964. – Vol. 3. – P. 209–289 [In Russian]. (**Понятовская В. М.** Учёт обилия и характера размещения растений в сообществах // Полевая геоботаника. – М.–Л.: Изд-во АН СССР, 1964. – Т. 3. – С. 209–289).
- Qian H., Yuan X.-Y., Chou Y.-L.** Forest vegetation of Northeast China // Forest vegetation of Northeast Asia. – Dordrecht: Kluwer, 2003. – P. 181–230.
- Rabotnov T. A.** The life cycle of perennial herbaceous plants in the meadow cenoses // Works BIN AN SSSR. Series III (geobotany), 1950. – Iss. 6. – P. 7–204 [In Russian]. (**Работнов Т. А.** Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Тр. БИН АН СССР. Сер. III (Геоботаника), 1950. – Вып. 6. – С. 7–204).
- Rabotnov T. A.** Methods for determining the age and duration of life of the herbaceous plants // Field geobotany [Polevaya geobotanika]. – Moscow–Leningrad: publishing AN SSSR. – 1960. – Vol. 2. – P. 249–262 [In Russian]. (**Работнов Т. А.** Методы определения возраста и длительности жизни у травянистых растений // Полевая геоботаника. – М.–Л.: Изд-во АН СССР. – 1960. – Т. 2. – С. 249–262).
- Ripley B. D.** The second-order analysis of stationary point processes // Journal of Applied Probability, 1976. – No. 3. – P. 255–266.

Serebryakov I. G. Ecological morphology of plants. Life forms of angiosperms. – Moscow: High School, 1962. – 378 p. [In Russian]. (**Сербряков И. Г.** Экологическая морфология растений. Жизненные формы покрытосеменных растений. – М.: Высшая школа, 1962. – 378 с.).

She M., Watson M. *Vupleurum* L. // Flora of China. – Missouri botanical garden, 2005. – Vol. 14. – P. 60–74.

Sochava V. B. Questions florogenesis and phylocoenogenesis Manchurian mixed forest // Materials on the history of flora and vegetation of the USSR [Materialy po istorii flory i rastitelnosti SSSR]. – Moscow–Leningrad: publishing AN SSSR, 1946. – Iss. 2. – P. 283–320 [In Russian]. (**Соцава В. Б.** Вопросы флорогенеза и филоценогенеза маньчжурского смешанного леса // Материалы по истории флоры и растительности СССР. – М.–Л.: Изд-во АН СССР, 1946. – Вып. 2. – С. 283–320).

Stoyan D., Stoyan H. Fractals, random shapes and point fields: methods of geometrical statistics. – John Wiley and Sons, 1994. – 224 p.

Sukachev V. N. On the principles of genetic classification in biocenology // General Biology [Obshhaya biologiya], 1944. – Vol. V, No. 4. – P. 213–227. [In Russian]. (**Сукачѳв В. Н.** О принципах генетической классификации в биоценологии // Общая биология, 1944. – Т. V, № 4. – С. 213–227).

Tolmachev A. I. Geobotanical zoning Sakhalin Island. – Moscow–Leningrad: publishing AN SSSR, 1955. – 80 p. [In Russian]. (**Толмачѳв А. И.** Геоботаническое районирование острова Сахалин. – М.–Л.: Изд-во АН СССР, 1955. – 80 с.).

Ukhvatkina O. N., Omelko A. M. Undergrowth Structure and Natural Regeneration in Mixed Conifer-broadleaved Forest of the Southern Sikhote-Alin // Journal of Siberian Federal University. Biology [Zhurnal Sibirskogo Federal'nogo universiteta. Seriya Biologiya], 2011. – No. 4(3). – P. 266–280 [In Russian]. (**Ухваткина О. Н., Омелько А. М.** Структура подроста и естественное возобновление в смешанном хвойно-широколиственном лесу // Журнал Сибирского Федерального университета. Серия Биология, 2011. – № 4(3). – С. 266–280).

Verholat V. P., Krylov A. G., Pozolotina N. A. Flora oak forests of the southern Sikhote-Alin. – Moscow, 1980. – P. 153–198 [Dep. v VINITI, № 1799-79] [In Russian]. (**Верхолат В. П., Крылов А. Г., Позолотина Н. А.** Флора дубовых лесов южного Сихотэ-Алиня. – М., 1980. – С. 153–198 (Деп. в ВИНТИ, № 1799-79)).

Verholat V. P., Krylov A. G. Analysis of flora plants oak forests of the southern Sikhote-Alin // Komarovskie chtenija. – Vladivostok: DVNC AN SSSR, 1982. – Iss. XXIX. – P. 3–22 [In Russian]. (**Верхолат В. П., Крылов А. Г.** Анализ флоры сосудистых растений дубовых лесов южного Сихотэ-Алиня // Комаровские чтения. – Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1982. – Вып. XXIX. – С. 3–22).

Verholat V. P. Coenotic analysis of flora forests of the southern Sikhote-Alin // Dynamics and structure of vegetation Primorsky Krai [Dinamika i struktura rastitelnosti Primorskogo kraja]. – Vladivostok, 1990. – P. 56–102 [Dep. v VINITI, № 569-B90] [In Russian]. (**Верхолат В. П.** Ценотический анализ флоры лесов южного Сихотэ-Алиня // Динамика и структура растительности Приморского края. – Владивосток, 1990. – С. 56–102 (Деп. в ВИНТИ, № 569-B90)).

Verholat V. P. Coenoelements of forests of southern Sikhote-Alin // Research and development of landscapes of the Far East and Siberia [Issledovanie i konstruirovanie landshaftov Dalnego Vostoka i Sibiri]. – Vladivostok, 1996. – P. 54–88 [In Russian]. (**Верхолат В. П.** Ценоэлементы лесов Южного Сихотэ-Алиня // Исследование и конструирование ландшафтов Дальнего Востока и Сибири. – Владивосток, 1996. – С. 54–88).

Wiegand T., Moloney K. A. Rings, circles and null-models for point pattern analysis in ecology // Oikos, 2004. – No. 104. – P. 209–229.

Wiegand T., Gunatilleke S., Gunatilleke N. Species association in a heterogeneous Sri Lankan dipterocarp forest // The American Naturalist, 2007. – No. 170. – P. 77–95.

Zozulin G. M. The relationship of forest and grass vegetation in the Central Chernozem state reserve // Proceedings of the Central Black Earth State Reserve [Trudy Centralno-chnozomnogo gosudarstvennogo zapovednika]. – Kursk: Kurskoe knizhnoe izd-vo, 1955. – Iss. III. – P. 102–234 [In Russian]. (**Зозулин Г. М.** Взаимоотношения лесной и травянистой растительности в Центрально-чернозѳмном госзаповеднике // Труды Центрально-чернозѳмного государственного заповедника. – Курск: Курское книжное изд-во, 1955. – Вып. III. – С. 102–234).