

ПРОСТРАНСТВЕННАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ *ARTEMISIA KEISKEANA* В ДУБОВЫХ ЛЕСАХ ЮГА ПРИМОРСКОГО КРАЯ

В статье описаны основные изученные нами закономерности пространственной организации ценопопуляций *A. keiskeana* в дубовых лесах юга Приморского края. Установлено, что в результате активного вегетативного размножения растения растут взаимосвязанно, образуя куртины, состоящие из молодых побегов. Произрастает в окнах древостоев.

Ключевые слова: *A. keiskeana*, пространственная организация, ценопопуляция, куртина, побег, онтогенетический период.

E.A. Bisikalova

SPATIAL ORGANIZATION OF *ARTEMISIA KEISKEANA* COENOPOPULATIONS IN THE OAK FORESTS OF THE PRIMORSKY KRAI SOUTH

The basic laws of the *A. keiskeana* coenopopulation spatial organization in the oak forests of the Primorsky Krai south studied by the authors are described in the article. It is established that as a result of the active vegetative reproduction the plants grow interconnected, forming clumps, consisting of young shoots. It grows in the forest stand windows.

Key words: *A. keiskeana*, spatial organization, coenopopulation, clump, shoot, ontogenetic period.

Введение. *Artemisia keiskeana* – слабоконкурентный умеренно светолюбивый луговой вид, выработавший в процессе фитоценогенеза ряд адаптаций к условиям в дубовых лесах.

Дубовые леса являются наиболее распространённой лесной формацией на юге Приморского края. Ценофлора дубовых лесов характеризуется своеобразным комплексом ксеромезофитных видов, очевидно имеющих общее происхождение. Ряд исследователей [Сочава, 1946; Ильинская, Брысова, 1965; Верхолат и др., 1980; Верхолат, Крылов, 1982; Верхолат, 1990, 1996; Добрынин, 2000] отмечают наличие в ценофлоре дубовых лесов хорошо интегрированного ядра, составляющего *дубравный ценоэлемент*. Данный комплекс видов был с дубовыми лесами в течение всего периода их существования [Сочава, 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 (1955) понятия «историческая свита растительности». Общий характер видов дубравной свиты определяется ксерофильностью, умеренным светолюбием и устойчивостью к пожарам.

Объект исследования *A. keiskeana* Miq. (Asteraceae Dumort. (Compositae Giseke)) – многолетнее травянистое тонко-длиннокорневищное симподиально нарастающее растение, с удлинённым прямостоячим побегом. Распространение *A. keiskeana* на территории России незначительное и занимает южные и прибрежные районы Приморского края. Широко распространён в Корее, в северо-восточных и прибрежных (северных) провинциях Китая (Хэйлунцзян, Цзилинь, Ляонин, Хэбэй, Шаньдун) и в Японии (кроме острова Кюсю) [Flora of China, 1991–2012; Ohwi, 1965; Сосудистые растения, 1985–1996]. Растёт в дубовых и смешанных лесах, на скалах и каменистых россыпях. *A. keiskeana* – это один из видов дубравной свиты.

Характерной особенностью ценопопуляций *A. keiskeana* является неоднородность произрастания растений, что объясняется множеством факторов: способами размножения, экологическими условиями (увлажнение, рельеф, затенённость кронами деревьев и др.), межвидовой конкуренцией и др. Анализ пространственной организации ценопопуляций позволит понять некоторые закономерности их формирования и динамику в пространстве и во времени.

Цель работы. Выявить особенности пространственной организации ценопопуляций *A. keiskeana* в дубовых лесах юга Приморского края.

Задачи: 1) определить закономерности пространственной организации ценопопуляций *A. keiskeana* на ценоотическом уровне; 2) осуществить оценку связи ценопопуляций *A. keiskeana* со структурой древесного яруса.

Материалы и методы исследования. Для изучения пространственной организации ценопопуляций *A. keiskeana* была заложена геоботаническая пробная площадь размером 30×30 м в дубовом лесу на юге Приморского края (Горнотаёжная станция ДВО РАН). Первым этапом работы был поиск и ознакомление с пробной площадью. Обозначение пробной площади 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 0,5×0,5 метров (в сумме 3600 учётных

площадок) для более точного сбора данных. Травянистые виды дубравной свиты учитывались на учётных площадках по всей пробной площади. Древесный и кустарниковый ярус учитывался на квадратах 1×1 метр. Учёт травянистых растений проводился по онтогенетическим периодам: первая и вторая фаза прегенеративного онтогенетического периода (V1, V2), генеративный онтогенетический период (G) и сенильный онтогенетический период (S) (отоморфологическая характеристика [Бисикалова, 2013]). Счётная единица – побег.

Впервые при исследовании пространственной структуры ценопопуляций применена методика анализа точечных мозаик [Ухваткина, Омелько, 2011; Омелько, Ухваткина, 2013], основанная на использовании парной корреляционной функции [Wiegand, Moloney, 2004; Wiegand et al., 2007; Грабарник, 2010]. Метод анализа точечных мозаик был привлечён для выявления особенностей размещения растений видов дубравной свиты относительно друг друга и относительно деревьев. Анализы проводились с помощью программного обеспечения Programita (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 точки – случайным образом, разрежено или сгруппировано). Модель heterogeneous Poisson process (HP) используется в случае однородности элементов одной мозаики. При использовании toroidal shift (TSH) мы смотрим, совпадает ли размещение групп разных видов или они расположены в разных местах. При этом не сравнивается структура этих мозаик, но учитывается при анализе [Ухваткина, Омелько, 2011]. Анализы пространственной организации проводились в трёх направлениях: 1) однородности размещения растений; 2) однородности размещения растений в онтогенетических периодах; 3) независимости расположения растений относительно деревьев.

Результаты и их обсуждение. Пробная площадь расположена в леспедцевом типе дубового леса. Экспозиция склона южная, уклон $\approx 15^\circ$. Травяной покров образует 22 вида, из них 10 относятся к дубравной свите. Общее проективное покрытие травяного яруса 21,95 %. На пробной площади отмечено 11 видов кустарников с общим проективным покрытием 46,6 %. Древостой составляет *Quercus mongolica*, с проективным покрытием 80 % от общей площади (табл. 1).

Таблица 1

Видовой состав растений на пробной площади

Вид	Проективное покрытие, %	Вид	Проективное покрытие, %	Общее проективное покрытие, %
Травяной ярус				
<i>Artemisia keiskeana</i>	4	<i>Carex reventata</i>	6	21.95
<i>Atractylodes ovata</i>	1.5	<i>Dictamnus dasicarpus</i>	0.05	
<i>Adenophora pereskiifolia</i>	0.6	<i>Viola orientalis</i>	0.05	
<i>Artemisia stolonifera</i>	1	<i>Potentilla fragarioides</i>	0.1	
<i>Convallaria keiskei</i>	0.5	<i>Carex siderosticta</i>	0.1	
<i>Plagiorhegma dubia</i>	2	<i>Moehringia lateriflora</i>	0.05	
<i>Vincetoxicum acuminatum</i>	0.4	<i>Sedum aizoon</i>	0.05	
<i>Vicia unijuga</i>	4	<i>Campanula punctata</i>	0.6	
<i>Geranium maximowiczii</i>	0.1	<i>Pteridium aquilinum</i>	0.5	
<i>Doellingeria scabra</i>	0.1	<i>Lathyrus humilis</i>	0.1	
<i>Melampyrum roseum</i>	0.1	<i>Sanguisorba officinalis</i>	0.05	
Кустарниковый ярус				
<i>Quercus mongolica</i>	22	<i>Tilia amurensis</i>	0.8	46.6
<i>Lespedeza bicolor</i>	20	<i>Pinus koraiensis</i>	1	
<i>Fraxinus rhinophylla</i>	0.7	<i>Betula davurica</i>	0.2	
<i>Acer mono</i>	0.7	<i>Corylus heterophylla</i>	0.2	
<i>Euonymus pauciflora</i>	0.5	<i>Micromeles alnifolia</i>	0.2	
<i>Maackia amurensis</i>	0.3			
Древесный ярус				
<i>Quercus mongolica</i>	80			80

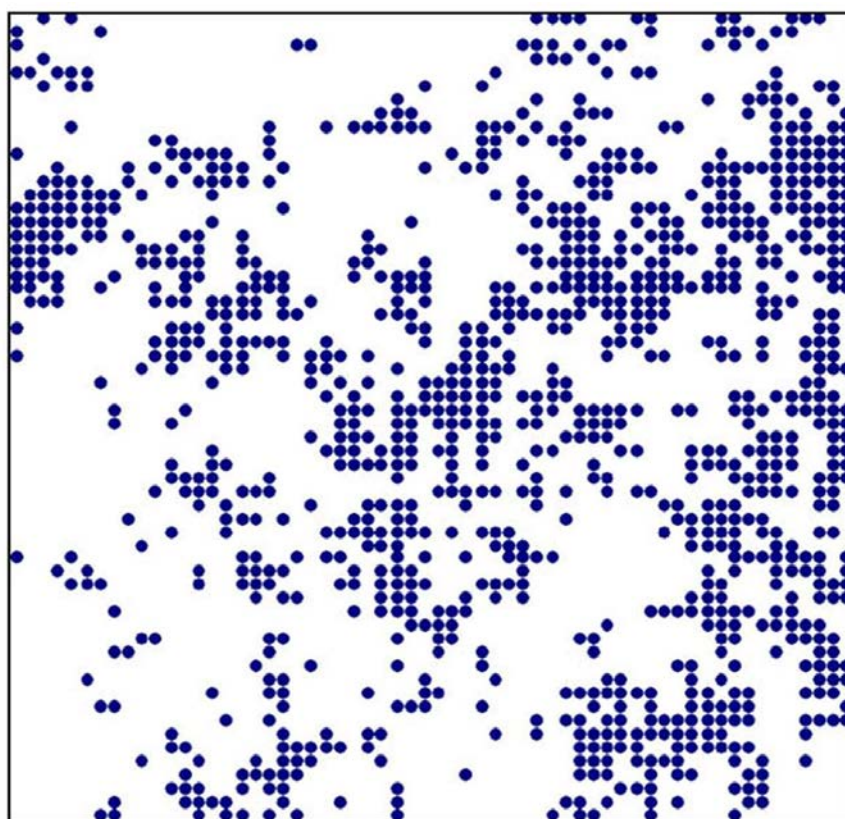
Результаты анализа однородности размещения растений показали, что растения растут, образуя взаимосвязанные группы (куртины или группы куртин) до 6 м в диаметре (табл. 2; рис.). *A. keiskeana* – это длиннокорневищное растение, преимущественно размножающееся вегетативно, поэтому групповой характер распределения растений свойственен для вида.

Таблица 2

Результаты анализов пространственной организации ценопопуляций *A. keiskeana*

Вид	Число, шт.	Расстояние (радиус), м														
		0.5	1	1.5	2	2.5	3	3.5	4	4.5	5	5.5	6	6.5	7	7.5
Анализ однородности размещения растений																
<i>Ak</i>	4488	>	>	>	>	>	>	<	<	<	<	<	<	<	<	<
Анализ однородности размещения растений в онтогенетических периодах																
<i>Ak</i> (V2)	3724	>	~	~	~	~	~	~	~	~	~	~	~	~	~	~
<i>Ak</i> (G)	728	~	~	~	~	~	~	~	~	~	~	~	~	~	~	~
Анализ независимости расположения растений относительно деревьев																
<i>Qm-Ak</i>	104-4488	<	<	<	~	<	<	<	<	<	<	~	~	~	~	~

Примечание: *Qm* – *Quercus mongolica*, *Ak* – *Artemisia keiskeana*; онтогенетические периоды: V2 – вторая фаза прегенеративного онтогенетического периода; G – генеративный онтогенетический период; ~ – случайное размещение; > – «сближение» анализируемых элементов; < – «отталкивание» анализируемых элементов; цветом обозначена сила притяжения или отталкивания.



Расположение растений *A. keiskeana* относительно друг друга на пробной площади (точками обозначены побеги растений)

В анализ однородности размещения растений в онтогенетических периодах не были включены растения V1 и S онтогенетических периодов, так как число побегов недостаточно для проведения анализа (табл. 3). Результаты показали, что растения в онтогенетическом периоде G растут внутри куртин независимо друг от

друга. Растения в онтогенетическом периоде V2 образуют небольшие слабосвязанные группы до 1 м в диаметре (табл. 2). Вегетативное размножение приводит к большому численному преимуществу молодых побегов онтогенетического периода V2 над другими, поэтому ценопопуляции вида в основном слагают молодые растения (побеги). Взаимосвязь побегов в куртинах до 1 м в диаметре подтверждается биоморфологическими особенностями *A. keiskeana* (длинным корневищем).

Таблица 3

Числовое соотношение побегов *A. keiskeana* в различных онтогенетических периодах

Число побегов, шт.			
V1	V2	G	S
36	3724	728	–

Примечание: V1 – первая фаза прегенеративного онтогенетического периода; V2 – вторая фаза прегенеративного онтогенетического периода; G – генеративный онтогенетический период; S – сенильный онтогенетический период.

Результаты анализа независимости расположения растений относительно деревьев показали, что *A. keiskeana* избегает влияния древостоя до 5 м (табл. 2), произрастая в окнах. Это характеризует её как умеренно светолюбивый вид.

В результате проведенных анализов пространственной организации ценопопуляций *A. keiskeana* выявлен групповой характер распределения растений. Образование взаимосвязанных групп растений или куртин объясняется биологическими особенностями вида. Пазушные почки на корневище развивают ежегодные, моноподиально нарастающие в течение нескольких лет, прямостоячие верхушечные полурозеточные побеги [Бисикалова, 2013], относящиеся к онтогенетическому периоду V2, поэтому ценопопуляции вида в основном слагают молодые побеги.

По жизненной форме и экологическим особенностям [Бисикалова, 2013; Бисикалова, Крестов, 2013] *A. keiskeana* близка к луговому разнотравью, но на лугах конкуренция со стороны мезофильных луговых видов высокая. В дубовых лесах небольшое затенение кронами ослабляет конкуренцию со стороны потенциальных луговых видов, при этом освещение и уровень влажности удовлетворяют потребностям *A. keiskeana*. В сильно затенённых кронами деревьев участках *A. keiskeana* теряет способность нормального развития, поэтому избегает подкronовых пространств, произрастая в окнах древостоев.

Литература

1. Бисикалова Е.А. Биология ценопопуляций видов дубравной свиты на юге Приморского края: дис. ... канд. биол. наук. – Владивосток, 2013. – 149 с.
2. Бисикалова Е.А. Крестов П.В. Зависимость встречаемости видов дубравной свиты от параметров местообитаний на юге Дальнего Востока // Современные концепции и методы лесной экологии. – Томск, 2013. – С. 17–19.
3. Верхолат В.Н., Крылов А.Г., Позолотина Н.А. Флора дубовых лесов южного Сихотэ-Алиня. – М., 1980. – С. 153–198. – Деп. в ВИНТИ, № 1799-79.
4. Верхолат В.П., Крылов А.Г. Анализ флоры сосудистых растений дубовых лесов южного Сихотэ-Алиня // Комаровские чтения. Вып. XXIX. – Владивосток: Изд-во ДВНЦ АН СССР, 1982. – С. 3–22.
5. 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-В90.
6. Грабарник П.Я. Анализ горизонтальной структуры древостоя: модельный подход // Лесоведение. – 2010. – № 2. – С. 77–85.
7. Добрынин А.П. Дубовые леса российского Дальнего Востока // Тр. ботанических садов ДВО РАН. Т. 3. – Владивосток, 2000. – 259 с.
8. Зозулин Г.М. Взаимоотношения лесной и травянистой растительности в Центрально-Чернозёмном госзаповеднике // Тр. Центрально-Чернозёмного гос. заповедника. Вып III. – Курск: Курск. кн. изд-во, 1955. – С. 102–234.
9. Ильинская С.А., Брысова Л.П. Леса Зейского Приамурья. – М.: Наука, 1965. – 210 с.

10. 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.
11. Сосудистые растения советского Дальнего Востока. – Л.: Наука, 1985–1996. – Т. 1–8.
12. Сочава В.Б. Вопросы флорогенеза и филоценогенеза маньчжурского смешанного леса // Мат-лы по истории флоры и растительности СССР. – М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1946. – Вып. 2. – С. 283–320.
13. Ухваткина О.Н., Омелько А.М. Структура подроста и естественное возобновление в смешанном хвойно-широколиственном лесу // Журнал Сибирского федерального университета. Сер. Биология. – 2011. – № 4 (3). – С. 266–280.
14. Flora of China // Missouri botanical garden. – 1991–2012. – Vol. 1–25.
15. Ohwi J. Flora of Japan (in English). – Washington, D.C.: Smithsonian institution, 1965. – 1067 p.
16. Wiegand T., Moloney K.A. Rings, circles and null-models for point pattern analysis in ecology // Oikos. – 2004. – № 104. – P. 209–229.
17. Wiegand T., Gunatilleke S., Gunatilleke N. Species association in a heterogeneous Sri Lankan dipterocarp forest // The American Naturalist. – 2007. – № 170. – P. 77–95.

