



DOI: 10.22363/2312-797X-2017-12-1-66-75

ВОЗРАСТНОЙ СПЕКТР ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ КАК ПОКАЗАТЕЛЬ СТРАТЕГИИ ВИДА В УСЛОВИЯХ АНТРОПОГЕННОГО СТРЕССА (на примере редких и охраняемых видов природно-исторического парка «Битцевский лес»)

И.И. Истомина, М.Е. Павлова,
А.А. Терехин

Российский университет дружбы народов
ул. Миклухо-Маклая, 8/2, Москва, Россия, 117198

Авторами статьи проведено исследование структуры популяций редких и охраняемых видов, включенных в Красную книгу Москвы и Московской области, в связи с влиянием на них увеличивающейся антропогенной нагрузки в лесопарковом поясе города Москвы. Впервые в Битцевском лесопарке на основе характеристики онтоморфогенеза таких видов, как подлесник европейский (*Sanicula europaea* L.), ландыш майский (*Convallaria majalis* L.), купена многоцветковая (*Polygonatum multiflorum* (L.) All.), хохлатка промежуточная (*Coridalis intermedia* (L.) Merat), описан и проанализирован возрастной состав их ценопопуляций. Сравнивая структуру ценопопуляций охраняемых видов, авторы показали существование различных стратегий этих видов в условиях антропогенного стресса.

Ключевые слова: антропогенный стресс, стратегия вида, ландыш майский, купена многоцветковая, подлесник европейский, хохлатка промежуточная, редкий вид, онтогенез, ценопопуляция, возрастная структура ценопопуляции, возрастной спектр

Введение. Отличительной особенностью Москвы от других крупных городов является наличие относительно хорошо сохранившихся массивов естественных лесов в парковой части города. В этих городских лесопарках произрастает немалое количество лесных видов растений, среди которых встречаются редкие и исчезающие виды, нуждающиеся в охране. По состоянию популяций редких или уменьшающихся численность видов можно судить о степени рекреационной нагрузки на лесопарковую среду и формулировать требования к условиям охраны этих видов и сообщества в целом.

В условиях крупного города показатели таких факторов среды, как освещенность, влажность, состав и дренированность почвы, явно далеки от идеальных для растений. Например, в силу задымленности характеристики освещенности на территории Москвы на 10–20% ниже, чем в Московской области. В связи с этим снижаются темпы роста деревьев, травянистые растения меняют численность и структуру популяций. На эти показатели влияет и отсутствие в городе естественного почвенного покрова.

Эколого-ценоотические стратегии видов (тип поведения) — наиболее обобщенная и информативная характеристика вида, которая позволяет объяснить его реакцию на стресс, вызываемый абиотическими и биотическими факторами, нарушениями и, как итог, его место в растительных сообществах.

Определение стратегий видов выявляет поведение растений в растительном сообществе. Для вида эта характеристика не является постоянной, она может меняться от экологического оптимума к пессимуму, а также от центра ареала к его периферии. Для редких видов анализ стратегий — дополнительный метод, который можно применять для разработки в целях их охраны различных компенсаторных программ реализации их основных стратегий [1; 2]. Л.Г. Раменский в 1935 г. и П. Грайм в 1979 г. независимо описали систему типов стратегий, которая отражает реакцию видов растений на благоприятность условий среды и интенсивность нарушений. Три первичных типа стратегий, названных виолентами (конкурентами), пациентами (толерантами) и эксплерентами (рудералами), связаны между собой переходными вторичными стратегиями. У видов имеется свойство пластичности стратегий, позволяющее им в зависимости от условий среды проявлять свойства конкурентности или толерантности.

В последние годы в оценке эколого-фитоценоотических стратегий применяется онтогенетический подход.

Важной характеристикой популяций растений является онтогенетический спектр, поскольку он связан с биологическими свойствами вида. При построении онтогенетических спектров модельных видов мы опирались на представления об основных этапах онтогенеза и базовых типах спектров [3—5].

Цель исследования — изучение особенностей возрастной структуры ценопопуляций некоторых редких и охраняемых видов природно-исторического парка «Битцевский лес» как показателя стратегии поведения вида в условиях антропогенного давления разной степени.

Объекты и методика исследования. На территории флористически богатого Битцевского лесопарка **ландыш майский** (*Convallaria majalis* L.) является массовым (и в прошлом, и в настоящем) местным лесным видом. Там же, но гораздо реже, встречается **купена многоцветковая** (*Polygonatum multiflorum* (L.) All.), **подлесник европейский** (*Sanicula europaea* L.) и **хохлатка промежуточная** (*Coralis intermedia* (L.) Merat) — многолетние травянистые виды, характерные для неморальных лесов и произрастающие в широколиственных фитоценозах парка небольшими ценопопуляционными локусами.

Все модельные виды входят в группу уязвимых видов (3 категория), то есть видов, численность которых в Москве под воздействием специфических факторов городской среды может существенно сократиться за короткий промежуток времени [6—8].

В задачи исследования входило описание возрастной структуры популяций вышеназванных видов и сравнительный анализ их биологических характеристик,

дающих возможность определить стратегию вида в условиях антропогенного стресса.

Исследования проводились с мая 2011 г. по август 2016 г. в природно-историческом парке «Битцевский лес».

Природный парк «Битцевский лес» является ООПТ с 1992 г. и, как объект природного и историко-культурного наследия, служит для сохранения биоразнообразия, поддержания представленных в нем видов в состоянии, близком к естественному; восстановления биогеоценозов, нарушенных в результате антропогенных воздействий, к которым можно отнести близость жилых кварталов, влияние автомобильного транспорта, выбросов в атмосферу ТЭЦ и других предприятий и др. [9]. Частая посещаемость парка окрестными жителями неизбежно приводит к изменению структуры как фитоценозов в целом, так и отдельных популяций видов растений.

Изучение структуры ценопопуляций охраняемых видов широколиственных фитоценозов Битцевского лесопарка представляет немалый интерес в связи с уже сточающимся антропогенным прессом, который испытывают все представители флоры, но особенно редкие и декоративные виды с крупными соцветиями и привлекательными цветками, такими как у ландыша майского и купены купены многоцветковой.

Для выявления и описания отдельных стадий онтогенеза изучаемых видов были использованы критерии возрастных состояний для травянистых растений, подробно описанные во многих источниках [3—5; 10].

В работе применялись широко используемые для изучения онтогенеза растений критерии, а для исследования возрастной структуры ценопопуляций — метод учетных площадок [5; 10]. Были выявлены и проанализированы отдельные этапы онтогенеза вышеназванных видов, а также на пробных площадях подсчитаны особи разных возрастных состояний и составлены возрастные спектры для ценопопуляции в целом.

Выводы исследования основывались на том положении, что ответная реакция растений на внешние воздействия, как естественные, так и антропогенные, проявляется в изменении характера роста особей, их жизненного и возрастного состояния, что непосредственно влияет на смену стратегии вида.

Результаты и обсуждение. При подсчете возрастного состава ценопопуляций **ландыша майского** (*Convallaria majalis* L.) в Битцевском лесу выяснилось, что в ценопопуляциях преобладают виргинильные парциальные побеги, развивающиеся из разветвленного, длинного корневища. Проростки и ювенильные особи отсутствуют. Это является свидетельством подавленного семенного возобновления, хотя присутствие небольшого количества имматурных побегов отражает наличие вегетативного размножения ценопопуляции. Достаточное число генеративных побегов свидетельствует о неплохих перспективах семенного размножения, но, к сожалению, эти потенции видом не осуществляются в силу постоянного антропогенного пресса (рис. 1).

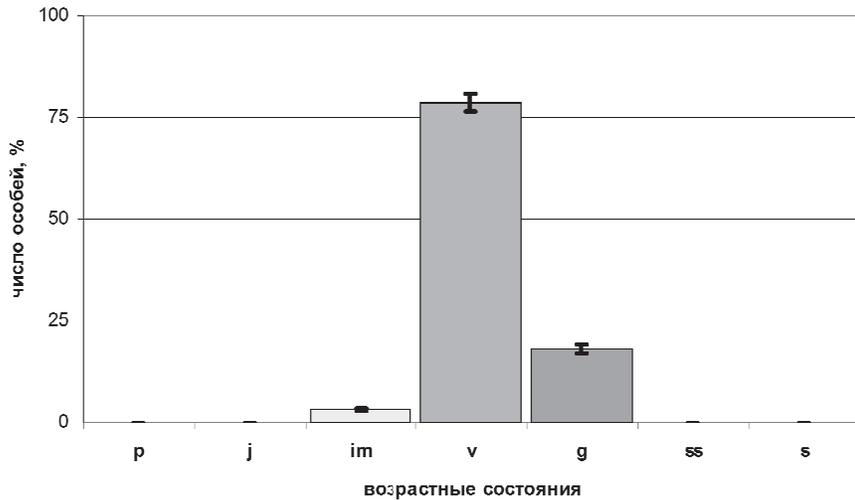


Рис. 1. Возрастной состав ценопопуляции ландыша майского в Битцевском лесопарке

Таким образом, под действием рекреационной нагрузки возрастной спектр ценопопуляций ландыша модифицировался по сравнению с базовым спектром [3—5]: значительно сократилось число особей молодых возрастных состояний, практически отсутствует семенное возобновление, преобладают слаборазвитые виргинильные и генеративные особи, сокращается число растущих корневищ. Кроме того, уменьшается скорость роста и доля цветущих побегов, поэтому постепенно меняется динамика цветения ландыша, — перерывы между годами массового цветения становятся больше, т.е. ценопопуляция ландыша майского переходит в ряд регрессивных.

В оптимальных условиях ландыш майский является конкурентно-толерантным вегетативно-подвижным видом. Но в условиях Битцевского лесопарка под влиянием антропогенного фактора нарушается системная организация ценопопуляций ландыша, которая является важнейшим условием их стабильности.

Ландыш майский образует неполночленные ценопопуляции, с преобладанием виргинильных особей, характеризующихся пониженной жизненностью надземных парциальных побегов, малой плотностью зарослей, низкой семенной продуктивностью. Но и в этой ситуации данный вид может за счет вегетативной подвижности достаточно долго удерживать занятую территорию, справляясь тем самым с антропогенным прессом. Такая позиция ландыша майского в Битцевском лесопарке свидетельствует о принадлежности стратегии этого вида к группе стресс-толерантов. Онтогенетическая стратегия изученного вида — уменьшать количество семенных особей и увеличивать количество особей вегетативного происхождения, максимально долго задерживая переход особей в генеративное состояние.

Многолетний травянистый короткокорневищный поликарпический вид — **купена многоцветковая** (*Polygonatum multiflorum* (L.) All.) — образует ценопопуляции, где центром влияния на среду является особь. Изучение некоторых аспектов репродуктивной биологии и выявление жизненной стратегии *Polygonatum multiflorum* характеризует данный вид как легко уязвимый, способный к обитанию

в довольно узких экологических условиях. В связи с биологическими особенностями семенного размножения воспроизведение купены в природе происходит достаточно медленно, что требует особого внимания к сохранению этого вида.

Вследствие нарушения естественных мест обитания и возрастающей популярности как красивоцветущее растение купена многоцветковая интенсивно истребляется, особенно в лесопарковых зонах городов, поэтому существует реальная угроза сокращения численности этого вида. В Битцевском парке этот вид существует отдельными небольшими слабодиффузными ценопопуляционными локусами, возрастной состав которых был тщательно подсчитан. Расположение ценопопуляционных локусов купены на территории Битцевского парка является рассеянным, что можно объяснить заносом семян с помощью птиц и их случайным приживанием. Во всех случаях купена многоцветковая встречается лишь в дубово-липовых фитоценозах Битцевского леса, в окружении широкотравья.

Возрастная структура ценопопуляционных локусов купены многоцветковой является почти полночленной, преобладают в основном виргинильные и генеративные особи, что, скорее всего, связано с доминированием вегетативного размножения купены над семенным (рис. 2). Присутствие почти всех онтогенетических состояний в возрастном спектре купены свидетельствует о динамической устойчивости ценопопуляции данного вида в изучаемом сообществе.

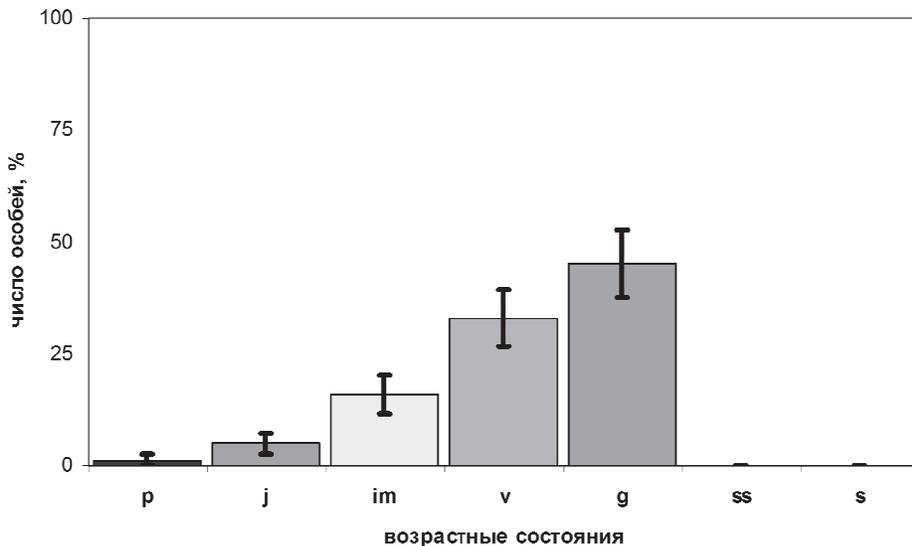


Рис. 2. Возрастной состав ценопопуляции купены многоцветковой в Битцевском лесопарке

Таким образом, ценопопуляцию купены многоцветковой можно охарактеризовать как нормальную, полночленную. Преобладание же виргинильных и молодых генеративных особей является признаком перспективности развития этих ценопопуляционных локусов в обозримом будущем. Таким образом, как редкий вид, относящийся к 3-й категории, купена многоцветковая в Битцевском лесопарке чувствует себя относительно хорошо.

По структуре ценопопуляции купены и вклада отдельных онтогенетических стадий можно определить купену многоцветковую как вид, характеризующийся конкурентно-толерантным типом жизненной стратегии с элементами стресс-толеранта.

Подлесник европейский (*Sanicula europaea* L.) — доледниковый реликт, мезофит, произрастает в широколиственных, смешанных и реже хвойных лесах, размножается преимущественно семенами [11]. Этот охраняемый вид встречается на территории Битцевского лесопарка в виде небольших ценопопуляционных локусов, которые располагаются в основном вдоль тропинойной сети, что объясняется спецификой размножения подлесника (экзозоохория). Шаровидные части его дробного плода (3,5—4,5 мм длины и почти такой же ширины) — мерикарпии — покрыты мелкими крючковатыми шипиками. Подлесник хорошо возобновляется семенами, так как практически во всех изученных ценопопуляционных локусах этого вида встречаются проростки, ювенильные растения и имматурные особи. Прорастает подлесник надземно, в местах с нарушенным почвенным покровом и невыраженной подстилкой, свободных от других растений. Возрастные спектры подлесника в широколиственных фитоценозах Битцевского леса представляют собой практически полночленные с максимумом на имматурных особях спектры.

Сдвиг в левую сторону свидетельствует о молодости ценопопуляционных локусов подлесника. В популяционных локусах, расположенных ближе к лесным дорогам, в более светлых местах появляются субсенильные и сенильные особи (рис. 3).

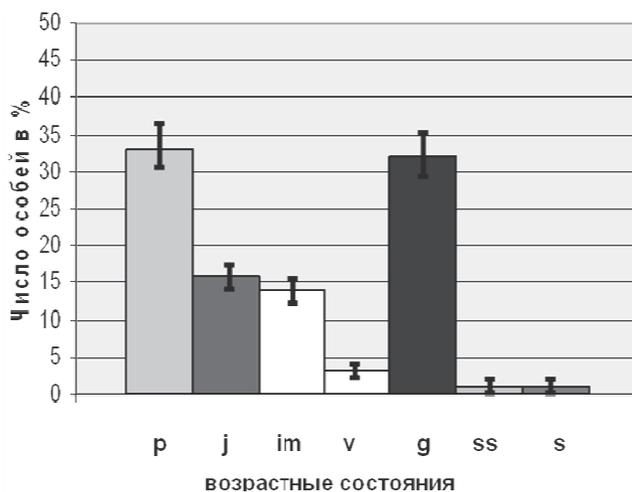


Рис. 3. Возрастной спектр подлесника европейского в Битцевском лесопарке

На общем возрастном спектре популяции подлесника (рис. 3) видно, что возрастная структура популяций этого вида левосторонняя, в ней преобладают особи прегенеративных стадий, а именно имматурные, ювенильные и проростки. Такая структура ценопопуляций свойственна видам, склонным к г-стратегии, рудералам (эксплерентам) [11]. И, действительно, в наблюдаемых ценопопуляциях подлесника проростки, ювенильные и имматурные растения произрастали на наиболее нарушенных местах травяного яруса — кротовинах, мышинных пороях, оголенных участках почвы.

Таким образом, присутствие всех возрастных состояний в спектре подлесника свидетельствует об его устойчивости, а преобладание молодых стадий онтогенеза о перспективности развития этих ценопопуляционных локусов в обозримом будущем. То есть как вид редкий, относящийся к 3-й категории, подлесник европейский испытывает в Битцевском лесопарке относительно слабое антропогенное давление. Устойчивость популяции данного вида обеспечивается его г-стратегией и приуроченностью к нарушенным местообитаниям. Стратегическая слабость подлесника в Битцевском лесопарке проявляется в том, что он не может конкурировать с более сильными рудеральными видами, и его в таком случае можно отнести по типу вторичной переходной стратегии к стресс-рудералам. В условиях же оптимальной эколого-ценотической обстановки этот вид можно отнести к конкурентно-рудеральным видам.

Хохлатка промежуточная, или средняя (*Corydalis intermedia* (L.) Merat), — многолетнее поликарпическое травянистое растение высотой 8—15 см, входит в группу весенних эфемероидов и относится к категории «редкие» на территории г. Москвы видов.

Этот вид размножается семенным путем, вегетативное размножение почти полностью отсутствует.

В обобщенном возрастном спектре популяции хохлатки промежуточной наблюдается два максимума численности: в молодой части спектра (проростки — имматурные особи) и для генеративных особей, т.е. ее можно отнести к нормальному, полночленному типу популяций (рис. 4). Наличие особей всех возрастных состояний в возрастном спектре свидетельствует об устойчивости и процветании популяции данного вида. Возрастной спектр этого вида является полночленным с небольшим сдвигом в сторону молодых особей. Максимум в генеративной части спектра свидетельствует о том, что в этом состоянии особи хохлатки промежуточной находятся длительную часть жизненного цикла. Увеличение численности особей в сенильной части спектра объясняется встречающейся у хохлаток сенильной партикуляцией.

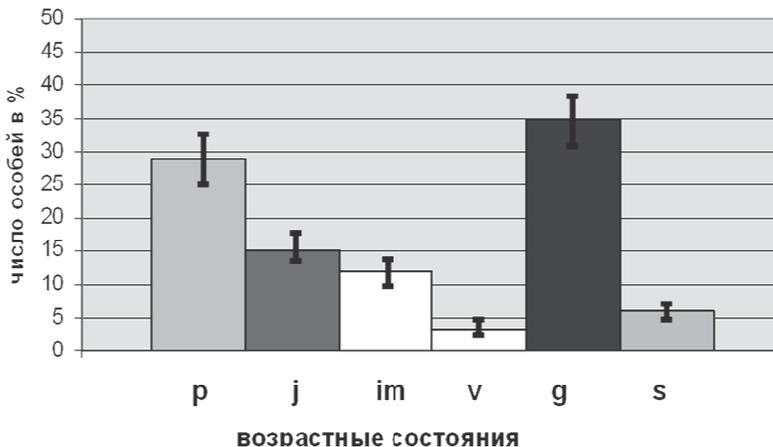


Рис. 4. Возрастной спектр хохлатки промежуточной в Битцевском лесопарке

Данные характеристики возрастной структуры ценопопуляции хохлатки промежуточной позволяют заключить, что в изученном местообитании Битцевского лесопарка сложились достаточно хорошие условия для существования этого вида. Ценопопуляция хохлатки промежуточной, несмотря на густую тропиночную сеть в данном месте, является процветающей и имеет оптимальную плотность, а также является растущей, так как в течение последних десяти лет ее площадь увеличилась на несколько квадратных метров. В фитоценозе хохлатка промежуточная существует только в синузии эфемероидов, и в этой синузии тип ее стратегии поведения можно отнести к конкурентно-толерантному.

Исходя из вышесказанного, при сравнении возрастной структуры ценопопуляций четырех охраняемых видов, можно увидеть их разную реакцию на антропогенную нагрузку, которую можно объяснить различными типами стратегий поведения данных видов в условиях стресса.

Под действием рекреационной нагрузки и антропогенного пресса модифицируется возрастной спектр ценопопуляций ландыша майского, стабилизируется состояние купены многоцветковой, увеличивается число молодых популяционных локусов подлесника европейского, практически не реагирует на него ценопопуляция хохлатки промежуточной. Эти изменения связаны с различными типами стратегии поведения этих видов в фитоценозе.

Хохлатка промежуточная оказывается в среде эфемероидов довольно-таки сильным конкурентно-толерантным видом, ее ценопопуляционный локус увеличивается, несмотря на рост и уплотнение тропиночной сети.

Подлесник в результате своей рудеральной стратегии занимает новые местообитания, возможно, теряя при этом старые. Купена удерживает небольшие популяционные локусы в результате толерантного поведения, мало реагируя на изменения антропогенной нагрузки. А ландыш от конкурентной стратегии под влиянием антропогенного стресса переходит к стресс-толерантному поведению.

Таким образом, учитывая эти особенности и при соблюдении определенных мер охраны, иногда совсем незначительных, связанных только с экологическим просвещением, можно не только сохранить, но и приумножить численность этих видов в природно-историческом парке «Битцевский лес».

© И.И. Истомина, М.Е. Павлова, А.А. Терехин, 2017

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

1. Grime, J.P. *Plant strategies and vegetation processes, and ecosystem properties*. 2nd ed. Chichester, Wiley, 2001.
2. Раменский Л.Г. Введение в комплексное почвенно-геоботаническое исследование земель. М.: Сельхозгиз, 1938.
3. Ценопопуляции растений: основные понятия и структура. М.: Наука, 1976.
4. Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии). М.: Наука, 1988.
5. Смирнова О.В. Структура травяного покрова широколиственных лесов. М., Наука, 1987.

6. Красная книга города Москвы. Правительство Москвы. Департамент природопользования и охраны окружающей среды города Москвы / Отв. ред. Б.Л. Самойлов, Г.В. Морозова. 2-е изд., перераб. и дополн. М., 2011.
7. Красная книга Московской области / Отв. ред. Т.И. Варлыгина, В.А. Зубакин, Н.А. Соболев. М., 2008.
8. Насимович Ю.А., Романова В.А. Ценные природные объекты Москвы и ее лесопаркового защитного пояса. М., Деп. в ВИНТИ АН СССР 21.11.1991. N 4378-B91, 1991.
9. Полякова Г.А., Гутникова В.А. Парки Москвы: Экология и флористическая характеристики. М.: ГЭОС, 2000.
10. Заугольнова Л.Б. Структура популяций семенных растений и проблемы их мониторинга: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. СПб., 1994.
11. Pianka, E.R. On r- and K-Selection // The American Naturalist. 1970. Vol. 104, № 940. P. 592—597.

DOI: 10.22363/2312-797X-2017-12-1-66-75

**ONTOGENIC SPECTRUM OF COENOPOPULATIONS
AS INDICATOR OF SPECIES STRATEGY
UNDER ANTHROPOGENIC STRESS
(on the example rare and protected plants
of the natural and historical park “Bitsevsky forest”)**

I.I. Istomina, M.E. Pavlova, A.A. Terechin

Peoples' Friendship University of Russia (RUDN University)
Miklukho-Maklaya st., 6, Moscow, Russia, 117198

Abstract. The authors investigated the structure of populations of rare and protected species included in the Red book of Moscow and Moscow region, in connection with the influence of increasing anthropogenic loads in the forest zone of the city of Moscow. For the first time in the Bitsa forest Park based on the features of ontomorphogenesis of species such as the *Sanicula europaea* L., *Convallaria majalis* L., *Polygonatum multiflorum* (L.) All., *Coridalis intermedia* (L.) Merat. described and analyzed the age structure of their populations. Comparing the structure of populations of protected species, the authors showed the existence of different strategies of these species under conditions of anthropogenic stress.

Key words: anthropogenic stress, strategy type, *Sanicula europaea* L., *Convallaria majalis* L., *Polygonatum multiflorum* (L.) All., *Coridalis intermedia* (L.) Merat., a rare species, ontogenesis, coenopopulation, age structure of the cenopopulation, age range

REFERENCES

1. Grime, J.P. Plant strategies and vegetation processes, and ecosystem properties. 2nd ed. Chichester, Wiley, 2001.
2. Ramenskiy L.G. Introduction to complex soil-geobotanical investigation of lands. Moscow, Selkhozgiz, 1938.
3. Coenopopulations of plants: Basic concepts and structure. Moscow: Nauka, 1976.
4. Coenopopulations of plants (essays on population biology). Moscow: Nauka, 1988.

5. Smirnova O.V. The Structure of the herbaceous cover of broad-leaved forests. Moscow: Nauka, 1987.
6. The Red book of Moscow. The Government Of Moscow. Department of natural resources and environmental protection of the city of Moscow. Ed. by B.L. Samoilov, G.V. Morozov. 2 izd., rev. and additional. Moscow, 2011.
7. The Red book of the Moscow region. Resp. ed. T.I. Varlygina, V.A. Zubakin, N.A. Sobolev. Moscow, 2008.
8. Nasimovich Yu.A., Romanov V.A. Valuable natural objects of Moscow and its green belt. Moscow, DEP. in VINITI, USSR Academy of 21.11.1991. N 4378-B91, 1991.
9. Polyakova A.G., Gutnikov V.A. Parks: Ecology and floristic characteristics. Moscow: GEOS, 2000.
10. Zaugolnova L.B. Structure of populations of seed plants and the problems of their monitoring: author. dis. ... d-ra biol. sciences. St.Petersburg, 1994.
11. Pianka E.R. On r- and K-Selection. *The American Naturalist*. 1970. Vol. 104. N 940. P. 592—597.