

УДК 581.55+519.24

## АНАЛИЗ ПРОСТРАНСТВЕННО-ВОЗРАСТНОЙ СТРУКТУРЫ РАСТЕНИЙ НА ОСНОВЕ ИНФОРМАЦИОННО- СТАТИСТИЧЕСКИХ ПОДХОДОВ

*М.Б. Фардеева, Г.Р. Исламова, Н.А. Чижикова*

### Аннотация

Показаны методы исследования пространственной и возрастной структуры популяций растений разных жизненных форм. Анализ внутрипопуляционных и межвидовых взаимоотношений был проведен с помощью электронных карт, баз данных и программного пакета R, где рассчитывались статистики взаиморасположения особей разных классов (виды, онтогенетические группы). Проанализирована пространственно-возрастная структура 20 видов растений в различных условиях произрастания и природопользования. Выявлены пространственные закономерности в распределении онтогенетических групп деревьев и некоторых многолетних трав.

**Ключевые слова:** пространственно-возрастная структура, популяционные базы данных, статистические методы пространственного анализа.

---

### 1. Обзор представлений о пространственно-возрастной структуре

Изучение пространственной структуры растений и их надорганизменных систем (популяций и фитоценозов) – один из сложных и актуальных вопросов экологии, опирающийся на биологические, экологические и математические методы. Однако понятно, что в основе лежит изучение морфогенеза и онтогенеза разных жизненных форм растений. Пространственная структура популяций – это распределение отдельных особей и их группировок в пространстве. Как в пределах ареала вида в целом, так и в пределах отдельной популяции особи в природе распределены, как правило, неравномерно. Распределение зависит, с одной стороны, от внешних условий, а с другой – от биологических особенностей вида и особей, составляющих популяцию, в большей степени от типа размножения и вегетативной подвижности. И хотя пространственная структура популяций вида, произрастающих в разных местообитаниях, в деталях будет отличаться друг от друга, но особенности биоморфы будут определять общую специфику распределения особей в пространстве, в результате особи вида будут расти либо скученно, либо разрежено, либо формировать более сложные структуры.

Большое значение при изучении пространственной структуры популяции имеет и возрастная структура. Каждая особь проходит в своем развитии определенную последовательность онтогенетических состояний и характеризуется определенными чертами. У взрослых вегетативных и генеративных особей увеличивается размер, количество метамеров или побегов как надземных, так и под-

земных органов, изменяется размер фитогенного поля, площадь потенциально-го питания корней, диаметр кроны (для деревьев), увеличивается эффективность использования и изменения окружающей среды, иногда изменяется жизненное состояние и даже тип биоморфы (например, многие виды растений во взрослом состоянии способны формировать клоны или дерновины, парциальные кусты и т. д.) и, соответственно, изменяются и конкурентные потенции особей. Исследование пространственной структуры ценопопуляции дает возможность представить механизмы изменения численности и плотности, а также возрастного состава популяции во времени, кроме того, позволяет судить о взаимоотношении видов в ценозе и на границах разных фитоценозов [1]. Анализ пространственно-возрастной структуры позволяет также судить о взаимоотношениях особей разных онтогенетических групп внутри популяции вида.

Пространственную структуру рассматривают в двух аспектах: функциональном и геометрическом [1]. Функциональный аспект пространственной структуры включает использование ресурсов и средообразующие воздействия на популяцию различных элементов среды. Геометрический – связан с размещением отдельных элементов ценопопуляции в пространстве (в вертикальном и горизонтальном), где учитываются размеры и возрастное (или онтогенетическое) состояние особи. Вертикальная структура связана с размерами и возрастным состоянием растений, а горизонтальная – с элементом рассмотрения использует ценопопуляционные локусы [2, 3].

При анализе горизонтальной структуры ценопопуляций определяется характер размещения особей. Как правило, различают случайное, регулярное и групповое (контагиозное) размещение [4]. И.В. Ипатов, Л.А. Кирикова [5] выделяют четыре основных типа размещения особей, кроме *случайного*, *регулярного* и *контагиозного*, еще и *клинальное*. Возможны также следующие варианты: *случайно-клинальное* и *контагиозно-клинальное*. Клинальное размещение выражается в постепенном и направленном изменении плотности особей по территории, по-видимому, главная причина такого размещения состоит в постепенном изменении в пространстве условий произрастания (например, при движении по склону) [5]. Принято считать, что случайное распределение отмечается редко, чаще особи имеют контагиозное или пятнистое распределение, что связано с неоднородностью абиотических условий среды.

Некоторые закономерности пространственного распределения объектов могут быть выявлены при визуальном наблюдении, другие настолько сложны, что для их определения требуются математические методы, позволяющие выполнить пространственный анализ и установить закономерности пространственного распределения различных объектов, в том числе разных возрастных групп особей видовой популяции. Еще одной причиной использования математических методов является необходимость, подтвердить значимость выявленных пространственных закономерностей, подтвердить их неслучайный характер.

В настоящее время применяют различные методы анализа пространственной структуры. Так, например, Л.Н. Денисова [6] для изучения пространственной структуры клевера ползучего использовала метод Грейг – Смита, где вычисляется коэффициент дисперсии, основанный на зависимости между дисперсией, численностью и размером площадок. Для изучения характера размещения

рыхлокустовых короткокорневищных злаков Ю.В. Титов и С.Н. Шереметьев [7] измеряли расстояние от случайно выбранной точки до ближайшего соседа, при этом рассчитывали коэффициент агрегации. Л.Д. Фаликов [8] при изучении древесных видов предлагает рассчитывать площади потенциального питания особей, вычерчивая на картах-схемах проекции площадей потенциального питания каждой особи. В.А. Демьянов [9] при изучении пространственной структуры деревьев предлагает использовать определение фитогенного поля древесных видов.

И.В. Ипатов, Л.А. Кирикова [5], рассматривая различные работы, посвященные изучению пространственной структуры деревьев в естественных и искусственных фитоценозах, отмечают, что все работы основаны на картировании деревьев по возрастным группам. Это дает возможность проследить, как изменяется размещение растений со временем в результате конкурентных отношений, которое ведет к элиминации угнетенных особей. Даже при искусственном регулярном размещении из-за выпадения угнетенных особей со временем создаются предпосылки для образования скоплений. О.В. Смирнова [10], изучая популяционную организацию широколиственных лесов и применяя метод картирования одновозрастных и поярусных популяционных локусов, отмечает, что для древесных видов характерно разделение в пространстве взрослых и молодых популяционных локусов, которые возникают на конкретной территории за один акт возобновления в местах гибели старых.

Л.Б. Заугольнова [3, 11, 12] рассматривает пространственную структуру ценопопуляций как результат взаимодействия экзогенных и эндогенных факторов. К эндогенным взаимодействиям относятся особенности роста и размножения особей, возрастное развитие, сильный фитогенный эффект особей данного вида [11, 13]. К экзогенным взаимодействиям относится средообразующее влияние других видов, микроусловия, зоогенные и антропогенные факторы. При изучении пространственного (горизонтального) размещения особей травянистых растений часто используют метод заложения трансект, основанный на составлении пробных карт, пересекающих участки разной плотности особей, при этом выделяют ценопопуляционные локусы различной плотности и определяют минимальные и максимальные показатели плотности в них ( $M_c$ ), протяженность скоплений ( $L_c$ ) и дискретность ( $D_c$ ) [2, 3, 11, 14].

При выделении однородных подобластей высокой и низкой плотности особей (ценопопуляционных локусов) предполагается, что в основе неоднородности плотности лежат условия среды и в каждой подобласти внутривидовые явления и процессы выражены в разной степени [15]. Следует с осторожностью использовать данный подход из-за фундаментальной двойственности между гетерогенностью внешнего процесса, формирующей пространственную неоднородность популяции, и контактиозностью, связанной с биолого-экологическими особенностями вида. В некоторых случаях сложно отличить гетерогенность от контактиозности, так как оба процесса порождают варьирование плотности особей в пространстве [16].

Для изучения размещения особей в популяции некоторые авторы используют метод итераций [17, 18], основанный на регистрации присутствия или отсутствия особей в площадках на трансектах. Исследования пространственной струк-

туры папортника-орляка Н.И. Шориной [19] показали, что наиболее точным способом анализа является картирование особей, иногда с использованием тщательного раскапывания подземных органов и выявлением их морфологической структуры и направленности роста. При этом были выделены области разной плотности, соответствующие «зонам освоения, насыщения, дряхления и отмирания».

Анализ размещения растений в пространстве достаточно сложен, поэтому оправданы поиски различных методов изучения пространственной структуры ценопопуляций у растений [8, 10–12, 14, 20–24].

Метод картирования особей на площадках и последующий анализ ценопопуляционных локусов разной плотности [2, 11, 12, 14] позволили создать довольно целостное представление о горизонтальной структуре ценопопуляций. В ценопопуляции можно выделить локусы с повышенной плотностью особей (скопления) и локусы с более низкой плотностью (промежутки). Скопления могут различаться по размерам, притом крупные скопления могут включать несколько более мелких, в этом случае можно говорить о разных уровнях агрегированности [1]. Накопление материала такого типа привело к разработке концепции фитогенного поля [25]. Для фитогенного поля как части пространства характерна радиально-поясная структура [26]. Принципиально фитогенное поле бесконечно, но «практической границей поля можно считать ту область пространства, где воздействие данного растения на среду становится меньшим, чем воздействие других растений или агентов другой природы» [25]. На основе такого подхода можно выделить внутреннюю часть фитогенного поля. Вариантом такого способа является определение границ фитогенного поля по изменению межвидовых взаимодействий фитомеров [9, 27]. Поскольку влияние корневой системы может быть весьма существенным, логично ограничивать внутреннюю часть фитогенного поля по зоне максимальной насыщенности почвы корнями [28].

Изучение конкретных видов растений позволяет говорить о том, что у травянистых растений среднего размера радиус минимального фитогенного поля составляет от 3–6 до 10–12 см (25 см), а у деревьев около 6 м от ствола [28]. Существенным свойством фитогенного поля является его изменение во времени. Масштабы и причины такого изменения различны: они могут быть связаны с внутренним, наследственно закреплённым ритмом развития растения, с воздействием внешних условий, препятствующих или стимулирующих развитие тех или иных органов растения. Структура и напряжённость фитогенного поля меняются в процессе онтогенетического развития растений [21, 22, 29], что существенно изменяет его средообразующий эффект. Метод определения фитогенного поля усовершенствовали, применяя различные коэффициенты (коэффициент напряженности и мощности фитогенного поля популяции и число перекрытий фитогенных полей) для некоторых поликарпических трав – василька сумского, земляники лесной, купальницы европейской, подорожника большого [23]. Определение напряженности и мощности фитогенных полей в анализе пространственной структуры позволяет выявить плотность разных популяционных локусов и напряженность внутривидовых взаимодействий.

Можно провести параллели между некоторыми методами анализа пространственной структуры популяций, существующими в российской и зарубежной

научной практике. Например, выявление скоплений с помощью изодесм [1], путем соединения площадок, характеризующихся одинаковым классом плотности особей близко по своей сути построению карт локальных плотностей с помощью радиальной функции. Оценки масштабов неоднородности, получаемые с помощью функции Рипли [30], можно сравнить с такими показателями метода трансектного анализа, как средний размер скоплений и степень отдаленности скоплений друг от друга [2, 3, 11, 12, 14]. Однако ни метод изодесм, ни метод трансектного анализа не позволяют выявить внутривидовые взаимоотношения пространственного распределения онтогенетических групп.

В современных условиях для анализа пространственной организации фитоценозов и популяций начинают использовать ГИС-технологии, позволяющие генерализировать разнородную информацию, касающуюся пространственно-возрастной структуры популяций и представить её в форме, удобной для дальнейшего анализа и построения различных моделей. Основными источниками информации представляют собой лесорастительные планы насаждений, базы данных таксационных и геоботанических описаний, карты проективного покрытия растительности, лесотаксационные карты и т. д. Работа по анализу данных осуществляется с помощью специальных программных продуктов (Arc View, Arc Info, Surfer, MapInfo и т. д.). Анализируются карты, представляющие собой набор полигональных слоёв. Построение того или иного слоя карты заключается в визуализации требуемой информации из базы данных. Вся имеющаяся информация сводится в одну систему в соответствии с требованиями той или иной программы, то есть данные привязываются к определённому таксационному выделу, и каждый выдел получает свой уникальный идентификационный код. По средствам создания необходимых запросов из обобщённой базы данных и последующей визуализации создаются слои отражающие необходимую нам информацию [31, 32].

## 2. Объекты и методы исследований

Для изучения пространственной структуры популяций разных жизненных форм растений нами были выбраны деревья, кустарнички, многолетние травы, всего более 20 видов. Деревья – *Picea fennica*, *Pinus sylvestris*, *Tilia cordata*, *Quercus robur*, *Betula pendula*; кустарнички – *Vaccinium myrtillus*, *Vaccinium vitis-idaea*; длиннокорневищные травы – *Asarum europaeum*, *Epipactis atrorubens*, *Epipactis palustris*, *Cephalanthera rubra*; коротkokорневищно-дерновинные травы – *Adonis vernalis*, *Pulsatilla patens*; коротkokорневищные травы – *Epipactis helleborine*, *Cypripedium calceolus*; клубнеобразующие травы – *Corydalis bulbosa*, *Orchis militaris*, *Platanthera bifolia*, *Neottianthe cucullata*, *Dactylorhiza incarnate*, *Dactylorhiza fuchsii*.

В работе по изучению пространственно-возрастной структуры популяций растений мы опирались на общепринятые геоботанические и популяционные методы, основанные на картировании постоянных пробных площадей, размер и форма которых зависели от типа жизненной формы. Так, для анализа популяционной организации древесных видов размер пробных площадей составлял 2500 м<sup>2</sup>, для кустарничков – трансекты 4 × 25 м, для многолетних трав (особенно редких) – размер ценопопуляционного локуса от 10 до 250 м<sup>2</sup>, для каждой

ценопопуляции это площадь была постоянной. В среднем для каждого вида было заложено по 10 (20) подобных площадей и только для редких видов орхидей (*Orchis militaris*, *Epipactis atrorubens*, *Epipactis palustris*, *Cephalanthera rubra*, *Orchis ustulata*, *Gymnadenia conopsea*, *Liparis loeselii*) всего по 2 – пробные площади, иногда одна, но в течение 2–3 лет. Масштаб карт для деревьев составлял 1:50, для травянистых видов – 1:20.

Геоботанические описания заносились в информационную базу «Флора», на основе которой видовой состав анализировался по ареалогическим, флористическим, биоморфологическим и фитоценотическим характеристикам. Для определения экологических параметров местообитаний использовали базу данных «Флора сосудистых растений Центральной России» (Ханина, Заугольнова, Смирнова и др., 2001–2003), где даются индикационные особенности видов растений по экологическим шкалам Г. Эленберга, Е. Ландольта и Д.Н. Цыганова. Это давало возможность по составу видов определить характер освещенности, влажности, температурного режима, богатства и кислотности почв экотопа.

Для анализа пространственно-возрастной структуры ценопопуляций картирование проводилось с учетом онтогенетических состояний особей или надземных побегов и парциальных кустов. Характер размещения растений на площадках анализировали различными статистическими методами вычисления: отношение дисперсии к среднему значению, заложение трансект с разной плотностью изучаемого вида и определением плотности, размера и дискретности скоплений [3, 5, 11]. В данной работе мы остановимся только на методах построения карт локальных плотностей с помощью радиальной функции и оценки масштабов неоднородности, получаемые с помощью функции Рипли [30]. Использование этих методов предполагало создание информационной популяционной базы. В 2005 г. была создана информационная популяционная база «Адонис». Координаты закартированных площадок заносили в компьютер и с помощью программы MapInfo переводили в вид электронных карт-схем. Популяционная база основывается на ряде требований, которые применяются для всех видов растений:

- 1) площадки на местности нужно закладывать, ориентируя их по сторонам света, строго с координатной привязкой;
- 2) начало координат на площадке должно находиться в юго-западном ее углу;
- 3) координаты особей набиваются в базу по следующей структуре:

Code pl	Voze	X	Y	Cvet

где Code\_pl – код площадки, Voze – возрастное состояние, X – координата X на площадке (м), Y – координата Y на площадке (м), H – высота растения; для деревьев приводятся следующие характеристики: D – диаметр ствола, PPP – площадь потенциального питания; для травянистых видов: hk – длина кисти, Cvet – количество цветков.

- 4) онтогенетические состояния растений задаются цифрами от 1–9, где 1 – проростки (p); 2 – ювенильные (j); 3 – имматурные (im); 4 – виргинильные (v); 5 – молодые генеративные (g1); 6 – средние генеративные (g2); 7 – старые генеративные (g3); 8 – субсенильные (ss); 9 – сенильные (s);

5) для каждой популяции заполняют таблицу по следующей структуре:

Code	Name	Code_vid	Date	Author	X	Y	SizeX	SizeY

где Code – код площадки, Name – название площадки, Code\_vid – название вида, Date – дата, Author – автор, X – координата X юго-западного угла площадки, Y – координата Y юго – западного угла площадки, SizeX – размер площадки «в ширину» (с запада на восток, м), SizeY – размер площадки «в высоту» (с юга на север, м).

Далее для анализа внутривидового распределения в пространстве особей (или побегов) разных онтогенетических групп нами использовалась  $K(r)$  функция Рипли, реализованная в языке статистического программирования R [30, 33].  $K(r)$  показывает среднее число особей, находящихся на расстоянии  $r$  от любой случайно выбранной особи. Для вычисления значения функции вокруг каждой особи условно очерчивают круг радиуса  $r$ , центр которого задается координатами местоположения особи, затем подсчитывают число особей, находящихся внутри окружностей, и делят полученную сумму на произведение площади картированной площадки на плотность особей, находящихся в центрах условных окружностей и плотность особей, попавших в окружности.

В случае полной пространственной случайности (complete spatial randomness – CSR) когда особи распределены в пространстве случайным образом и не наблюдается их значительных скоплений или стремления к регулярному расположению в пространстве, значение функции Рипли равно площади круга с радиусом, равным  $r$ :  $K_{CSR}(r) = \pi r^2$ . По отклонению значений  $K(r)$ , вычисленных на исследуемой точечной мозаике, от значений  $K_{CSR}(r)$ , ожидаемых при пространственной случайности, судят о пространственной кластеризации или регулярности наблюдаемого расположения особей для данного радиуса. Превышение функции  $K(r)$  над  $K_{CSR}(r)$  свидетельствует о том, что на данном расстоянии  $r$  или на чуть меньшем расстоянии встречается больше особей, чем могло бы быть при их случайном, независимом пространственном распределении, что говорит о наличии скоплений радиусом  $r$ . Если кривая функции  $K(r)$  проходит ниже значений  $K_{CSR}(r)$ , то это означает, что приблизительно на данном расстоянии  $r$  было встречено меньше особей, чем могло бы быть при их случайном распределении, что свидетельствует о регулярности расположения точек или их разрежении. Расстояния  $r$ , на которых наблюдаются эти отклонения, называются размером (масштабом) наблюдаемого вида неоднородности.

Графически функцию Рипли представляют в виде функции  $L(r) - r$ , так как в случае полной пространственной случайности  $L_{CSR}(r) - r = 0$  при любых расстояниях  $r$  (рис. 1), при этом  $L(r)$  вычисляется как  $L(r) = \sqrt{K(r)/\pi}$ .

Для определения значимости отклонений поведения  $L(r)$  функции Рипли от  $L_{CSR}(r)$  функции Рипли, соответствующей случайному пространственному распределению особей, использован метод симуляций Монте-Карло [33, 34]. Данная техника находит коридор принятия гипотезы о случайности наблюдаемого пространственного размещения особей.

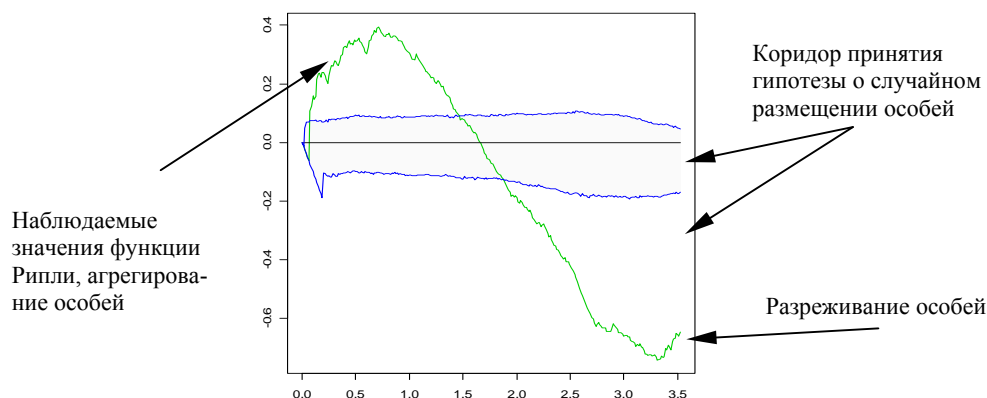


Рис. 1. Графическое представление функции Рипли. По вертикали откладывается  $L(r) - r$ , по горизонтали – расстояние, для которого рассчитывалось значение функции Рипли

При расчете расстояния между особями разных классов (виды, онтогенетические группы), распределение характеризуется либо «агрегированием» (то есть формированием скопления), либо «отталкиванием» – под зоной отталкивания мы понимаем область наименьшей плотности особей, обусловленной разграничением территории распространения разных возрастных групп или разных видов и формированием равномерной структуры. Если наблюдаемая функция Рипли выходит из коридора принятия гипотезы о случайности размещения особей, то наблюдается значительное/значимое отклонение от случайного распределения на этих расстояниях (отложенных по оси абсцисс).

Все картированные особи можно разделить на несколько классов, например, по онтогенетическому состоянию, индексу жизненности или на основании любой другой информации. Для анализа пространственных закономерностей между расположением двух классов особей используется кросс-функция Рипли. Анализ точечных мозаик был проведен с помощью пакета SPATSTAT [35, 36].

При использовании данного метода число особей каждой онтогенетической группы должно быть не менее 20, если их меньше, то рассчитать статистику пространственного распределения особей невозможно. Иногда, чтобы увеличить численность онтогенетических групп, для некоторых малочисленных видов онтогенетические группы были объединены в более крупные фракции прегенеративных, генеративных и постгенеративных особей.

### 3. Обсуждение результатов исследования пространственно-возрастной структуры растений разных жизненных форм

На основе информационной популяционной базы были построены карты распределения разных видов деревьев на территории различных фитоценозов. Отдельно строились карты поярусного распределения деревьев, как по отдельным видам, так и разновидовые. Составление поярусных карт дает возможность разобраться в пространственной структуре лесных фитоценозов более точно, так как деревья в процессе своего онтогенеза занимают различные ярусы,



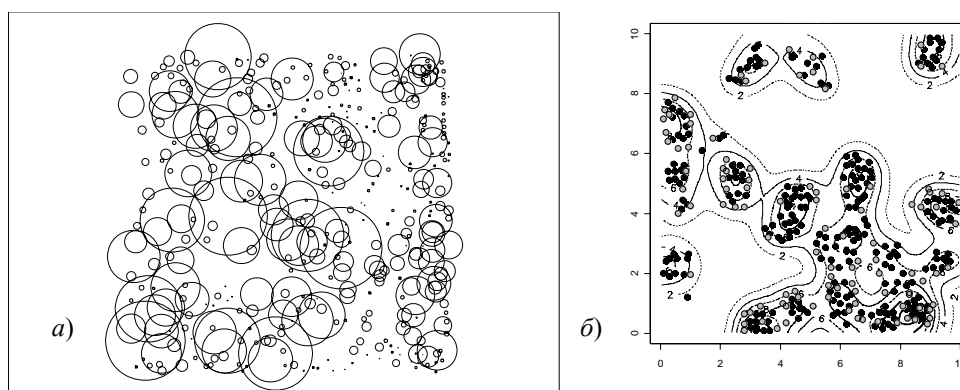


Рис. 2. а) Карта-схема пространственного распределения деревьев в сосняке зеленомошном с елью и липой с учетом онтогенетических групп и их площадей потенциального питания (ВКГПБЗ). б) Карта-схема пространственного распределения прегенеративных и генеративных особей *Corydalis bulbosa* в лесопарке «Лебяжье»

переходя с возрастом из одного яруса в другой. Каждый ярус обладает определенным, только ему присущим комплексом экологических факторов, которые и влияют на пространственную структуру деревьев разного возраста и разных экологических групп (особенно по отношению к свету) [7], причем для деревьев карты-схемы строились с учетом площадей потенциального питания. Карты-схемы пространственного распределения травянистых растений и кустарничков отличались тем, что особи разных онтогенетических групп даются точками. Примеры карт-схем представлены на рис. 2.

Ниже мы предлагаем анализ распределения особей разных онтогенетических групп деревьев. На основе анализа поведения кросс-функция Рипли были выявлены некоторые закономерности в распределении прегенеративных и генеративных особей разных видов деревьев (рис. 3–5) в фитоценозах, исследованных на территории Раифского участка Волжско-Камского природного биосферного заповедника (ВКГПБЗ).

Распределение особей разных возрастных групп *Pinus sylvestris*, как правило, случайное, однако первоначально отмечается «отталкивание», то есть процесс разреживания прегенеративных и генеративных особей в радиусе 5–6 м, а затем распределение особей становится более или менее случайным. Аналогичная закономерность наблюдается и в других однотипных фитоценозах (7С3Е; 10С).

Мы предполагали, что процесс разреживания, то есть образование «зон отталкивания», характерен в первую очередь для светолюбивых видов деревьев (*Pinus sylvestris*), однако подобная закономерность была отмечена и для тенелюбивой ели (*Picea fennica*) на территории различных сосново-елово-зеленомошных ценозов (4С4Е2Л+Д; 5Е4С1Б+Л; 7С3Е; 8Е2Б).

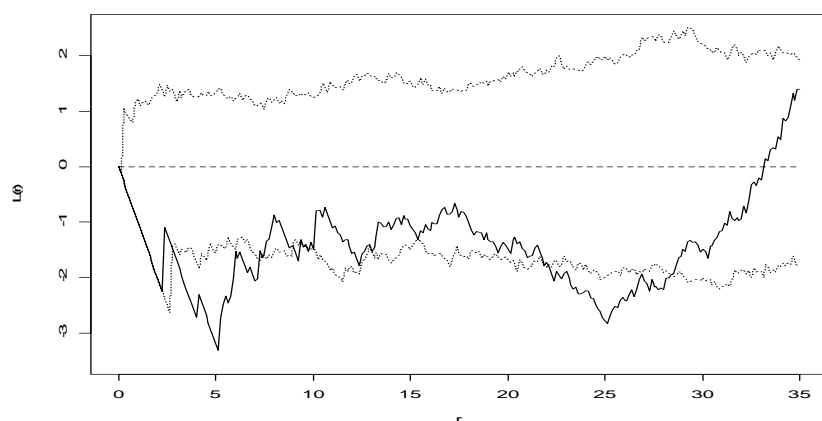


Рис. 3. График функции взаимного распределения прегенеративных и генеративных особей *Pinus sylvestris* на территории сосняка чернично-бруснично-мшистого с елью (9С1Е+Б); по оси «абсцисс» отложены метры, по оси «ординат» – изменение функции

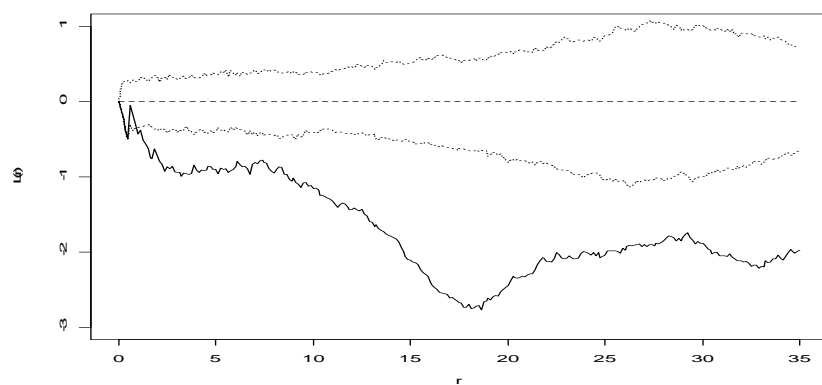


Рис. 4. График функции взаимного распределения виргинильных и генеративных особей *Picea fenica* на территории ельника с сосной зеленомошного (5Е4С1Б+Л)

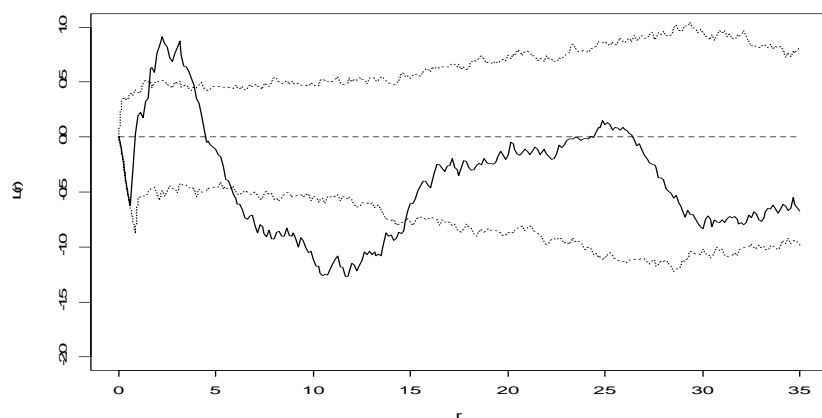


Рис. 5. График функции взаимного распределения виргинильных и генеративных особей *Tilia cordata* в сложных сосняках (4С4Е2Л+Д)

Особи разных онтогенетических групп ели стремятся также разграничить территорию произрастания, поэтому распределение равномерное. То же самое отмечала О.В. Смирнова [10] в широколиственных лесах, применяя метод картирования одновозрастных и поярусных популяционных локусов. Она предполагает, что для древесных видов характерно разделение в пространстве взрослых и молодых популяционных локусов, которые возникают на конкретной территории за один акт возобновления в местах гибели старых. Мы это связываем с тем, что для процессов прорастания, роста и развития прегенеративных особей ели необходимо достаточно света, тепла и снижение конкурентных отношений с генеративными особями, всегда дающими очень большую затененность.

Напротив, для теневыносливой липы сердцелистной при статистической обработке была выявлена другая закономерность.

Прегенеративные и генеративные особи липы первоначально образуют небольшие скопления радиусом 2–3 м, на расстоянии 10 м встречаются реже, то есть более или менее равномерно, а затем распределение выбранных групп становится случайным. Аналогичная закономерность отмечалась и на территории других фитоценозов (**5ЛЗД1В1Б**; **5Л4Б1Д+В**; **5ЛЗВ1Д1Е**; **5Е4С1Б+Л**). Липа сердцелистная, являясь теневыносливым и довольно толерантным видом в хвойно-широколиственных сообществах чаще размножается вегетативно. Именно активное вегетативное размножение и вариабильность форм роста и типов онтогенеза, выраженная в изменении жизненной формы (от одноствольного дерева в широколиственных лесах до мало- и многоствольного – дерева-куста или вегетативно-подвижного, куртинообразующего дерева в хвойно-широколиственных лесах), приводят к формированию ярко выраженных скоплений разного радиуса. В дальнейшем распределение скоплений приобретает случайный характер, что обусловлено внутривидовой и межвидовой конкуренцией.

Созданная электронная популяционная база позволяет проводить более сложный анализ пространственно-возрастного распределения деревьев в разных фитоценозах. Так, мы пытались сравнивать пространственное распределение различных онтогенетических групп и разных видов деревьев (рис. 6).

Оба вида (и их онтогенетические группы) стремятся разграничить территорию произрастания, в результате отмечаются «зоны отталкивания» в радиусе 15 м. Подобная закономерность характерна и при распределении виргинильных особей *Pinus sylvestris* и генеративных особей *Picea fennica* – здесь также отмечаются «зоны отталкивания» радиусом 10–12 м. Напротив, при статистическом анализе взаимного распределения виргинильных особей *Tilia cordata* с генеративными особями *Pinus sylvestris* либо *Picea fennica* наблюдалось стремление образовывать скопления разного радиуса (6–10 м), затем распределение становилось более или менее случайным.

В целом можно отметить, что *Pinus sylvestris* и *Picea fennica* как ценообразователи хвойно-широколиственных сообществ в благоприятных условиях стремятся формировать равномерную структуру, разграничивая территорию природных ресурсов между друг с другом. Однако исследования популяционной организации деревьев только начаты. Анализ внутривидовых и межвидовых взаимоотношений в рекреационно нарушенных сообществах, по-видимому, даст еще более интересные результаты.

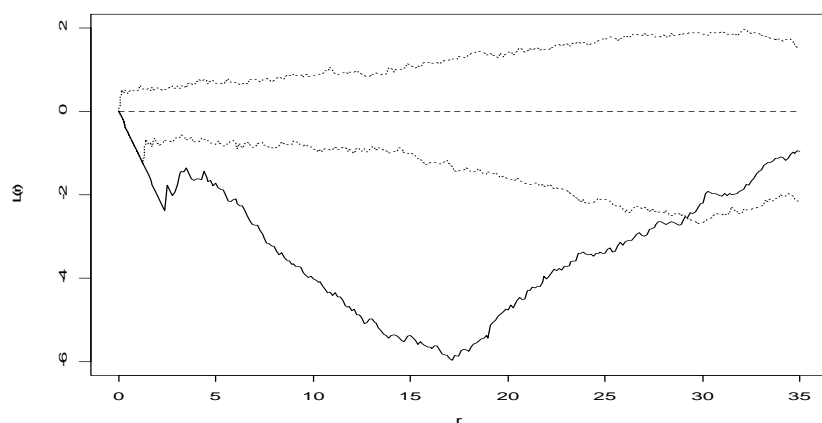


Рис. 6. График функции взаимного распределения виргинильных особей *Picea fennica* и генеративных особей *Pinus sylvestris* на территории ельника с сосной зеленомошного (5Е4С1Б+Л)

Для каждой ценопопуляции кустарничков и травянистых растений вычислялось четыре вида функций Рипли: а) на основе пространственного размещения особей прегенеративного состояния; б) на основе пространственного размещения особей генеративного состояния; в) на основе пространственного размещения всех особей, без разделения по возрастным группам; г) кросс-функция Рипли на основе взаиморасположения особей прегенеративного и генеративного возрастных состояний. При этом исследовались ценопопуляции, произрастающие в различных фитоценозах, в разных климатических условиях, на территориях различного природопользования и антропогенного воздействия. Наиболее качественный анализ был проведен для видов, размножающихся в основном семенами (клубнеобразующие), и некоторых дерновинных и короткокорневищных видов, у которых точно определяется размер особи (генеты). Анализ пространственного распределения длиннокорневищных и вегетативно-подвижных видов трав требует дополнительного изучения.

В результате наших исследований можно отметить некоторые общие закономерности.

- Прегенеративные особи, представленные небольшими надземными побегами, как правило, стремятся к агрегированию, то есть формированию скоплений разного радиуса 0.3–2 м, и чем более благоприятные для произрастания условия, тем больше радиус скопления.

- Распределение генеративных особей имеет более сложную структуру, что связано с большими размерами и их конкурентным потенциалом. Как правило, первоначально отмечается «зона отталкивания» или зона низкой плотности радиусом 0.15–0.3 м, по сути физическое исключение друг друга. Далее распределение может быть случайным либо с постепенным увеличением плотности и формированием скопления большого радиуса 2.5–4 м, подобная структура обусловлена внутривидовой конкуренцией генеративных особей. И только при антропогенном воздействии различного характера (рекреация, выпас, сенокосение, эрозия, песчаный отвал дороги и т. д.) формируются выраженные агрегации небольшого радиуса (0.3–1.5 м) на расстоянии 1–3 м, что, по-видимому,

обусловлено снижением жизненного состояния генеративных особей и резкой гетерогенностью микроусловий.

• При взаимном распределении прегенеративных и генеративных особей первоначально отмечается также процесс разреживания, то есть взаимного исключения друг друга на расстоянии 0.1–0.5 м, обусловленный внутривидовой конкуренцией. Далее распределение становится случайным, с постепенным увеличением плотности и образованием скопления разного радиуса 0.5–5 м и более, что обусловлено уже неоднородностью среды местообитания. В крупных скоплениях отмечаются особи всех онтогенетических групп. Для клубнеобразующих видов часто отмечались агрегации 2-х уровней, более мелкие скопления формировали скопления большего радиуса.

Таким образом, крупные генеративные особи в большей степени определяют «рисунок» пространственного распределения и пространственной микроструктуры популяций в разных фитоценозах. Однако те или иные антропогенные воздействия, увеличивающие гетерогенность среды местообитания, всегда приводят к выраженному образованию мелких неполночленных скоплений.

В целом можно отметить, что пространственная микроструктура ценопопуляционных локусов в однородных условиях местообитания чаще имеет случайный характер в ценопопуляциях травянистых растений и равномерный характер в ценопопуляциях древесных видов. Контагиозный тип пространственно-возрастной структуры обусловлен гетерогенностью микроусловий обитания или стенобионтностью видов, что характерно для редких видов орхидей.

### Summary

*M.B. Fardeeva, G.R. Islamova, N.A. Chijikova. Analysis of Spatial-Temporal Plant Structure on the Basis of Informational-Statistical Approaches.*

The article presents methods for investigating the population age and spatial structure for species of different morphs. Analysis of intraspecific and interspecific interactions was carried out using digital maps, databases and program packages of R language, where the statistics of spatial structure were calculated. The age-spatial structure of 20 species was analyzed in different climatic conditions and types of land-use management. Spatial relationships of ontogenetic tree species groups and some permanent grasses were detected.

**Key words:** spatial structure of plant populations, age structure of plant populations, methods of spatial analysis.

### Литература

1. Ценопопуляции растений (развитие и взаимоотношения). – М.: Наука, 1977. – 213 с.
2. Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии). – М.: Наука, 1988. – 181 с.
3. Заугольнова Л.Б. Структура популяций семенных растений и проблемы их мониторинга: Авторефер. дис. ... д-ра б. н. – СПб., 1994. – 70 с.
4. Грейг-Смит П. Количественная экология растений. – М.: Мир, 1967. – 359 с.
5. Ипатов В.С., Кирикова Л.А. Фитоценология. – СПб.: Изд-во С.-Петерб. ун-та, 1997. – 316 с.
6. Денисова Л.Н. Пространственная структура популяций клевера ползучего в различных местообитаниях // Бот. журн. – 1995. – Т. 80, № 5. – С. 18–25.

7. *Титов Ю.В., Шереметьев С.Н.* Пространственное размещение растений в ценопопуляциях некоторых видов // Бюл. Моск. о-ва испытателей природы. – 1984. – С. 40–50.
8. *Фаликов Л.Д.* Модель размещения и сопряженности древесных пород в фитоценозе дубравы // Биота основных геосистем центральной лесостепи. – М.: Изд-во АН СССР, 1976. – С. 109–122.
9. *Демьянов В.А.* Метод изучения фитогенного поля древесных пород // Бот. журн. – 1978. – Т. 63, № 9. – С. 1302–1308.
10. *Смирнова О.В., Чистякова А.А. и др.* Популяционная организация растительного покрова лесных территорий (на примере широколиственных лесов европейской части СССР). – Пущено: Изд-во АН СССР, 1990. – 88 с.
11. *Заугольнова Л.Б.* Пространственная структура и взаимоотношения ценопопуляций некоторых степных злаков // Бюл. МИОП. Отд. биол. – 1982. – Т. 87, Вып. 2. – С. 103–111.
12. *Заугольнова Л.Б.* Неоднородность строения ценопопуляций во времени и пространстве // Бот. журн. – 1976. – Т. 61, № 2. – С. 187–196.
13. *Уранов А.А.* Вопросы изучения структуры фитоценозов и видовых ценопопуляций // Ценопопуляции растений. – М.: Наука, 1977. – С. 8–20.
14. *Григорьева Н.М.* Возрастная и пространственная структура ценопопуляций желтой люцерны: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – М.: МГПИ им. Ленина, 1975. – 24 с.
15. *Pélissier R., Goreaud F.* A practical approach to the study of spatial structure in simple cases of heterogeneous vegetation // J. Vegetation Sci. – 2001. – No 12. – P. 99–108.
16. *Василевич В.И.* Статистические методы в геоботанике. – Л.: Наука, 1969. – 232 с.
17. *Маслов А.А.* Горизонтальная структура ценопопуляций лесных растений и неоднородность среды сообществ // Экология популяций: тез. докл. Всесоюзн. совещ. – М., 1988. – Ч. 1. – С. 246–249.
18. *Жукова Л.А., Ведерникова О.П., Смирнова О.В., Торопова Н.А., Евстигнеев О.И.* Популяционная экология растений. – Йошкар-Ола, 1994. – 86 с.
19. *Шорина Н.И.* Строение зарослей папортника-орляка в связи с его морфологией // Жизненные формы: структура спектры и эволюция. – М.: Наука, 1981. – С. 213–231.
20. *Былова А.М., Григорьева Н.М.* Биологические особенности, возрастная и пространственная структура ценопопуляций земляники зеленой и щавеля густого. – М.: Наука, 1987. – 165 с.
21. *Жукова Л.А.* Популяционная жизнь луговых растений. – Йошкар-Ола, 1995. – 223 с.
22. *Жукова Л.А., Богданова А.Г.* Анализ взаимоотношения некоторых луговых растений аллелопатическим методом // Ценопопуляции растений. – М.: Наука, 1977. – С. 108–120.
23. *Жукова Л.А., Акиенцев Е.В., Шивцова И.В., Головенкина И.А.* Пространственная структура растений разных жизненных форм // Принципы и способы сохранения биоразнообразия: Материалы 2-й Всерос. науч. конф. – Йошкар-Ола, 2006. – С. 248–249.
24. *Любарский Е.Л.* Ценопопуляция и фитоценоз. – Казань: Изд-во Казан. ун-та, 1976. – 155 с.
25. *Уранов А.А.* Фитогенное поле // Проблемы современной ботаники. – 1965. – Т. 1. – С. 251–254.
26. *Мазинг В.В.* Об изучении мозаичности и комплексности растительного покрова // Изв. АН СССР. Сер. геобот. – 1965. – № 1. – С. 98–111.

27. Злобин Ю.А. Исследования механизмов, определяющих межвидовые ассоциированности и фитоценоотическую структуру растительного покрова // Бот. журн. – 1976. – Т. 61, № 4. – С. 466–479.
28. Заугольнова Л.Б., Михайлова Н.Ф. Структура фитогенного поля особей у некоторых плотнoderновинных злаков // Бюл. МИОП. Одт. биол. – 1978. – Т. 83, Вып. 6. – С. 79–88.
29. Кожевникова Н.Д. Биология и экология тьянь-шаньской ели. – М.: Моск. гос. ун-т, 1982. – 240 с.
30. Ripley B.D. The second-order analysis of stationary point processes // J. Appl. Probability. – 1976. – V. 13. – P. 255–266.
31. Комаров А.С. Стационарные и динамические модели биоразнообразия напочвенного покрова лесных экосистем // Принципы и способы сохранения биоразнообразия: Материалы 2-й Всерос. науч. конф. – Йошкар-Ола, 2006. – С. 11–13.
32. Грабарник П.Я. Пространственная статистика в экологии: концепции, модели, методы // Принципы и способы сохранения биоразнообразия: Материалы 3-й Всерос. науч. конф. – Йошкар-Ола – Пушкино, 2008. – С. 467.
33. Besag J. Contribution to the discussion of Dr Ripley's paper // J. Royal Stat. Soc. Ser. B. – 1977. – V. 39. – P. 193–195.
34. Фардеева М.Б., Чижикова Н.А., Корчебокова О.В. Динамика пространственно-возрастной структуры клубнеобразующих орхидей // Вестн. Тверского ун-та. – 2007. – № 8(36). – С. 172–176.
35. Baddeley A., Turner R., van Lieshout M.-C. et. al. SPATSTAT: Spatial Point Pattern analysis, model-fitting and simulation. R package version 1. 8-3. – 2005. – Режим доступа: <http://www.spatstat.org>.
36. R Development Core Team. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing. – Vienna, Austria, 2006. – Режим доступа: <http://www.R-project.org>.

Поступила в редакцию  
26.02.08

---

**Фардеева Марина Борисовна** – кандидат биологических наук, доцент кафедры общей экологии Казанского государственного университета.

E-mail: [orchis@inbox.ru](mailto:orchis@inbox.ru)

**Исламова Гузель Равиелевна** – аспирант кафедры общей экологии Казанского государственного университета.

E-mail: [islamova-07@mail.ru](mailto:islamova-07@mail.ru)

**Чижикова Нелли Александровна** – кандидат биологических наук, ассистент кафедры моделирования экосистем Казанского государственного университета.

E-mail: [chizhikova\\_n@rambler.ru](mailto:chizhikova_n@rambler.ru)