МОСКОВСКОЕ ОБЩЕСТВО ИСПЫТАТЕЛЕЙ ПРИРОДЫ

Секция ботаники

БИОЛОГИЯ, ЭКОЛОГИЯ И ВЗАИМООТНОШЕНИЯ ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ РАСТЕНИЙ

(Материалы Конференции)

К 80-летию со дня рождения А.А.Уранова,
27-29 января 1981 г.

Издательство "Наука"
1982

азотных удобрений (N_{120}), является основным экзогенным фактором, оказывающим существенное влияние на степень заселенности личинками галлиц генеративных органов злаков. В соцветиях костра безостого и лисохвоста лугового численность личинок галлиц возрастала более чем в два раза в удобряемых ценозах по сравнению с неудобряемыми; не столь резко, как у костра безостого и лисохвоста лугового, возрастала численность личинок галлиц в соцветиях других видов злаков. Увеличение численности личинок галлиц в генеративных органах злаков на удобряемых участках происходило в результате повышения жизненности растений.

Общие закономерности коадаптации растений и их фитофагов не претерпели изменений в результате внесения минеральных удобрений.

ПОПУЛЯЦИОННЫЙ ПОДХОД К ИЗУЧЕНИЮ ПРОДУКТИВНОСТИ ИСКУССТВЕННЫХ И ЕСТЕСТВЕННЫХ ЛУГОВ В ПОЙМЕ Р.ОКИ

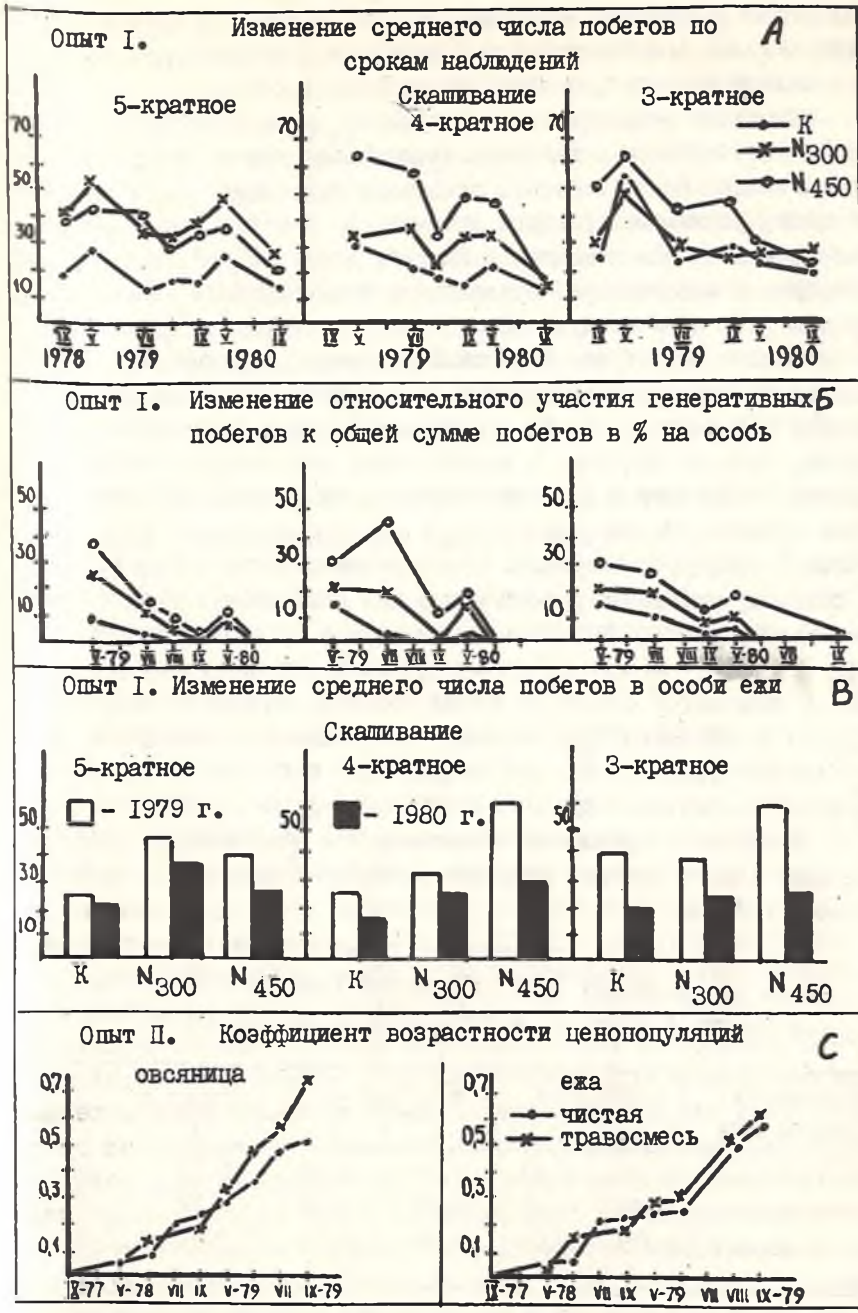
В.Л.Бологова, Н.М.Григорьева, И.М.Ермакова, Л.А.Жукова, Н.С.Сугоркина, А.Р.Матвеев, Е.Г.Щербакова

На опытных участках Мещерского филиала ВНИИГиМ в посевах луговых трав нами было исследовано изменение численности, побегообразования и возрастной структуры ценопопуляций ежи сборной и овсяницы луговой методом постоянных особей и постоянных трансект.

В чистом посеве ежи (опыт I) наблюдения проводились в течение двух лет на 9 вариантах, отличающихся дозами уборений ($N_{450}P_{130}K_{310}$; $N_{300}P_{90}K_{210}$; контроль) и фазами скашивания ("начало цветения", "колошение", "трубкование" - соответственно - 3-, 4- и 5-кратное скашивание за сезон).

Увеличение кратности отчуждения без внесения удобрений уменьшает общее число живых побегов и относительное участие генеративных побегов в расчете на I особь ежи (рисунок А, Б).

Во всех вариантах опыта по срокам скашивания внесение высоких доз удобрений на 2-й и 3-й гг. жизни особей ежи по сравнению с контролем вызывает увеличение среднего числа побегов у особи за вегетационный сезон (рисунок А, В); увеличение числа генеративных побегов и их относительного участия (рисунок Б); ускорение развития побегов, т.е. более быстрый переход в генеративное состояние; нарушение летней депрессии в побегооб-


Опыт I.
Изменение среднего числа побегов по срокам наблюдений
A
Скашивание
5-кратное
4-кратное
3-кратное
К
N300
N450
1978
1979
1980
Опыт I. Изменение относительного участия генеративных побегов к общей сумме побегов в % на особь
Б
Опыт I. Изменение среднего числа побегов в особи ежи
В
Скашивание
5-кратное
4-кратное
3-кратное
- 1979 г.
- 1980 г.
К
N300
N450
Опыт II. Коэффициент возрастности ценопопуляций
С
овсяница
ежа
чистая
травосмесь

разовании и усиление интенсивности весеннего и осеннего кущения (рисунок А); увеличение веса I побега и I особи и, следовательно, мощности особей, а также увеличение урожая.

Внесение высшей дозы удобрений N_{450} по сравнению с N_{300} при 3- и 4-кратном скашивании увеличивает общее число побегов, число генеративных побегов, степень генеративности, вес побега и особи, усиливает процессы кущения. На 2-й г. жизни усиление побегообразования и мощности каждого побега при 3- и 4-кратном отчуждении способствует созданию на этих вариантах высокого урожая (204 ц/га воздушно-сухой массы). 5-кратное скашивание в сочетании с высшей дозой азотных удобрений отрицательно сказывается на формообразовательной способности особей ежи уже на второй год жизни растений (уменьшается общее число побегов на особь, побегов кущения, а также падает вес побега и особи). Частое скашивание и внесение высшей дозы азотных удобрений смещает равновесие между процессами новообразования и отмирания побегов в сторону последнего. Такой режим использования приводит к быстрому истощению особей ежи и как следствие к получению меньшего урожая (I29 ц/га воздушно-сухой массы). Истощение особей ежи при 3- и 4-кратном отчуждении и внесении азотных удобрений начинается с 3-го г. жизни посевов, причем высшая доза N_{450} по сравнению с N_{300} вызывает более быстрое сокращение числа побегов (рисунок В), уменьшение веса побега и особи, что приводит к снижению урожая (I8I ц/га воздушно-сухой массы).

Увеличение кратности скашивания без внесения удобрений вызывает более быстрое старение особей и популяции, что показано в таблице.

Коэффициент возрастности (по Уранову, I975) ценопопуляций ежи на последний срок наблюдений (август I980 г.) по постоянным особям (А) и по временным площадкам (Б)

Кратность скашивания	Контроль		$N_{300}P_{90}K_{210}$		$N_{450}P_{130}K_{310}$	
	А	Б	А	Б	А	Б
3-кратное	0,56	0,50	0,70	0,60	0,7I	0,66
4-кратное	0,57	0,56	0,76	0,58	0,75	0,68
5-кратное	0,75	0,58	0,68	0,56	0,72	0,58

Такое же воздействие на особи ежи и популяции оказывают

высокие дозы удобрений. Однако 5-кратное скашивание несколько замедляет процесс старения особей и ценопопуляций на фоне высоких доз удобрений. Данные по возрастности популяций ежи полученные на постоянных особях были подтверждены материалом, собранным на опытных делянках методом однократного заложения временных площадок размером 0,25 $м^2$. Сравнение коэффициента возрастности (таблица) показывает, что основные закономерности развития популяций сохраняются. Но постоянные особи оказались по возрастному состоянию более старыми по сравнению с особями на временных площадках (видимо, сказываются частые подсчеты побегов у постоянных особей). Следовательно, для более полного представления о возрастности особей и популяций в целом необходимо иметь данные по постоянным особям и по временным площадкам.

Описанные выше механизмы объясняют, с одной стороны, повышение урожая на вариантах N_{300} и N_{450} при 3-кратном скашивании в первые два года и снижение его на третий год жизни посевов, с другой стороны, преимущества варианта N_{300} (расчет прибавки урожая на I кг внесенных удобрений показывает, что наиболее эффективным является вариант $N_{300}P_{90}K_{120}$ кг/га при 3-кратном отчуждении в фазе "начало цветения").

Исследование поведения изучаемых видов в чистых и смешанном (ежа, овсяница, костер безостый и люцерна серповидная) посевах проводилось при 3-кратном отчуждении и внесении $N_{300}P_{90}K_{210}$ (опыт II). На ранних этапах развития скорость отмирания особей ежи и овсяницы в чистом посеве больше, чем в травосмеси. С момента достижения большинством особей молодого генеративного состояния у ежи в чистом посеве и в смеси произошла стабилизация численности; у овсяницы численность стабилизировалась только в чистом посеве. На ранних этапах развития побегообразование у особей овсяницы в смеси происходило более интенсивно по сравнению с чистым посевом. Противоположная картина наблюдалась в посеве ежи. Развитие особей ежи и овсяницы в чистом посеве и в смеси шло разными темпами; неодинакова и скорость дифференциации особей по возрастным состояниям. К концу 1979 г. растения ежи и овсяницы, имея одинаковый абсолютный возраст, находились в разных возрастных состояниях, причем ценопопуляция овсяницы в смеси была представлена только старыми генеративными особями, а в чистом посеве преобладали средне-

возрастные генеративные растения. Сходная картина наблюдалась в ценопопуляции ежи. Ценопопуляции ежи и овсяницы в травосмеси стареют быстрее, чем в чистом посеве (рисунок Г).

Естественные луга. Исследование проводилось в пойме р.Оки на пастбище при поливе и 5-кратном отчуждении в следующих вариантах: контроль, 2-3-летнее действие минеральных удобрений $N_{495}P_{45}K_{120}$ (опыт III, K_{120}) и $N_{495}P_{90}K_{240}$ (опыт III, K_{240}), 3-4-летнее воздействие удобрений (опыт I) и изучалось последействие интенсивного использования. При сенокосном режиме (опыт IУ) на фоне полива и высоких доз удобрений изучалось влияние 3-, 5-, 6-кратного скашивания. Было выбрано 3 модельных злака: ежа сборная, овсяница луговая, тимофеевка луговая и герань луговая. Во всех вариантах опытов были отмечены постоянные особи и заложены временные площадки размером 0,25 $м^2$. Исследованы размеры дерновин, число побегов у особи, листьев на побеге, корней, проанализировано строение почек и процессы побегообразования, определена численность и возрастная структура ценопопуляций. Полученные результаты позволяют сделать некоторые выводы о лабильности изучаемых биологических систем разного уровня: фитоценотического, популяционного и организменного.

Влияние высоких доз минеральных удобрений, многократных отчуждений и поливов приводит через 3-4 г. к сокращению видового богатства ценозов за счет выпадения 4-5 видов бобовых и 16-20 видов разнотравья, к нарушению стабильности фитоценоза как системы взаимодействующих ценопопуляций. Забрасывание опытов при дальнейшем производственном использовании не способствует в первые два года восстановлению исходных фитоценозов и сопровождается энергичным внедрением сорных видов.

Анализ изменений на ценопопуляционном уровне показывает, что ценопопуляции всех изученных видов в первые 2-3 г. проявляют положительную реакцию на внесение высоких доз удобрений на фоне полива и увеличивают свою биологическую продуктивность и относительное участие в урожае: в первый год в 2-3,5 раза; на второй год - герань луговая в 2 раза, овсяница луговая в 4 раза, ежа сборная в 6 раз и только у тимофеевки луговой произошло сокращение продуктивности в 1,5-2 раза. На третий год опыта увеличение урожайности наблюдается у ежи сборной и тимофеевки луговой, на четвертый год - только у тимофеевки луговой (данные ВНИИГиМ).

Изучение структуры ценопопуляций модельных видов показало, что все они являются нормальными неполночленными вплоть до I-2-групповых ценопопуляций герани луговой. Основная причина неполночленности - многократные отчуждения, мешающие семенному возобновлению. Возрастные спектры изученных видов имеют правосторонний характер из-за господства старых генеративных или субсенильных групп. Сопоставление коэффициента возрастности ценопопуляций всех изученных видов позволяет заключить, что самыми старыми являются ценопопуляции герани. Далее в порядке уменьшения коэффициента возрастности следуют овсяница, тимофеевка и ежа. Возрастность двух последних видов на некоторых участках почти одинакова. У герани луговой на заброшенном участке обнаружена ценопопуляция, в которой имеется две волны популяционного потока: новая (максимум в спектре на имматурной группе) и старая (в спектре максимум на субсенильной группе). Вероятно, ценопопуляции герани более лабильны и при прекращении воздействия высоких доз удобрений на заброшенном участке быстрее восстанавливаются.

Диапазон плотности в ценопопуляциях изученных видов довольно значителен. У тимофеевки плотность (подсчитывались вторичные особи) возрастает от I,56 особи на 0,25 $м^2$ на контрольном участке до 30-34 особей при 3-6-кратном скашивании, что связано с интенсивным вегетативным размножением при высоких дозах удобрений и отчуждении. Численность овсяницы падает с 9,9 особей (подсчитывались первичные особи) на контрольном участке до I,5 на заброшенном опыте.

Наиболее низкий уровень численности характерен для ежи сборной - 0,8-0,9 на контроле; некоторое увеличения численности происходит при высоких дозах удобрений и 3-кратном отчуждении (I,3 особи) и резкое падение численности до 0,24 наблюдается при 5-6-кратном отчуждении. Прекращение интенсивного использования не способствует восстановлению численности ценопопуляций ежи. Сопоставление численности ценопопуляций овсяницы и ежи показывает, что при 5-6-кратном отчуждении численность овсяницы в 8 раз больше, чем у ежи, в то время как проективное покрытие, относительное участие в урожае и надземная фитомасса практически для обоих видов одинакова (соответственно 2-3%; 6,9-7,I%; I,62 г и I,64 г в среднем на I укос). Таким образом, ежа сборная при интенсивном использовании может играть роль доминанта благодаря резкому повышению жизненности особей.

Как показали исследования, влияние интенсивного хозяйственного использования на жизненность особей проявляется прежде всего в ускорении формообразовательных процессов у растений разных возрастных состояний и одновременном изменении скорости процессов отмирания побегов и корней. При внесении высоких доз минеральных азотных удобрений у ежи сборной при многократном отчуждении скорость изменения абсолютного прироста побегов в 3,5-10 раз выше, чем у овсяницы. Это обстоятельство объясняет более резкое увеличение размеров дерновин у ежи сборной и бо́льшее среднее абсолютное число побегов у одной особи. У овсяницы эти показатели в 4-5 раз ниже при внесении азотных удобрений и в 2 раза ниже на контроле. Изменение темпов формообразовательной деятельности зависит в первую очередь от реакции апексов побегов на применяемые способы воздействия. Удалось установить, что у овсяницы при высоких дозах удобрений увеличивается число зачатков в почках и число листьев на побегах по сравнению с контролем. У ежи происходит увеличение числа листьев при уменьшении емкости почек по сравнению с контролем. Следовательно, апекс овсяницы быстрее закладывает листовые зачатки и быстрее их развертывает. У ежи заложение зачатков несколько отстает от развертывания листьев. Можно предположить несколько более высокую стабильность функционирования апексов побегов ежи сборной. В то же время у обоих видов наблюдалось одинаковое сокращение в 1,5-2 раза окорененности побегов. В этом, вероятно, кроется причина меньшей жизнеспособности овсяницы по сравнению с ежой сборной.

Таким образом, в результате 3-летнего изучения влияния высоких доз минеральных удобрений и многократного отчуждения на фоне полива можно констатировать, что резкая прибавка урожая в первые годы объясняется для большинства изученных видов (кроме тимофеевки луговой) повышением жизненности особей прежде всего старых генеративных, преобладающих в ценозах. В основном воздействие антропогенных факторов проявляется на организменном уровне: ускоряются темпы побего- и листообразования, что ведет к увеличению мощности дерновин и листовой поверхности в первые 2-3 г. Одновременно это вызывает быструю реализацию потенциальных возможностей особей: у растений начинают преобладать молодые побеги, сокращается цикличность, длительность жизни побега

и окорененность. Вследствие этого на 3-4-е г. интенсивного воздействия жизненность особей резко снижается вплоть до их гибели. Это приводит в действие механизмы ценопопуляционного уровня: сокращение численности, сокращение площади занятой ценопопуляциями, уменьшение надземной фитомассы. Даже прекращение опытов в первые годы не восстанавливает прежнего состояния ценопопуляций злаков, не обеспечивает восстановления их семенного возобновления в отличие от более старых и более лабильных ценопопуляций герани луговой.

ФИТОЦЕНОТИЧЕСКАЯ ОБУСЛОВЛЕННОСТЬ МОРФОГЕНЕЗА РАСТЕНИЙ

Ю.А.Злобин

Современная биология руководствуется представлением о наличии комплекса механизмов, контролирующих рост и развитие растений. Согласно Бредшоу (Bradshaw,1969), определители морфогенеза подразделяются на аутогенные, экогенные и фитогенные. Последний из них соответствует фитоценотической обстановке, воздействие которой в силу эффекта эмергентности не сводится к сумме экологических факторов. Пластичность растений в отношении действия фитоценотической обстановки изучена мало. Внимание исследователей в большей мере привлекала конкурентная вооруженность видов, являющаяся фактором эволюции (Галл, 1976). Основы рационального подхода к изучению пластичности особей растений и отдельных морфологических структур (рис. 1) могут быть разработаны на основе метода А.А.Уранова (1935). При этом ось

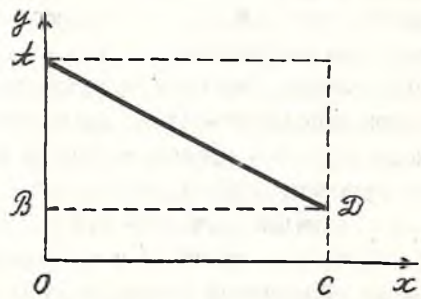


Рис. 1. Регрессия морфологических признаков. Пояснения в тексте.

"x" будет соответствовать градациям ценоклина с нарастающим уровнем фитоценотического угнетения, а ось "y" - значениями параметров морфогенеза. Положение точки "A" на оси "y" отражает