

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
МОСКОВСКОЕ ОБЩЕСТВО ИСПЫТАТЕЛЕЙ ПРИРОДЫ

ДИНАМИКА ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ РАСТЕНИЙ

Ответственный редактор
доктор биологических наук
Т.И. СЕРЕБРЯКОВА



МОСКВА
"НАУКА"
1985

Динамика ценопопуляций. -- М.: Наука, 1985.

В монографии исследована изменчивость во времени и в пространстве численности и возрастной структуры ценопопуляций растений в лесных, луговых и степных ценозах. Выявлены основные формы динамических процессов в ценопопуляциях растений и принципиальное их сходство в ценозах разного типа; дана количественная оценка поведения степных и луговых видов. Установлена роль экзогенных и эндогенных факторов в динамике ценопопуляций. Исследована динамика популяций видов в посевах многолетних трав.

Монография предназначена для экологов, геоботаников, луговедов, лесоводов, специалистов сельского хозяйства, а также для преподавателей вузов, студентов и аспирантов.

Табл. 42 Ил. 53. Библиогр. 257 назв.

Редакционная коллегия:

О.В. Смирнова, И.М. Ермакова, Л.Е. Гатцук, В.Л. Болотова

Рецензенты:

С.В. Викторев, Т.А. Работнов

чено преимущественно вегетативным путем. Ежегодное пополнение популяции за счет клонистов достигает 15—18% от общего числа взрослых особей, а пополнение семенным путем лишь 3—4%.

* * *

При поверхностных наблюдениях неизменность и стабильность зеленого ковра кислицы в ельниках — впечатление кажущееся, обманчивое. На самом деле такие заросли ежегодно испытывают закономерные сезонные изменения своей возрастной структуры и плотности. Они обладают своеобразным скрытым динамизмом благодаря сезонным флюктуациям плотности и возрастной структуры. Находясь в состоянии динамического равновесия, такие ценопопуляции тем не менее обнаруживают существенные сезонные пульсации. Это в известной степени сближает кислицу обыкновенную с однолетниками и придает ей черты эксплерентности.

Сезонная динамика плотности и возрастной структуры ценопопуляций кислицы связана с ежегодным волнообразным пополнением их как семенным, так и вегетативным путем, а также с сезонной ритмичностью массовой гибели растений. Иными словами, вегетативное размножение и массовое отмирание особей в ценопопуляциях кислицы имеют выраженный сезонный ритм.

Биологическими предпосылками сезонной пульсации ценопопуляций многолетников могут служить следующие их особенности: одномоментное и однократное прорастание семян; более менее синхронное развитие особей каждого нового поколения; быстрые темпы развития на ранних этапах онтогенеза; сезонный ритм разрастания и партикуляции особей; сезонная ритмичность процессов отмирания.

Можно ожидать, что ценопопуляции многолетников, обладающих хотя бы частично указанными биологическими особенностями, должны испытывать сезонные пульсации, аналогичные таковым в ценопопуляциях кислицы.

Сезонную динамику ценопопуляций многолетников необходимо учитывать при исследованиях в области популяционной экологии растений.

ОЦЕНКА СТЕПЕНИ ДИНАМИЧНОСТИ ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ РАСТЕНИЙ В ПРЕДЕЛАХ ОДНОГО ФИТОЦЕНОЗА

Сообщество представляет собой систему ценопопуляций, обладающих специфическими чертами функционирования. Свойства ценопопуляции проявляются во времени и в пространстве, что составляет два взаимосвязанных аспекта функционирования (поведения) ценопопуляций (Whittaker, 1975). Динамические процессы охватывают практически все стороны жизни ценопопуляции, и степень их выраженности может быть существенной характеристикой того или иного вида растений. Положение видов в ценозе, их роль и значимость для

поддержания устойчивого состояния сообщества может быть различной в зависимости от степени динамизма популяционных признаков.

На примере степных растений мы попытаемся показать различную степень лабильности ценопопуляций в пределах одного фитоценоза. В основу анализа положены наблюдения, проведенные в 1970—1979 гг. на постоянных трансектах (0,5×10 м) в песчаных степях Наурзумского заповедника в овсяницево-перистоковыльной ассоциации с участием псаммофильного разнотравья. Растительность, климатические особенности района работ и методика наблюдений описана ранее (Флора и растительность..., 1975; Заугольнова, 1977).

Отметим лишь основные черты метеорологических условий в годы наблюдений: благоприятными по увлажнению были весна и осень 1970 г., весна 1971, конец лета и осень 1973 г., осень 1976, весна 1978 и 1979 гг., очень сухими были — сентябрь 1971 г., все лето 1975 г., весна 1977 г. и осень 1978 г.; в остальные годы условия по сезонам были более или менее типичными для данной территории.

При длительных наблюдениях на постоянных площадках нет возможности добиться унификации счетных единиц для разных видов растений. Поэтому объем счетных единиц у разных видов существенно менялся (рис. 11). У дерновинных злаков в состоянии $j-g_1$ счетной единицей служила особь семенного происхождения; в состоянии g_2 (когда отмечается дезинтеграция такой особи, но партикулы еще тесно примыкают друг к другу) счетной единицей служил клон. В старом состоянии (g_3 , ss , s) проводился учет партикул и клонов, если границы клона устанавливались легко.

У некоторых короткокорневищных растений (*Potentilla cinerea*, *Sentaurea sibirica*¹) единицей учета служил моноподиальный побег, так как у этих видов без раскопки границы клонов установить трудно. У длиннокорневищных растений счетной единицей служили парциальный куст (*Carex supina*) или побег (*Galium ruthenicum*).

Для оценки степени динамичности численности был использован коэффициент вариации числа особей (или других счетных единиц) в течение всего срока наблюдений ($C_N\%$) и лабильность баланса (B_i). Первый показатель вряд ли требует дополнительных пояснений (Заугольнова, 1977), он оценивает степень явного варьирования численности. Однако этой оценки может быть недостаточно, так как динамизм численности в некоторых случаях носит скрытый характер, поскольку имеет место смена растений, а общая их численность изменяется мало в результате сбалансированности появления и отмирания растений. Величина лабильности баланса способна оценить такую скрытую динамику. Лабильность баланса оценивалась следующим образом

$$B_i = 1 - (N_p / N_{\Sigma}),$$

где N_{Σ} — общее число особей или других счетных единиц, отмеченных для данного вида на всей площади трансекты за все время наблюдений; N_p — число особей, сохранившихся в течение всего срока наблю-

¹ Названия растений даны по "Флоре СССР" и "Своду дополнений и изменений к флоре СССР"

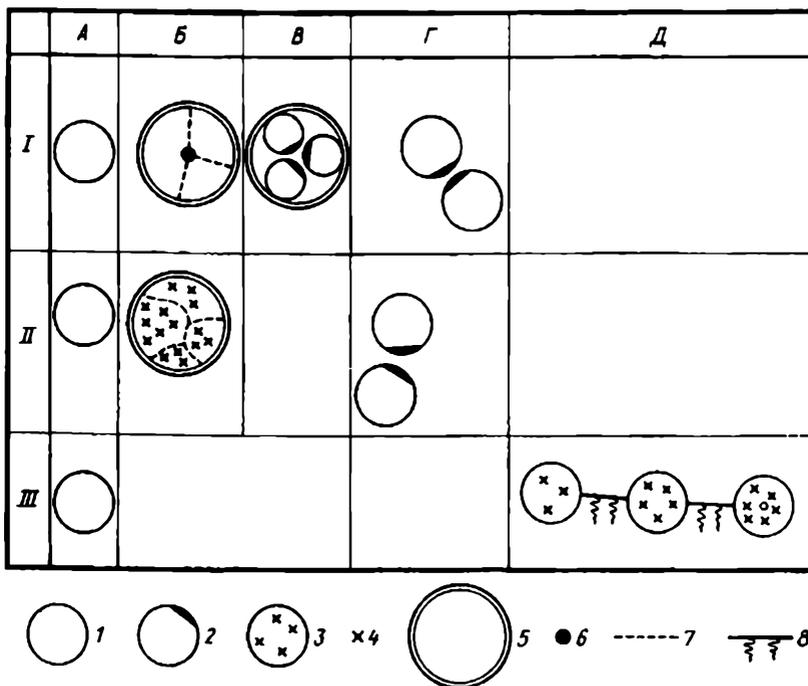


Рис. 11. Объем счетных единиц в ценопопуляциях растений при наблюдениях на постоянных площадках

Счетные единицы: А — особи семенного происхождения, Б — клоны и (или) побеги, В — партикулы (особи вегетативного происхождения) и клоны, Г — партикулы, Д — парциальные кусты и побеги. Жизненные формы: I — плотидерновинные и рыхлодерновинные злаки и некоторые короткостебельные растения (*Arenaria proserpa*, *Centaurea sibirica*), II — короткостебельные растения (*Potentilla sibirica*, *Galatella angustissima*), III — длинностебельные или корнеотпрысковые растения; 1 — границы особи семенного, 2 — вегетативного происхождения, 3 — границы парциального куста, 4 — побеги, 5 — границы клона, 6 — отмершие части растения, 7 — границы партикул, обнаруживающиеся только при раскопках, 8 — коммуникационные образования (корневища, корни)

дений. Лабильность баланса выражается в долях единицы; чем быстрее идет смена особей в ценопопуляции, тем выше лабильность баланса. С помощью коэффициента варьирования числа генеративных побегов ($C_r\%$) оценивался динамизм генеративной функции.

Изменчивость возрастного спектра ценопопуляций оценивалась также двумя показателями, дополняющими друг друга: коэффициентом варьирования индекса возрастности ($C\Delta\%$) и показателем интенсивности онтогенетического развития (I_d). Второй показатель определялся на основе матрицы переходов всех растений вида на трансекте в другое возрастное состояние: I_d равняется доле (в %) таких особей, у которых изменяется возрастное состояние, от общего числа живых.

Помимо этих оценок, была сделана попытка дать количествен-

¹ Индекс возрастности определялся по А.А. Уранову (1975) для каждого года наблюдений.

ную характеристику скорости отмирания в перманентной части ценопопуляции (т.е. без учета пополнения) и степени пополнения ценопопуляции молодыми растениями, что может служить оценкой рождаемости в ценопопуляции. Скорость отмирания оценивалась с помощью длительности полужизни (H) ценопопуляции (Nagreg, 1977). Она определяется на основе кривых выживания (изменение численности одного поколения особей во времени) или кривых истощения (то же, но для разновозрастной группы особей). Длительность полужизни можно определить, если кривые имеют экспоненциальный характер, т.е. в лог-шкале представляют прямолинейную зависимость. Если линии отмирания криволинейны, они разбиваются на прямолинейные отрезки и длительность полужизни определяется отдельно для каждого периода жизни. Интенсивность пополнения ($I, \%$) ценопопуляций оценивалась как отношение числа появившихся на трансекте ювенильных растений к общему числу учтенных.

Динамика ценопопуляций дерновинных злаков. Растения этой жизненной формы (*Stipa pennata*, *S. capillata*, *Festuca beckeri*, *F. sulcata*, *Koeleria glauca*, *K. macrantha* и др.) составляют эдификаторную группу в условиях сообществ сухих степей; численность и структура их ценопопуляций в значительной степени определяют строй всего сообщества.

Появление всходов у дерновинных злаков носит эпизодический характер (Борисова, Попова, 1972; Комплексная характеристика... 1976; наши наблюдения) и зависит от следующих обстоятельств: 1) условий увлажнения при появлении всходов (весной и осенью), 2) величины реальной семенной продуктивности видов в текущем (виды *Festuca*, *Koeleria*) или предыдущем (*Stipa*) году. В свою очередь колебания реальной семенной продуктивности объясняются сочетанием различных факторов: 1) влиянием экологических условий в период заложения и развития генеративных побегов и цветения растения; 2) повреждением семян насекомыми-фитофагами. Эти воздействия резко снижают реальную семенную продуктивность (до 1—4%) по сравнению с потенциальной. Потенциальная семенная продуктивность у *Stipa pennata* изменяется по годам в пределах 11,1—24,5 семян на особь, у *Festuca beckeri* — 64,5—122,1, у *Koeleria macrantha* — 185,7—221,3. Реальная семенная продуктивность обнаруживает более резкие колебания у ковыля — 0,21—14,9 и у овсяницы 0,6—21,5.

Появление всходов возможно лишь в том случае, если совпадают благоприятные условия для образования семян и их прорастания. Необходимо заметить, что запас семян в почве в изученном сообществе (на легких почвах) практически отсутствует. Для успешного семенного возобновления необходимо совпадение благоприятных условий разных лет или сезонов, что представляет собой явление в значительной степени случайное. В результате отмирания всходов (отмирание у ковыля составляет 50%, у овсяницы — 84%) численность ювенильных особей в ценопопуляциях злаков невелика и составляет 1—25 экз. на 5 м^2 . Можно заметить, что значительное увеличение числа ювенильных растений в ценопопуляциях злаков отмечено лишь дважды за весь период наблюдений — в 1971 и 1979 гг.

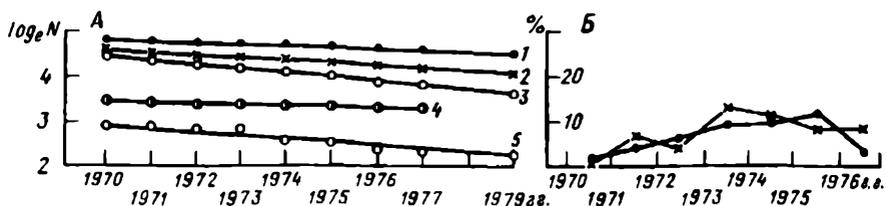


Рис. 12. Отмирание растений в популяциях злаков

А — кривые истощения для исходной популяции 1970 г., Б — интенсивность отмирания особей в ценопопуляции (доля в % отмерших растений к общему числу отмеченных в начале каждого периода). 1 — *Stipa pennata*, 2 — *Festuca beckeri*, 3 — *Koeleria glauca*, 4 — *Stipa capillata*, 5 — *Koeleria macrantha*

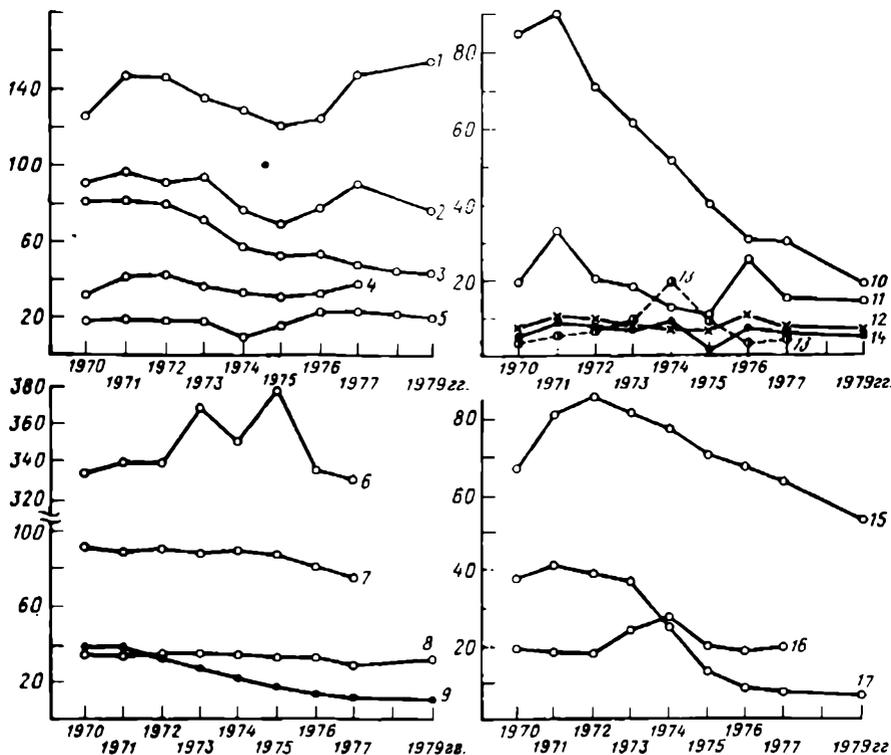


Рис. 13. Изменение численности ценопопуляций степных видов с 1970 по 1979 г. (трансекта $0,5 \times 10 \text{ м}^2$)

1 — *Stipa pennata*, 2 — *Festuca beckeri*, 3 — *Koeleria glauca*, 4 — *Stipa capillata* (по двум трансектам $0,5 \times 10 \text{ м}^2$), 5 — *Koeleria macrantha*, 6 — *Potentilla cinerea*, 7 — *Centraurea sibirica*, 8 — *Arenaria procera*, 9 — *Galatella angustissima*, 10 — *Artemisia campestris*, 11 — *Euphorbia seguieriana*, 12 — *Onosma simplicissimum*, 13 — *Syrenia montana* (по двум трансектам), 14 — *Alyssum tortuosum*, 15 — *Scorzonera ensifolia*, 16 — *Seteli ledebouri* (по двум трансектам), 17 — *Helichrysum arenarium*

Динамика численности злаков связана также с устойчивостью особей в разных возрастных состояниях. В общем выживаемость в течение онтогенеза меняется по одновершинной кривой с максимумом у g_2 -особей (Заугольнова, 1977). Кривые истощения для всех исследованных злаков в логарифмической шкале выражаются прямой

линей (рис. 12, А). Это свидетельствует о том, что уровень отмирания в перманентной части ценопопуляции не зависит от колебаний условий по годам. По-видимому, отмирание представляет в данном случае по преимуществу зидогенный процесс, в меньшей степени зависящий от внешних условий, чем появление новых особей. Однако интенсивность отмирания особей (с учетом новых поступлений) может колебаться по годам (рис. 12, Б), что связано прежде всего с отмиранием вновь возникших ювенильных растений. Именно поэтому наибольшая интенсивность отмирания у ковыля и овсяницы отмечена не в засушливый 1975 г., а в относительно благоприятные по увлажнению годы (1973—1974), следующие за годами с успешным пополнением (1970, 1971). Такая же связь отмечается и Харпером (Harper, 1977) для других видов.

Динамика численности в ценопопуляциях злаков связана также и с процессом вегетативного размножения. У растений этой жизненной формы клон может образоваться уже в g_2 -состоянии, а старые дерновины всегда представляют совокупность партикул. Значительное увеличение партикул отмечено в 1976—1977 гг. и является следствием засухи 1975 г. Последствие засухи выразилось в уменьшении числа побегов и разделении существующих партикул на более мелкие. Аналогичные процессы отмечены для других видов злаков в суровых высокогорных условиях (Стешенко, 1976). Таким образом, очень резкие колебания условий могут вызвать варьирование числа партикул в ценопопуляциях дерновинных злаков.

В общем для ценопопуляций рассматриваемых видов характерен относительно устойчивый уровень численности, который подвержен слабым флюктуациям (рис. 13, кривые 1—5). Для них отмечен низкий коэффициент варьирования численности (табл. 15), в ценопопуляциях относительно велика доля перманентных особей (табл. 15, B_1), они составляют от 30 до 53% от общей численности. Лабильность баланса в связи с этим относительно мала (табл. 15).

Наряду с изменением численности особей у растений в силу их пластичности отмечается варьирование числа побегов. В ценопопуляциях дерновинных злаков наблюдались следующие типы изменений числа побегов: 1) флюктуации числа вегетативных побегов в старых партикулах; особенно резко оно снизилось после засухи, 2) флюктуации числа генеративных побегов (g_1 — g_3) в сочетании с длительными (до 7 лет) перерывами в их образовании, 3) временное (1—3 года) отсутствие живых побегов у сенильных партикул.

Для изученных видов число генеративных побегов — это один из наиболее вариабельных популяционных показателей (см. табл. 15). Для злаков можно отметить, что полное совпадение колебаний этого параметра наблюдается лишь у двух видов келерии (рис. 14), изменение числа генеративных побегов у других видов довольно специфично. Это обстоятельство позволяет думать, что колебания этого параметра связаны с особенностями ритма разрастания генеративных побегов. Однако все же выделяются и такие годы, когда подъем численности генеративных побегов отмечен у большинства видов злаков (1970, 1978). Видимо, внешние условия могут вносить значительные кор-

Таблица 15. Количественная оценка динамичности ценопопуляций

Вид	Счетная единица	Параметр						
		C _N %	В ₁	1,%	C%	I _d %	H	C _R %
Плотнoderновинные злаки								
<i>Festuca beckeri</i>	Особь, клон	10,7	0,53	8,5	8,8	14,8	13,7	239,7
<i>Koeleria glauca</i>	То же	26,5	0,67	1,0	4,1	10,2	7,6	192,9
<i>K. macrantha</i>	»	13,1	0,70	2,8	5,2	14,5	9,0	198,4
<i>Stipa capillata</i> L.	»	13,3	0,47	40,6	12,2	5,7	27,6	72,6
<i>S. pennata</i> L.	»	8,7	0,54	17,2	10,3	7,6	20,5	70,6
Короткорневищные травы								
<i>Arenaria procera</i>	Особь, клон	7,3	0,14	0	1,7		41,6	58,4
<i>Centaurea sibirica</i>	Побег	6,6	—	4,3			—	95,8
<i>Galatella angustissima</i>	Особь	46,3	0,81	25,0			—	69,5
<i>Potentilla cinerea</i>	Побег	4,9	—	25,0	—			
Стержнекорневые многолетники с семенным возобновлением								
<i>Alyssum tortuosum</i>	Особь	59,0	1,0	86,4	88,0	65,2	—	148,2
<i>A. lenense</i>		105,1	0,99	86,1	47,3	42,4	1,2—2,7	—
<i>Artemisia campestris</i>		48,6	0,81	11,5	32,2	17,7	4,0	62,9
<i>Euphorbia seguiriana</i>		26,6	0,87	65,5	24,6	27,8	4,7	47,2
<i>Onosma simplicissimum</i>		20,5	0,69	66,0	31,5	12,5	5,0	58,4
<i>Syrenia montana</i>		74,9	1,0	90,3	65,4	43,5	1,0	183,0
Стержнекорневые многолетники со смешанным возобновлением								
<i>Helichrysum arena- rium</i>	Особь	64,0	0,94	18,8	42,3	—	2,5—3,3	166,1
<i>Scorzonera ensifolia</i>		14,5	0,87	49,6	—	—	6,1	62,3
<i>Seseli ledebouri</i>	Особь, парц. куст	16,7	0,56	44,1	6,5	10,1	20,5	50,5
Длиннокорневищные травы								
<i>Carex supina</i>	Парц. куст	29,9	0,94	57,9	21,1	17,7	1,1—4,0	—
<i>Galium ruthenicum</i>	Парц. побег	29,9						

рективы в ход эндогенных процессов образования и развития генеративных побегов (Заугольнова, 1980).

Характер изменения индекса возрастности (рис. 15, кривые 1—5) свидетельствует о том, что возрастная структура ценопопуляций дерновинных злаков испытывает небольшие флюктуации, которые выражаются в чередовании процессов старения и омоложения. Старение несколько усиливается в период после засухи. Существенное омоложение за счет ювенильных особей отмечено дважды (1971, 1979) лишь для *Stipa pennata* и совпадает с периодами подъема солнечной активности, которые в Кустанайской обл. характеризуются более влажными условиями (Байдал, 1971). Только по отношению к этому виду можно говорить о более или менее четкой цикличности флюктуаций возрастного состава. Доля особей, которые изменяют свое

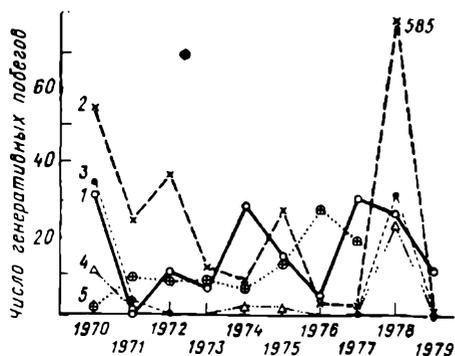


Рис. 14. Изменение числа генеративных побегов у дерновинных злаков на трансекте $0,5 \times 10 \text{ м}^2$

1 — *Stipa pennata*, 2 — *Festuca beckeri*, 3 — *Koeleria glauca*, 4 — *Koeleria macrantha*, 5 — *Stipa capillata*

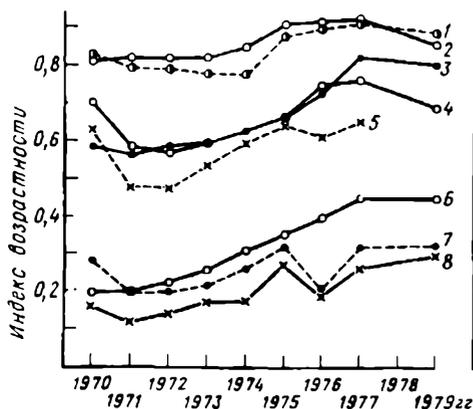
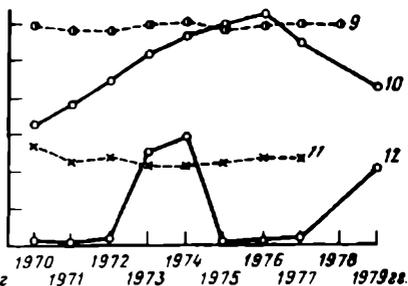


Рис. 15. Изменение индекса возрастности в ценопопуляциях степных растений с 1970 по 1979 г.

1 — *Koeleria macrantha*, 2 — *Koeleria glauca*, 3 — *Festuca beckeri*, 4 — *Stipa pennata*, 5 — *Stipa capillata*, 6 — *Artemisia campestris*, 7 — *Euphorbia seguieriana*, 8 — *Onosma simplicissimum*, 9 — *Arenaria procera*, 10 — *Carex supina*, 11 — *Scirpus ledebouri*, 12 — *Alyssum tortuosum*



возрастное состояние, колеблется по годам довольно существенно (табл. 16).

Однако только в один из периодов (1975—1977 гг.) можно установить связь между интенсивностью онтогенетических изменений и внешними условиями: в период после засухи наблюдается некоторое усиление интенсивности этих процессов особенно у овсяницы (в основном за счет старения). На двух рядом расположенных трансектах подъемы и спады интенсивности онтогенетического развития приходятся на разные годы. По-видимому, в большинстве случаев флюктуации этого показателя носят случайный характер. Количественная оценка динамичности возрастного состава с помощью двух величин $C \Delta \%$ и I_d показывает, что злаки обладают значительной стабильностью возрастной структуры по сравнению с другими видами (см. табл. 15).

Динамика ценопопуляций короткостебельных многолетних. Изучение динамики этой группы видов в одних случаях возможно лишь на уровне монопоидальных побегов (*Potentilla cinerea*), в других — побегов, особей и клонов (*Arenaria procera*, *Centaurea sibirica*) или побегов и особей (*Galatella angustissima*). Различия в счетных единицах

Таблица 16. Доля растений, изменивших возрастное состояние (% от общего числа) в ценопопуляциях злаков

Вид	Трансекта	Годы						
		1970—1971	1971—1972	1972—1973	1973—1974	1974—1975	1975—1976	1976—1977
<i>Stipa pennata</i>	I	2,0	3,0	8,0	8,3	7,4	9,7	9,4
	II	0	2,3	5,8	5,3	9,9	7,8	13,4
<i>Festuca beckeri</i>	I	6,7	8,2	15,4	11,5	16,9	15,7	24,7
	II	9,7	11,1	19,0	14,3	11,7	21,8	13,5

связаны с размером клонов, их компактностью и числом монокарпических побегов в составе клонов и партикул. Если исходить из однородной счетной единицы, какой является моноподиальный побег, то среди короткокорневищных видов выделяются виды, довольно стабильные по численности (*Arenaria procera*, *Centaurea sibirica*, *Potentilla cinerea*), и весьма динамичный вид *Galatella angustissima*.

Исследование динамики числа особей семенного происхождения и клонов у *Arenaria procera* и *Centaurea sibirica* свидетельствует о том, что этот показатель также весьма стабилен (см. табл. 15). Слабая изменчивость числа побегов и клонов связана со следующими обстоятельствами: 1) длительной жизнью моноподиальных побегов (до 5—10 лет), 2) слабой энергией ветвления побегов, 3) большой длительностью существования клонов и партикул, 4) слабой энергией семенного возобновления. Обычно число ювенильных растений в ценопопуляции составляет 1—7% от общей численности особей и только у *Potentilla cinerea* в благоприятные годы поднимается до 22—24%.

Флуктуации числа моноподиальных побегов у *Potentilla cinerea* связаны с изменением условий по годам: подъемы численности отмечены (см. рис. 13, кривая б) в относительно влажном 1973 г., а спад — в 1975—1976 гг. (последствие засухи).

У большинства короткокорневищных растений невозможно определить возрастное состояние растений без их раскопки. Это удалось в какой-то степени сделать только для *Arenaria procera*. Ценопопуляция этого вида характеризуется преобладанием старых (g3, ss, s) клонов и локальным максимумом на g1. Возрастное развитие происходит медленными темпами и выражается в основном в переходе молодых клонов в зрелое состояние, индекс возрастности меняется незначительно (см. рис. 15, кривая 9). Преобладание старых партикул и их значительный возраст у *Potentilla cinerea* (Заугольнова, 1974) позволяет предположить, что и у этого вида возрастное развитие осуществляется медленно.

В противоположность описанным видам ценопопуляции *Galatella angustissima* характеризуется большим динамизмом числа побегов и особей. Поскольку у этого вида особи обычно имеют небольшое число близко расположенных побегов, возможно определить на постоянных площадках численность особей. Для этого вида характерно очень

энергичное семенное возобновление и пополнение ценопопуляции ювенильными растениями. Однако ювенильные и имматурные особи быстро отмирают; высока смертность и однопобеговых (скорее всего, — старых) партикул. В связи с этим число особей в ценопопуляции вида меняется довольно существенно и однонаправленно в период наблюдений (см. рис. 13, кривая 9). Поступление особей наблюдалось лишь однажды (1970—1971 гг.); отмирание наиболее сильно было выражено в 1972—1973 и 1973—1974 гг., т.е. в относительно благоприятные годы; в период после засухи интенсивность отмирания даже снижается, т.е. этот процесс не связан прямо с внешними экологическими условиями. Кривая истощения соответствует экспоненте, а период полужизни значительно меньше, чем у такого стабильного вида, как *Agelagia procera*; у *Galatella angustissima* лабильность баланса также довольно высока (см. табл. 15). Эти наблюдения показали, что растения сходной жизненной формы могут характеризоваться разной степенью популяционного динамизма и наиболее важными причинами при этом являются различия в энергии семенного размножения и степени устойчивости особей.

Динамика ценопопуляций стержнекорневых многолетников. Эта группа разделяется на две подгруппы в зависимости от способа самоподдержания ценопопуляций: а) семенным путем (*Alyssum lenense*, *A. tortuosum*, *Artemisia campestris*, *Euphorbia seguieriana*, *Onosma simplicissimum*, *Syrenia montana*), б) смешанным — семенным и вегетативным (*Helichrysum arenarium*, *Scorzonera ensifolia*, *Seseli ledebouri*).

Виды первой подгруппы характеризуются высокой степенью динамизма, что отражается в более высоких (по сравнению с вышерассмотренными растениями) коэффициентах вариации численности и показателях лабильности баланса (см. табл. 15). Изменение числа особей в ценопопуляциях носит характер флюктуаций (см. рис. 13, кривые 10—14), но продолжительность периодов флюктуаций у разных видов неодинакова.

Подъемы численности у этих видов связаны с образованием всходов и развитием из них ювенильных растений. Появление всходов обычно наблюдается в относительно влажные годы (1971, 1973, 1976). Однако виды весьма индивидуально реагируют на условия увлажнения, и поэтому подъем числа ювенильных особей возможен, но не обязателен при увеличении количества осадков (весной или осенью). В связи с многофакторностью процесса появления и приживания новых особей чередование подъемов и спадов численности, по-видимому, носит случайный характер во многих ценопопуляциях, что подтверждается для ряда видов специальными расчетами (Розенберг, 1980). Для стержнекорневых растений характерна более высокая скорость отмирания, чем у плотнoderновинных злаков, что отражается в меньшей длительности полужизни ценопопуляции (см. табл. 15). У стержнекорневых многолетников с семенным возобновлением прослеживается прямая связь между длительностью онтогенеза и продолжительностью полужизни ценопопуляции. При длительности онтогенеза в 20—40 лет период полужизни составляет 4—5 лет (*Artemisia campestris*, *Euphorbia seguieriana*), у видов *Alyssum* длительность онтогенеза сокращается

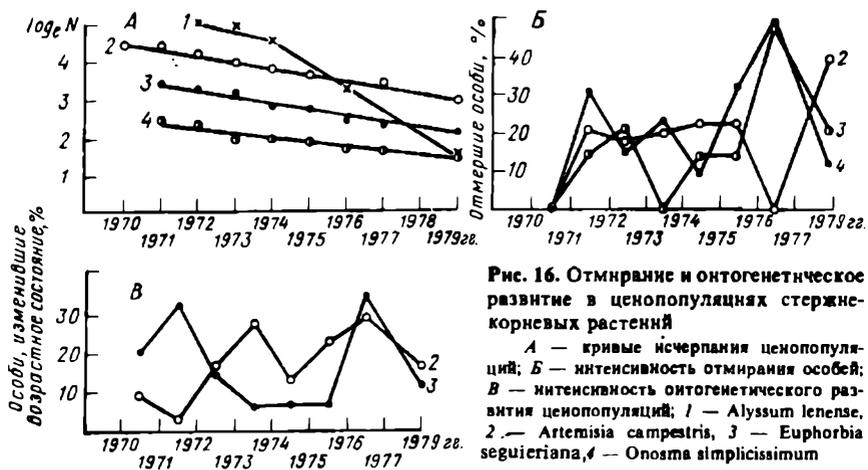


Рис. 16. Отмирание и онтогенетическое развитие в ценопопуляциях стержнекорневых растений

А — кривые истощения ценопопуляций; Б — интенсивность отмирания особей; Б' — интенсивность онтогенетического развития ценопопуляций; 1 — *Alyssum lenense*, 2 — *Artemisia campestris*, 3 — *Euphorbia seguieriana*, 4 — *Onosma simplicissimum*

до 7—10 лет, а период полужизни — до 2—3; у *Syrenia montana* продолжительность жизни — 3—4 года, а период полужизни — 1 год. Эта зависимость позволяет думать, что уровень выживания растений является видовым популяционным признаком и коррелирует с темпами онтогенетического развития особей.

Поскольку у длительно живущих стержнекорневых растений (*Artemisia campestris*, *Euphorbia seguieriana*, *Onosma simplicissimum*) кривые истощения соответствуют экспоненте (рис. 16, А, 2, 3, 4), можно говорить о том, что скорость отмирания ценопопуляции у этих видов не зависит от колебаний внешних условий. Однако интенсивность отмирания (с учетом вновь возникших особей) резко повышается (см. рис. 16, Б) в годы, следующие за мощным поступлением ювенильных растений. Интенсивность онтогенетического развития особей также изменяется во времени (см. рис. 16, Б'), колебания этого параметра специфичны для разных видов.

Только у одного вида этой подгруппы — *Alyssum lenense* отмечено, чем у других тип кривой истощения (см. рис. 16, А, 1); в существовании ценопопуляции можно выделить периоды относительно низкой смертности (период полужизни 2,7 года) и резкого усиления отмирания (период полужизни — 1,2 года). Второй период совпадает с воздействием засухи, после которой численность этого вида катастрофически снижается. Отдельные особи, которые в 1976—1977 гг. выглядели как отмершие, на самом деле находились в состоянии временного покоя и в 1978—1979 гг. вновь образовали вегетативные и даже генеративные побеги. Такие приспособительные возможности позволяют виду сохраняться и восстанавливать свою численность после резких внешних воздействий.

Для стержнекорневых растений характерно преобладание в ценопопуляции молодых растений (левосторонний тип спектра), что отражается на величине индекса возрастности; он значительно ниже, чем у плотнодерновинных злаков (см. рис. 15, кривые 6—8). Изменения возрастного спектра ценопопуляции (Заугольнова, 1977, 1980) смя-

заны с поступлением, возрастным развитием и отмиранием особей. За период наблюдений у одного вида — *Artemisia campestris* отмечено лишь постепенное старение ценопопуляции ввиду отсутствия новых поступлений; у других — периоды омоложения и старения чередуются. Омоложение ценопопуляций совпадает с относительно благоприятными по условиям увлажнения годами (1971, 1976), но в другие не менее благоприятные — омоложение не наблюдается; по-видимому, чередование этих процессов носит довольно случайный характер. Основная причина этого — зависимость омоложения и старения ценопопуляций от значительного числа самых разнообразных факторов как абиотических, так и биотических.

Интенсивность онтогенетического развития не связана непосредственно с колебаниями условий увлажнения по годам. По-видимому, лишь подъем этого показателя у *Artemisia campestris* в 1973—1974 гг. имеет связь с предшествовавшим поступлением (в 1969—1970 гг.) ювенильных особей; к 1973—1974 гг. большая их часть перешла в другое возрастное состояние, что и вызвало подъем интенсивности онтогенетического развития (см. рис. 16, В).

Вторая подгруппа объединяет стержнекорневые растения, которые в условиях климаксового сообщества образуют корневые отпрыски (*Scorzonera ensifolia*, *Seseli ledebouri*, *Helichrysum arenarium*). Самоподдержание ценопопуляций осуществляется как семенным, так и вегетативным способом. Корневые отпрыски по возрастному состоянию могут быть приравнены к ювенильным или имматурным семенным растениям. У одних видов связь отпрысков с материнским растением может сохраняться долго (*Seseli ledebouri*), у других — она быстро нарушается в результате обрыва корней (*Helichrysum arenarium*). У *Scorzonera ensifolia*, по-видимому, корневые отпрыски возникают лишь на уже оборванных корнях. У разных видов растений соотношение в ценопопуляции особей семенного и вегетативного происхождения не одинаково; вегетативные потомки составляют у *Seseli ledebouri* 28—35% от общего числа особей, у *Helichrysum arenarium* 88—97%, у *Scorzonera ensifolia* 99—100%. В ценопопуляциях, как правило, преобладают прегенеративные растения, а среди генеративных — молодые.

Численность ценопопуляций у *Scorzonera ensifolia*, *Helichrysum arenarium* характеризуется большей подвижностью во времени (см. рис. 13, кривые 15, 17) (см. табл. 15), о чем свидетельствуют высокие показатели лабильности баланса. Период полужизни также относительно мал, т.е. ценопопуляции быстро изреживаются. Динамизм популяции *Scorzonera ensifolia* проявляется в виде относительно быстрой смены поколений особей, однако общий уровень численности менее изменчив в результате выравненных соотношений между отмиранием и поступлением растений. Ценопопуляция *Seseli ledebouri* относительно стабильна как по численности, так и по возрастному состоянию (см. табл. 15, рис. 13, 15), у этого вида значителен и период полужизни ценопопуляции. Стабильность численности связана с относительной равномерностью появления особей и их немногочисленностью, а также с малой скоростью отмирания растений. Последнее, возможно, объясняется тем,

что корневые отпрыски у *Seseli ledebouri* крупные, они долго сохраняют связь с материнским растением, т.е. более жизнестойки. Онтогенетическое развитие у этого вида также осуществляется медленнее, чем у двух других корнеотпрысковых видов.

Значительные колебания численности в ценопопуляции *Helichrysum arenarium* связаны со вспышками возобновления в относительно благоприятные по увлажнению годы (1970, 1973) и значительной смертностью особей в разных возрастных состояниях.

В противоположность стержнекорневым видам с семенным возобновлением у корнеотпрысковых не отмечено связи между интенсивностью отмирания и энергией появления вегетативных зачатков. Так, в ценопопуляции *Scorzonera ensifolia* подъемы возобновления отмечены в 1971 и 1972 гг., а наибольшее отмирание наблюдалось в 1977—1979 гг.; при этом из 19 отмерших растений только два имели возраст 2—3 года, остальные были многолетними, т.е. последние отмирают с не меньшей интенсивностью, чем молодые. Интересно, что длительность полужизни вновь возникших корневых отпрысков у *Scorzonera ensifolia* и *Helichrysum arenarium* даже несколько выше (9,5 и 4,0 соответственно), чем у смешанной по возрастному состоянию и возрасту части ценопопуляций, т.е. сокращение численности в ценопопуляциях этих видов происходит не столько за счет молодых растений, сколько за счет старых (или их шансы на выживание по крайней мере равны). Видимо, отмирание вегетативно возникших особей имеет эндогенные причины (уровень выживания особей данного вида, длительность онтогенеза), на которые накладываются экологические влияния (например, в ценопопуляции *Helichrysum arenarium*).

Исследование динамики стержнекорневых видов позволяет сделать вывод о том, что ценопопуляции их не равнозначны по степени динамичности; можно выделить весьма стабильные (*Seseli ledebouri*), средние по динамичности (*Artemisia campestris*, *Euphorbia seguieriana*, *Onosma simplicissimum*) и весьма динамичные виды (*Alyssum lenense*, *A. tortuosum*, *Helichrysum arenarium*, *Syrenia montana*).

Динамика ценопопуляций длиннокорневищных растений. Длиннокорневищные виды не характерны для изученного сообщества, но два вида встречаются довольно часто — *Carex supina*, *Galium ruthenicum*. Самоподдержание ценопопуляции *Carex supina* осуществляется исключительно вегетативным путем; в ценопопуляции *Galium ruthenicum* существенную роль могут играть и семенные особи (Заугольнова и др., 1976).

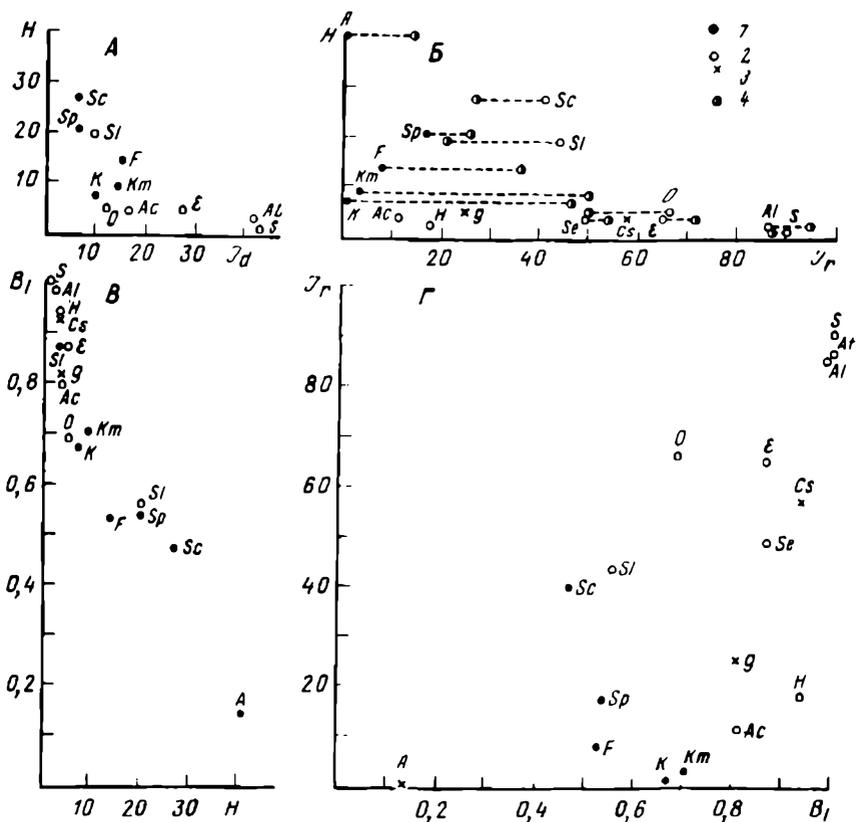
У *Carex supina* особь представлена системой разновозрастных парциальных кустов, соединенных гипогеегенными корневищами. Возможно выделить несколько типов кустов: молодой, зрелый, старый, что в общем соответствует основным этапам развития куста у других длиннокорневищных растений (Kershaw, 1973). Большая часть кустов отмирает в возрасте 3—5 лет, некоторые могут существовать 7—8 лет. Динамика ценопопуляций этого вида целиком связана с интенсивностью образования, скоростью развития и отмиранием парциальных кустов (см. рис. 13). Часто, прежде чем образуется куст, парциальное образование бывает представлено одним побегом. Численность таких по-

бегах и молодых кустов зависит от погодных условий: наибольшее их число возникает во влажные годы, что приводит к омоложению ценопопуляции. Молодые кусты быстро переходят в зрелое состояние, поэтому число молодых начинает быстро снижаться, и если нет очередного поступления, ценопопуляция испытывает старение (см. рис. 15). Наибольшее число кустов отмирает в неблагоприятных условиях (засуха 1975 г.), в этот же период не наблюдается и образования новых кустов.

Кривая истощения ценопопуляции может быть представлена в виде прямолинейных отрезков: первый соответствует 1970—1974 гг., когда длительность полужизни составила 4 года; второй приходится на 1975—1979 гг., когда этот показатель резко падает (1,1 года), т.е. в жизни ценопопуляции выделяются благоприятные периоды, когда кусты живут относительно долго, и периоды с очень быстрым отмиранием кустов. Резкое сокращение кустов в 1975—1979 гг. связано со следующими обстоятельствами: последствием засухи 1975 г., старением ценопопуляции и отмиранием старых кустов, незначительным образованием новых кустов. Интересно, что у *Carex supina* кривая истощения весьма сходна с *Alyssum lenense*, т.е. отмирание парциальных образований с небольшой длительностью жизни происходит по тому же типу, что и отмирание семенных особей со сходной длительностью существования. Хотя у *Carex supina* отмечены средние оценки C_N и C_Δ (см. табл. 15), для парциальных кустов характерна очень высокая лабильность баланса, что сближает этот вид с весьма динамичными стержнекорневыми растениями. Для этого вида свойственна скрытая динамичность ценопопуляции, которая выражается не столько в колебаниях результирующей численности, сколько в постоянной смене парциальных кустов.

Сопоставление различных параметров динамики ценопопуляций.

Параметры, использованные выше для оценки степени динамики ценопопуляций, не однозначны в том смысле, что одни отражают более простые свойства ценопопуляции (отмирание, поступление особей, темпы развития), другие представляют собой оценку сложных интегральных свойств (уровень варьирования численности и возрастной лабильности баланса). Эти параметры взаимосвязаны, и характер этой связи мы попытаемся показать. Рассмотрим соотношение показателей, которые оценивают дифференциальные свойства. Длительность полужизни ценопопуляции находится в обратной зависимости от интенсивности онтогенетического развития (рис. 17, А), поэтому можно считать, что скорость отмирания выше у растений с более высокими темпами онтогенетического развития. Эта зависимость свидетельствует о существовании корреляций между устойчивостью особей, скоростью развития и длительностью онтогенеза у растений. Соотношение между длительностью полужизни и интенсивностью пополнения популяций оказывается довольно сложным и неоднозначным (рис. 17, Б). Хотя в общих чертах можно говорить о наличии отрицательной связи между этими параметрами, однако у целого ряда видов при сходной длительности полужизни наблюдаются значительные отличия в интенсивности пополнения. Мы попытались выяснить причины этих откло-



Фиг. 17. Соотношение между дифференциальными параметрами и динамиком численности ценопопуляций

H — период полужизни ценопопуляций, J_d — интенсивность онтогенетического развития, J_r — интенсивность пополнения ценопопуляций, B_1 — лабильность баланса;

Виды: 1 — злаки — F — *Festuca beckeri*, K — *Koeleria glauca*, Km — *K. macrantha*, Sc — *Stipa capillata*, Sp — *Stipa pennata*; 2 — стержнекорневые травы: Ac — *Artemisia campestris*, E — *Euphorbia seguieriana*, H — *Helichrysum arenarium*, O — *Onosma simplicissimum*, Se — *Scorzonera ensifolia*, SI — *Seseli ledebouri*, Al — *Alyssum lenense*, At — *Alyssum tortuosum*, S — *Syrenia montana*, 3 — корневищные травы: A — *Arenaria procera*, G — *Galatella angustissima*, Cs — *Carex supina*; 4 — интенсивность пополнения, необходимая для сохранения исходной численности ценопопуляций

нений, для чего рассчитали потенциальную интенсивность пополнения, которая необходима для поддержания исходной (1970—1971 гг.) численности ценопопуляций на основе скорости отмирания растений в разных видовых ценопопуляциях. Для поддержания такого уровня численности отмирание за истекший период должно быть равно поступлению. Так, за 1970—1979 гг. потери в ценопопуляции *Stipa pennata* составили 33 счетных единицы от исходных 126, т.е. 26,2%; такова же должна быть и потенциальная интенсивность пополнения для установленного выше условия. При сопоставлении реальной и необходимой (потенциальной) интенсивности пополнения выделяются виды, у которых эти показатели отличаются незначительно (*Stipa pennata*, *Scorzonera ensifolia*, *Euphorbia seguieriana*, *Alyssum lenense*, *Syrenia montana*). У этих

видов в пределах девяти-десятилетнего периода отмирание компенсируется возобновлением. У некоторых видов реальная величина пополнения превосходит необходимую, т.е. эти виды при современном уровне пополнения ценопопуляции способны увеличить свою численность (*Stipa capillata*, *Seseli ledebouri*, *Onosma simplicissimum*). Для других видов необходим более длительный период времени для компенсации отмирания, так как реальная интенсивность пополнения за время наблюдений меньше, чем необходимая для поддержания исходной численности (*Koeleria macrantha*, *K. glauca*, *Artemisia campestris*, *Helichrysum arenarium*, *Carex supina*, *Galatella angustissima*). Если компенсация не будет достигнута, современный уровень численности этих видов будет постепенно снижаться.

Рассмотрим соотношение между скоростью отмирания и степенью динамизма численности (см. рис. 17, В). Длительность полужизни находится в обратной зависимости от лабильности баланса: чем выше скорость отмирания, тем лабильнее численность, т.е. скорость отмирания — один из параметров, который в значительной степени определяет динамизм численности; второй такой параметр — интенсивность пополнения ценопопуляции (см. рис. 17, Г): чем энергичнее идет пополнение ценопопуляции, тем динамичнее ее численность (оцененная с помощью лабильности баланса).

Сопоставим однотипные интегральные показатели, характеризующие разные стороны изменчивости одного и того же признака. Динамизм численности можно оценить как с помощью C_N , так и лабильностью баланса (рис. 18, А): эти показатели находятся в прямой зависимости друг от друга. Однако взаимное положение отдельных видов может значительно меняться при использовании каждого из этих показателей. Особенно это относится к видам, которым свойствен скрытый динамизм (*Carex supina*, *Scorzonera ensifolia*). Прямая связь обнаруживается и между двумя показателями, оценивающими динамизм возрастного спектра (см. рис. 18, Б). Эти показатели не равнозначны и оценивают разные стороны возрастного развития ценопопуляции: $СД$ характеризует колебания в направлении онтогенетического развития (от старения к омоложению и обратно), а I_0 отражает темпы онтогенетических процессов. Можно предполагать, что при более интенсивных темпах развития (а значит, при более короткой продолжительности жизни) ценопопуляция окажется более динамичной по возрастному составу.

Рассмотрим, как связаны между собой показатели, которые характеризуют разные стороны динамизма ценопопуляций — возрастного состава и численности (см. рис. 18, В). Несмотря на значительный разброс точек, в общем ясно прослеживается тенденция прямой связи C_N и $C_Δ$ у видов одного ценоза: чем динамичнее группа видов по численности, тем более вероятно, что она будет весьма динамичной по возрастной структуре. Эта связь позволяет установить положение в этом ряду видов, у которых невозможно определение $СД$ (*Potentilla cinerea*, *Centaurea sibirica*, *Galatella angustissima*). Лабильность баланса и $СД$ также находятся в прямой связи друг с другом, хотя положение отдельных видов относительно друг друга может меняться по срав-

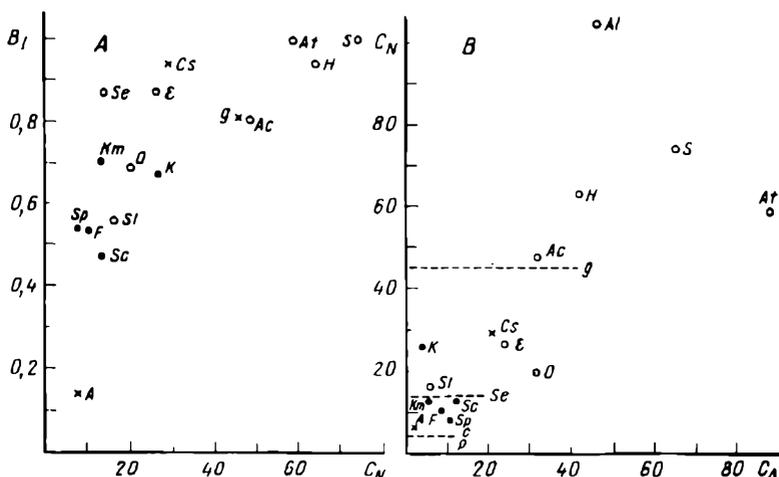
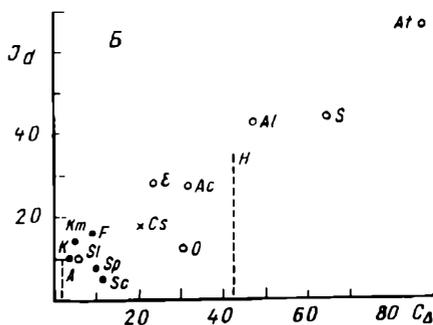


Рис. 18. Соотношение между разными интегральными параметрами

C_{Δ} — коэффициент варьирования возрастности, C_N — коэффициент варьирования чвстности, C — *Centaurea sibirica*, P — *Potentilla cinerea*, Gr — *Galium ruthenicum*, остальные обозначения видов те же, что и на рис. 17. Пунктир на рис. 17, 18 определяет предположительно место видов, у которых один из параметров трудно определить



нению с предыдущей системой признаков. Сопоставление по трем параметрам (C_N , C_{Δ} и B_1) дает возможность выделить среди исследованных видов по крайней мере три группы видов по степени динамизма основных популяционных признаков (численности и возрастной структуре): стабильные виды: все виды злаков, *Seseli ledebouri*, *Artemisia procera*, сюда должны быть отнесены и *Potentilla cinerea*, *Centaurea sibirica* на основе оценки C_N ; промежуточные по динамизму виды: *Artemisia campestris*, *Onosma simplicissimum*, *Euphorbia seguieriana*, *Carex supina*; весьма лабильные виды: *Helichrysum arenarium*, *Alyssum lenense*, *A. tortuosum*, *Syrenia montana*.

Для видов исследованного сообщества характерен флюктуационный тип динамики ценопопуляций. Виды растений в пределах сообщества различаются по размаху изменений (степени динамичности) различных популяционных показателей. Анализ разных сторон динамики ценопопуляций и исследование ряда количественных показателей позволяет говорить о том, что по любому из них возможно расположить виды в относительно непрерывный ряд. Эти исследования подтверждают недостаточность лишь качественной альтернативной классификации ценопопуляций по степени динамизма (Куркин, 1976).

При семенном самоподдержании наибольшая смертность ценопопуляциях наблюдается после периода интенсивного пополнения молодыми растениями; в дальнейшем отмирание стабилизируется. Кривые истощения ценопопуляции у большинства видов носят экспоненциальный характер, т.е. отмирание растений не зависит от колебаний внешних условий и связано в основном с эндогенными причинами. Лишь наиболее динамичные виды характеризуются иным типом кривых истощения; у этих видов внешние условия отражаются на скорости отмирания ценопопуляций. Длительность полужизни ценопопуляции специфична для вида в данных условиях. Зависимость между скоростью отмирания, интенсивностью пополнения и темпами онтогенетического развития свидетельствует о том, что эти популяционные признаки формировались взаимосвязанно в процессе эволюции видовых популяций.

Группы видов, объединяемые на основе сходства динамических показателей, оказались весьма разнородными по жизненным формам и типу возобновления (семенное, вегетативное, смешанное). Можно с уверенностью говорить, что эти признаки еще не определяют степень динамичности ценопопуляций. Степень динамизма численности и возрастного состава связана прежде всего со следующими показателями: устойчивостью особей, темпами их развития, длительностью онтогенеза, интенсивностью пополнения ценопопуляций молодыми растениями.

Стабильные и лабильные ценопопуляции играют не одинаковую роль в сообществе. Стабильные виды формируют устойчивое ядро сообщества, его мало меняющуюся пространственную фитоценоотическую "сеть", ячейки которой заполняются лабильными видами. При экстремальном изменении условий резкое снижение численности лабильных видов в какой-то степени ослабляет остроту конкурентных отношений между стабильными; в благоприятной обстановке лабильные виды, способные быстро восстанавливать свою численность, поддерживают режим ценоценотической замкнутости сообщества. Наличие значительного числа лабильных видов с разной жизненной формой и типом возобновления определяют возможности варьирования фитоценоза в изменчивых условиях среды, способствуя сохранению его структуры и специфики. Устойчивость сообщества как целостной системы обеспечивается сосуществованием ценопопуляций, обладающих разной степенью динамизма признаков.