

УДК 633.31

ИЗМЕНЧИВОСТЬ ВОЗРАСТНЫХ СПЕКТРОВ ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ ЛЮЦЕРНЫ ЖЕЛТОЙ В ЛИПЕЦКОЙ ОБЛАСТИ

А. А. Уранов, Н. М. Григорьева

В настоящей работе мы попытались на основе сравнительного изучения пространственной изменчивости возрастных спектров ценопопуляций люцерны желтой (*Medicago falcata* L.) представить историю развития их во времени.

Полевой материал собран в 1970 и 1971 гг. в Липецкой обл., в районе с. Пады, на правом берегу р. Воронеж, на трех участках прирусловой части поймы, которая имеет здесь увалистый характер, с чередованием гряд, выровненных участков и межгрядных понижений. I участок находился в 5 м от уреза воды, на пологом юго-восточном склоне гряды, направленном к реке; проективное покрытие люцерны составляло 50—60%; кроме нее в травостое доминировали *Poa pratensis* L., *Alopecurus pratensis* L., *Cichorium intybus* L., *Achillea millefolium* L., *Trifolium repens* L. II участок находился в 15—20 м от реки и представлял собой более или менее выровненную территорию с покрытием люцерны 30%. По составу доминантов он отличался от первого отсутствием *Cichorium intybus* и участием *Festuca rubra* L. и *F. valesiaca* Gand. III участок располагался еще несколько дальше, в 30 м от уреза воды, на вершине гряды; по составу преобладающих растений не отличался от II; покрытие люцерны — 20%.

Таблица 1

Экологическая характеристика участков по шкале Л. Г. Раменского

Шкалы	Степень и характеристика	Участия		
		I	II	III
У	53—63 увлажнение сухих и свежих лугов	59,4	61	60,1
УП	9—11 умеренно переменное увлажнение	11	9,4	9,6
БЗ	10—13 довольно богатые почвы	13	11,6	11,7
А	5—7 умеренно аллювиальные местообитания, наилко 0,5—2 см	6	6	6

По увлажнению, его переменности, богатству почвы и развитию аллювиальности, насколько можно судить по экологической шкале Л. Г. Раменского и др. (1956), участки существенно не различались (табл. 1). Почва участков супесчаная, аллювиально-луговая. Все три участка — сенокосные угодья с обычным временем скашивания в конце июня — начале июля. Вычисление коэффициента общности (по Жаккару) показало, что общих видов на всех участках меньше половины. Наибольшее число их наблюдается на I и II участках — 47,7%, на II и III — 36,3%, для наиболее удаленных I и III участков — 30,7%.

Лето 1970 г. было теплым и более влажным по сравнению с многолетними данными, с обильными дождями в августе. Видимо, это вызвало массовое прорастание семян люцерны, что было зафиксировано при изучении популяций на следующий год. Вегетационный период 1971 г. был также теплым, но, наоборот, более сухим по сравнению с многолетними данными; только один летний месяц — июнь — по количеству осадков существенно не отличался от многолетней средней.

Учет особей люцерны проведен на I участке на площади 16×11 м, на II — $10 \times 7,5$ м, на III — $17,5 \times 10$ м. Выбранная площадь на каждом участке была поделена на парцеллы размером $0,5 \times 0,5$ м (т. е. площадью $0,25$ м² каждая): I участок включал 704, II — 300 и III — 700 парцелл. Границы парцелл с помощью шнура строго фиксировались. Расположение особей люцерны по отношению друг к другу на каждой парцелле было закартировано. Материал для установления возрастного спектра ценопопуляций был собран на I участке в июне—июле 1971 г., на III — в июле—августе 1971 г., на II — в июне — июле 1970 г.

Мы различали следующие возрастные состояния у люцерны желтой: состояние проростков (*pl* — *plantulae*), ювенильное (*j* — *plantae juveniles*), имматурное (*im* — *plantae immaturoe*), взрослое виргинильное (*v* — *plantae virginiles*), молодое (*g₁*), средневозрастное (*g₂*), старое (*g₃*), генеративное (*plantae generativae*) и сенильное (*s* — *plantae seniles*). В пойме р. Воронеж люцерна представлена стержнекорневой формой, в то время как на заливных лугах по р. Угре в Калужской обл., где это растение мы изучали ранее, — длиннокорневищно-стержнекорневой. При стержнекорневой форме оказалось возможным определить календарный возраст особей и длительность каждого возрастного состояния по числу годовичных колец ксилемы и луба корней (табл. 2).

Таблица 2
Календарный возраст особей люцерны желтой

Возрастные состояния	Возраст	Средний возраст	Продолжительность пребывания в возрастном состоянии (в годах)
<i>pl</i>	0—1 месяц	менее 1 месяца	—
<i>j</i>	3—5 месяцев	4 »	—
<i>im</i>	1,0 года	1,0 года	1
<i>v</i>	2—3 »	2,5 »	1,5
<i>g₁</i>	3—5 лет	4,0 »	3
<i>g₂</i>	5—9 »	7,0 »	3,5
<i>g₃</i>	7—14 »	10,5 »	2,5—3
<i>s</i>	9—15* »	12,0 »	—

* Абсолютный возраст сенильных особей указан приблизительно.

Фактический материал учета численности особей люцерны желтой по возрастным состояниям на трех участках представлен в табл. 3 и на диаграмме (рисунок). На диаграмме видно, что распределение особей по возрастным категориям на трех участках различно.

В спектре возрастных состояний ценопопуляций люцерны на II участке имеются два пика. Первый провизорно приходится на имма-

Абсолютная и относительная численность особей люцерны желтой

Возрастное состояние	I участок		II участок				III участок			
					число особей					
	на всех парцеллах		на одной парцелле		на всех парцеллах		на одной парцелле		на всех парцеллах	
	абс.	%			абс.	%			абс.	%
<i>pl</i>	4	0,22	0,005	—	—	—	—	—	—	—
<i>j</i>	44	2,41	0,06	124	43,2	0,41	20	3,0	0,03	
<i>im</i>	296	16,24	0,42	—	—	—	260	39,3	0,40	
<i>v</i>	518	28,41	0,73	34	11,8	0,11	119	18,0	0,17	
<i>g₁</i>	538	29,51	0,76	23	8,0	0,08	135	20,4	0,19	
<i>g₂</i>	355	19,47	0,52	20	6,9	0,07	65	9,8	0,09	
<i>g₃</i>	68	3,73	0,09	72	25,1	0,24	62	9,4	0,09	
<i>s</i>	—	—	—	14	4,8	0,05	—	—	—	
Всего	1823	99,9	2,56	287	100	0,96	661	99,9	0,94	

турное состояние¹. Численность резко падает от ювенильных — иматурных растений к взрослым виргинильным и далее плавно снижается к молодым и средневозрастным генеративным особям. Участие последних минимальное. Старые генеративные особи образуют второй (меньший) максимум, за которым следует падение численности к сенильным особям, составляющим всего 4% от общего числа. Наличие в спектре сенильных растений свидетельствует о том, что особи люцерны желтой полностью проходят большой жизненный цикл.

Спектры возрастных состояний, в которых участие каждой возрастной группы представлено процентом от общей численности, можно рассматривать как кривые распределения частот, с которыми особи каждого возрастного состояния встречаются в данной популяции. Хорошо известно, что дву- и многовершинные кривые частот свидетельствуют о гетерогенном составе выборки. Чем же может быть объяснена гетерогенность популяции люцерны II участка, где возрастной спектр представлен двувёршинной кривой?

Преобладание в спектре той или иной возрастной группы свидетельствует о неравномерном поступлении в популяцию диаспор (по-

¹ В 1970 г. ювенильные и иматурные особи подсчитывали суммарно. Поэтому высота первого максимума на *im* может быть и меньше, чем это показано на рисунке; не исключено даже, что максимум приходится не на *im*, а на *j*. В данном случае важно, что максимум совпадает с состоянием более ранним, чем виргинильное, и не может быть на группе проростков, так как в этой популяции они не были обнаружены.

ступление носит импульсивный характер) или о наибольшей продолжительности пребывания растений в данном возрастном состоянии, за счет чего происходит накопление особей. Так как особи люцерны желтой достигают имматурного состояния к одному году, то первый максимум может быть объяснен массовым поступлением диаспор люцерны, возникновением из них проростков и дальнейшим развитием их до имматурного состояния за год до момента исследования. Следовательно, такая эффективная инспермация, под которой мы понимаем массовое поступление диаспор, возникновение из них проростков, закрепление и дальнейшее развитие их с наименьшей элиминацией, произошла в 1969 г.

Второй максимум, приходящийся на старое генеративное состояние, принимая во внимание, что этот возрастной уровень люцерны в наших условиях достигает к 10,5 года и проводит в этом состоянии 2—3 года, нельзя объяснить инспермацией 1969 г. С другой стороны, также нет оснований объяснить этот максимум результатом накопления старых генеративных растений за счет большей продолжительности этого возрастного состояния, так как длительность молодого средневозрастного и старого генеративного состояния примерно одинаковы (табл. 2). Поэтому следует допустить, что когда-то, раньше 1969 г., произошла эффективная инспермация, вследствие которой появились особи, последовательно прошедшие возрастные состояния и достигшие старого и сенильного уровней к моменту нашего наблюдения. При этом должен был существовать период времени, в течение которого в ценоз не поступали семена люцерны вовсе или поступали небольшими порциями. За счет этого и произошло уменьшение численности взрослых виргинильных, молодых и средневозрастных генеративных растений.

Итак, всплеск численности на старых генеративных растениях был бы невозможен, если бы этому не предшествовало такое состояние спектра, когда преобладали средневозрастные особи. Кроме того, в жизни популяции люцерны на II участке был такой промежуток времени (по нашим подсчетам, равный 6—7 годам), в течение которого не происходило эффективной инспермации. За этот промежуток времени возникновение и развитие новых особей в популяции не исключается, но оно не могло носить массового характера.

Следовательно, возрастная структура популяции II участка отражает два периода существования этого вида. Максимум старых генеративных растений представляет собой остаток предыдущего массового обогащения популяции и рисуется нам как остаток старой волны возобновления, а пик численности на имматурных — это новое пополнение популяции, наступление новой волны. Таким образом, двувершинный характер спектра свидетельствует о гетерогенности ценопопуляции, которая имеет временной характер и связана с неравномерностью и эпизодичностью обогащения популяции новыми особями.

Что же будет происходить в будущем с особями старой волны возобновления и как в таком случае будет изменяться возрастной спектр? Малое относительное участие в популяции средневозрастных особей не позволит долго поддерживаться максимуму на старых генеративных особях. А так как из популяции будут элиминироваться растения, полностью закончившие цикл развития, то доля участия старых особей будет снижаться, и с течением времени возрастной спектр из двувершинного должен будет перестроиться в одновершинный. Кроме этого, если поступление семян произойдет в момент, когда онтогенез предыдущего поколения еще не будет закончен, то возможно наложение

новой волны на старую вплоть до полного слияния их. Кривая возрастного спектра в этом случае также может приобрести одновершинный характер.

Примером такого момента в жизни популяции люцерны может послужить возрастной спектр популяции на III участке. Он представлен одновершинной кривой с резким подъемом от ювенильных к имматурным особям и ступенчатым спуском от имматурных к старым генеративным. Отсутствие сенильных растений, казалось бы, свидетельствует о том, что в данной популяции полностью исчезли особи старой волны возобновления. Однако специальное изучение абсолютного возраста особей, слагающих группу старых генеративных растений, показало, что в ней присутствуют особи, по абсолютному возрасту скорее относящиеся к сенильному состоянию, чем к старому генеративному. Возраст сенильных особей — больше 12 лет, а некоторой части старых генеративных — 14 лет. В то же время другая часть старых генеративных растений выделяется относительной молодостью (7—8 лет), им еще предстоит ряд лет оставаться в этой возрастной группе. Следовательно, в группе старых генеративных особей за счет некоторой задержки развития произошло как бы наложение новой волны на предыдущую. Если бы самые старые из числа старых генеративных особей перешли в соответствующие их возрасту возрастное состояние, то численность старых генеративных растений уменьшилась, что сказалось бы на кривой возрастного спектра. Кривая в правой части постепенно падала бы от молодых к средневозрастным и далее к старым генеративным и сенильным особям.

Аналогичная ситуация имеется и в средней части этой одновершинной кривой — участие взрослых виргинильных и молодых генеративных особей в популяции практически одинаково. Не исключена возможность, что среди молодых генеративных растений также находятся особи, как задержавшиеся в развитии, так и недавно достигшие генеративного состояния. Если бы из группы молодых генеративных растений особи, задержавшиеся в своем развитии, перешли в средневозрастное состояние, то численность молодых генеративных особей уменьшилась, а средневозрастных увеличилась. Тогда и вся правая часть кривой возрастного спектра начиная с максимума на имматурных плавно спускалась бы к старческому уровню. Отсюда следует, что мы можем рассматривать кривую возрастных состояний на III участке как одновершинную с небольшими отступлениями от плавного хода вследствие некоторой задержки в развитии части генеративных особей.

Таким образом, популяция III участка представляет собой незавершенное развитие новой волны, которая наложилась на предыдущую. В дальнейшем за счет запаса имматурных особей постепенно будут пополняться категории виргинильных, а затем и генеративных особей, и максимум может переместиться на одно из генеративных состояний. Если эффективная инспермация наступит в ближайšie годы, спектр с максимумом на генеративных особях будет формироваться более плавно. Если же новая инспермация наступит через достаточно длительный промежуток времени, то в возрастном спектре популяции III участка будут наблюдаться по крайней мере два максимума, и кривая спектра приобретает двувершинный характер.

Перестройка возрастного спектра типа, наблюдающегося на III участке, в спектр с максимумом на генеративных особях, действительно, может произойти, о чем свидетельствует картина возрастного спектра I участка, где среди генеративных растений преобладают молодые особи. Зная длительность пребывания люцерны в ранних (юве-

нильном, имматурном, взрослом виргинильном) состояниях, можно заключить, что данная ценопопуляция по крайней мере в последние 2—3 года постоянно пополнялась семенами и проростками. Наиболее сильное обогащение популяции произошло 3—4 года назад, о чем свидетельствует максимальная численность молодых генеративных особей. При специальном изучении абсолютного возраста старых генеративных особей растений старше 7—8 лет в популяции не обнаружено. Большая часть (60%) из 68 особей, отнесенных нами к этому состоянию, обладает признаками как старых, так и средневозрастных растений, т. е. они находятся на грани перехода в старое генеративное состояние. Отсюда понятно отсутствие в популяции сенильных особей — особи новой волны еще не успели полностью пройти большой жизненный цикл.

Отсутствие сенильных и незначительное участие в популяции 7—8-летних старых генеративных особей дает право утверждать, что от особей старой волны в популяции уже ничего не осталось, и такой одновершинный спектр характеризует незавершенное развитие особей, относящихся к новой волне. Не исключена возможность, что с течением времени часть старых генеративных особей перейдет в сенильное состояние, вместо них некоторые средневозрастные особи станут старыми генеративными; в свою очередь часть особей молодых достигнет средневозрастного состояния. При этом возможно, что максимум кривой переместится на средневозрастные генеративные особи. Если в ближайшее время произойдет эффективная инспермация, то кривая возрастного спектра, вероятно, сохранит одновершинный характер с указанными выше изменениями. Если же в течение ряда лет не будет происходить поступления диаспор (эффективной инспермации), то постепенно кривая потеряет свой левый фланг.

Проростки и ювенильные растения, возникшие в прошлом году, составили контингент имматурных особей, обнаруженных при изучении популяции в 1971 г. Популяция будет изменяться за счет имеющихся особей: имматурные перейдут во взрослые виргинильные, виргинильные — в молодые генеративные и т. д. Постепенно будет сокращаться численность взрослых виргинильных, молодых и средневозрастных генеративных растений. Кривая возрастных состояний приобретет асимметричный характер. Если после этого вновь наступит инспермация, то, очевидно, за счет нее начнет формироваться новая волна, подобная описанной выше, и возрастная структура такой популяции будет представлена двuverшинной кривой.

Исследователь, изучающий возрастную структуру ценопопуляций, застает только какой-то отдельный момент в ее развитии, называемый возрастностью и характеризующийся определенным количественным соотношением особей каждой возрастной категории (Жукова, 1967а, б; Уранов, Смирнова, 1969). Возрастность свойственна как местным участкам популяции (популяционным локусам), так и ценопопуляциям (Снагговская, 1965, 1966; Шорина, 1966; Жукова, 1967а, б; Донскова, 1969).

Л. А. Жукова (1967а, б) считает ценопопуляцию молодой, если в ней «подрост» превалирует над «состарившейся» частью, и, наоборот, популяция старше, когда преобладают состарившиеся особи. Для более точной квалификации возрастности Л. А. Жукова учитывала также, какая группа среди генеративных растений занимает господствующее положение. А. А. Уранов и О. В. Смирнова (1969) показали, что отношение подроста и состарившейся части в популяции может меняться от $1 \leq M \leq 1$, где M — показатель возрастности. Позднее А. А. Уранов для характеристики возрастности популяций предложил рассчитывать показатель по формуле:

$$\delta = \frac{P-p}{P+p},$$

где

$$P = \sum_{g_1}^s, \quad p = \sum_p^g.$$

Этот показатель изменяется от -1 до $+1$ через 0 . Чем показатель возрастности ценопопуляций ближе к -1 , тем она моложе по составу, чем ближе к $+1$, тем она старше.

Определив показатель возрастности для наших популяций, получим, что все три популяции имеют отрицательные значения δ , т. е. они все «молоды» (табл. 4). Среди них наиболее молодой оказалась популяция

Таблица 4

Соотношение показателя возрастности популяций и некоторых возрастных групп люцерны желтой

Участки	δ	f	lm	v	g_1	g_2	g_3
I	-0,93	1,0	1,0	1,0	1,0	1,0	1,0
III	-0,81	0,5	0,8	0,23	0,25	0,18	1,0
II	-0,40	—	—	0,15	0,01	0,14	2,6

I участка, где, как мы видели, от предыдущего поколения ничего не осталось. Относительно более продвинута в своем развитии популяция II участка, в которой на первую волну накладывается поток особей новой, второй волны. Популяция III участка занимает промежуточное положение, приближаясь к первой.

Итак, в трех ценопопуляциях люцерны желтой, существующих в сходных экологических условиях, оказывается возможным восстановить некоторые черты, характеризующие процесс динамики популяций этого растения во времени. В целом существование популяций люцерны представляется как волнообразный процесс, могущий протекать в несколько отличных друг от друга формах. Он может привести к спокойному развитию в течение порядка 15 лет с преобладанием генеративных особей, но при задержке инспермации популяция может утратить свою молодую часть и оказаться, таким образом, представленной (целиком или преимущественно) особями, завершающими свой жизненный цикл. Но и такое состояние нельзя рассматривать как предвестник гибели популяции в данном месте. При каких-то определенных условиях может произойти массовое вселение в популяцию нового, зачатки которого могли сформироваться на месте или могли быть занесены извне, и тогда популяция приобретает гетерогенный характер, а в дальнейшем может даже произойти полное слияние двух исторически разных совокупностей особей.

Из сказанного видно, что соотношение между молодой и старой частями популяций в течение ее жизни могут существенно меняться. Это соотношение мы вправе характеризовать как возрастные уровни или возрастность популяций. Условная характеристика возрастности популяций получает подтверждение в том, что параллельно изменению показателя δ изменяется численность отдельных возрастных групп в направлении, которое можно ожидать теоретически (табл. 4), где количество особей в каждой возрастной категории I популяции (самой

молодой) выражено единицей, а в других популяциях — отношением к этой единице.

Все вышеизложенное может вызвать сомнение в том отношении, что различия, обнаруженные нами в трех ценопопуляциях, имеют место на ничтожно малых расстояниях. Однако следует иметь в виду, что в условиях прирусловой поймы занос семян извне может быть резко отличным в разных точках. С другой стороны, каждая более или менее изолированная популяция может иметь свои закономерности повторяемости семенных годов.

Выводы

Изучение популяций одного и того же вида в сходных экологических условиях дает возможность подойти к воссозданию истории популяций и тех изменений, которые испытывает она в процессе своего развития на данном месте.

Предложенный А. А. Урановым метод восстановления истории развития дефинитивных популяций можно распространить на популяции, находящиеся в сукцессивном состоянии, но в сходных экологических условиях.

В данном частном случае выявилось, что популяции стержнекорневой формы *Medicago falcata* в условиях прирусловой части поймы развиваются неравномерно, что объясняется перерывами в эффективной инспермации.

ЛИТЕРАТУРА

- Донскова А. А. 1969. Численность и возрастные спектры популяций чистой заросли сходного клевера (*Trifolium ambiguum* M. V.). «Научн. докл. высш. школы», биол. науки, № 5.
- Жукова Л. А. 1967а. Изменение возрастного состава луговика дернистого на окских лугах. Автореф. канд. дисс. М.
- Жукова Л. А. 1967б. Изменение возрастного состава популяций луговика дернистого *Deschampsia caespitosa* P. V. под влиянием выпаса. «Научн. докл. высш. школы», биол. науки, № 8.
- Раменский Л. Г., Цаценкин И. А., Чижиков О. Н., Антипин Н. А. 1956. Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову. М., Сельхозгиз.
- Снаговская М. С. 1965. Основные черты большого цикла развития и состав популяций желтой люцерны на окских лугах. Автореф. канд. дисс. М.
- Снаговская М. С. 1966. Сравнительная характеристика популяций *Medicago falcata* L. в разных экологических условиях. «Бюлл. МОИП», отд. биол., т. 71, вып. 4.
- Уранов А. А., Смирнова О. В. 1969. Классификация и основные черты развития популяций многолетних растений. «Бюлл. МОИП», отд. биол., т. 74, вып. 1.
- Шорина Н. И. 1966. Жизненный цикл, возрастные спектры популяций безвременника великолепного и его роль в растительном покрове. Автореф. канд. дисс. М.

VARIABILITY OF AGE SPECTRA IN THE COENOPULATIONS OF *MEDICAGO FALCATA* L. IN THE LIPETSK OBLAST

A. A. Uranov, N. M. Grigoryeva

Summary

The history is presented of the development of coenopopulations of the medic clover, based on a study of the spatial variability of their age spectra. The populations of the tap root form of medic clover were found to develop unevenly, owing to interruptions in effective insemination.