

ЦЕНОПОПУЛЯЦИИ РАСТЕНИЙ

(ОСНОВНЫЕ ПОНЯТИЯ И СТРУКТУРА)



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»

Москва 1976

А в т о р ы: Л.И. Воронцова, Л.Е. Гатцук, В.Н. Егорова, И.М. Ермакова, Л.А. Жужова, Л.Б. Заутольнова, Е.И. Курченко, А.Р. Матвеев, Т.Д. Михайлова, Е.А. Просвирнина, О.В. Смирнова, Н.А. Торопова, Л.Д. Фаликов, Н.И. Шорина.

Ценопопуляции растений (основные понятия и структура). М., "Наука", 1976. 217 стр. Авт. О.В. Смирнова, Л.Б. Заутольнова, И.М. Ермакова и др.

Монография является итогом десятилетних исследований сотрудников ботанического отдела Проблемной биологической лаборатории и кафедры ботаники МПИИ им. В.И. Ленина. Она посвящена разработке основных представлений и анализу возрастной структуры ценопопуляций шестковых растений. В книге рассмотрены основные свойства, некоторые черты строения и динамики ценопопуляций растений различных биоморф: структура особей и изменение ее в ходе онтогенеза; численность, жизнеспособность и биомасса, возрастной спектр ценопопуляции и его особенности. Основные результаты представленных здесь исследований получили одобрение на XII Международном ботаническом конгрессе.

Книга представляет большой интерес для широкого круга биологов — специалистов в области геоботаники, биогенетики, морфологии и экологии растений, луговодства и лесоведения.

Табл. 31. Илл. 32. Библ. 324 назв.

Ответственные редакторы:

кандидат биол. наук, профессор А.А. Уранов,
доктор биол. наук, профессор Т.И. Серебрякова

ВВЕДЕНИЕ

Настоящий труд представляет собой коллективную монографию, посвященную изучению структуры ценопопуляций цветковых растений. Это итог десятилетней работы, проведенной под руководством профессора А.А. Уранова коллективом сотрудников проблемной биологической лаборатории и кафедры ботаники МПИ им. В.И. Ленина.

Основы теории ценопопуляций, создаваемой А.А. Урановым и его школой в последние годы, частично нашли отражение в предисловиях, написанных им к трем сборникам¹; в докладах, прочитанных в Московском обществе испытателей природы в 1972 г., на съезде Всесоюзного ботанического общества в 1973 г., на кафедре геоботаники в МГУ в 1973 г., а также в обобщающей статье, опубликованной в журнале "Биологические науки", № 2 в 1975 г.

Первые три сборника, посвященные этой тематике, включают статьи отдельных сотрудников лаборатории и кафедры и отражают начальные этапы работы — накопление конкретных фактов о свойствах и структуре ценопопуляций растений. Предлагаемую монографию следует рассматривать как попытку коллективного обобщения этих материалов, охватывающих в настоящее время около 100 видов растений различных биоморф.

Учение о ценопопуляциях — один из аспектов общей теории фитоценозов. Разработка его включает три последовательных этапа: 1) исследование большого жизненного цикла и выделение возрастных состояний для видов различных биоморф; 2) анализ ценопопуляций этих видов как надорганизменных систем, способных к самоподдержанию в различных экологических и фитоценологических условиях; 3) изучение фитоценоза как системы взаимодействующих ценопопуляций.

К настоящему времени стало возможным подвести основные итоги ценопопуляционных исследований на первом этапе, одновременно продолжая активную работу по накоплению новых фактов о возрастных состояниях и особенно о структуре ценопопуляций и сделать первые шаги по изучению взаимодействия ценопопуляций.

¹ "Онтогенез и возрастной состав популяций цветковых растений". М., "Наука", 1967; "Вопросы морфогенеза цветковых растений и строения их популяций". М., "Наука", 1968; "Возрастной состав популяций цветковых растений в связи с их онтогенезом". М., Изд-во МПИ им. В.И. Ленина, 1974.

Предлагаемая монография включает лишь часть полученных авторами материалов, которые освещают морфобиологическое разнообразие особей в пределах ценопопуляций различных видов, основные признаки и особенности структуры ценопопуляций растений разных жизненных форм (плотнотерновые и рыхлокустовые злаки, длиннокорневые, луковичные, клубнелуковичные и клубневые геопфиты).

Уже подготовленная к печати следующая книга включает разделы, отражающие особенности пространственной структуры, динамики ценопопуляций и характер их взаимоотношений в ценозе.

Таким образом, содержание обеих книг в совокупности составит концепт теории ценопопуляций цветковых растений.

Факты и теоретические обобщения, изложенные в монографии, иллюстрируют и подтверждают основные положения теории ценопопуляций, развиваемой А.А. Урановым и его учениками. Авторы использовали единую методику сбора и обработки материалов и единую терминологию, что позволяет проводить сопоставление всех имеющихся данных. Ниже приводится краткое описание общей методики (частные методы изложены в отдельных параграфах) и введены определения основных понятий, относящихся к теории и практике ценопопуляционных исследований. При описании больших жизненных циклов растений различных биоморф использован сравнительно-морфологический метод, широко применяемый в биологии. Для определения морфологических особенностей растений каждого возрастного состава анализировалось от 10 до 20 экземпляров; для получения биометрических показателей использовалась 20–100-кратная повторяемость.

Репрезентативность выборки оценивали общими статистическими методами: ошибка среднего арифметического, дисперсия, критерий Стьюдента и т.д.

Научению структуре и динамике ценопопуляций предшествовало детальное геоботаническое описание соответствующих ценозов, которое сопровождалось анализом ведущих экологических факторов (механический и химический состав почвы, температура и влажность почвы и воздуха, освещенность, уровень грунтовых вод, влажность, аэриальность и пр.).

При описании структуры и динамики ценопопуляций растений сбор материала проводили в пределах одного участка описания внутри ее контура, на трансектах или изолированных площадках квадратной формы. Трансекты выкладывали случайным или регулярным методом. Площадки на трансектах располагали сплошь, регулярно или по методу случайных чисел. Изолированные площадки выкладывали регулярно или случайно. Число площадок на одном участке в репрезентации менялось от 50 до 700 (обычно 100–200), размеры их для травянистых растений и полкустарников были равны 0,25–1 м², для древесных пресвесных растений – 2500 м².

Предпочтение отдавали большому числу мелких площадок, так как в этом случае повышалась репрезентативность выборки. Минимальный размер площадок определяли в зависимости от размеров взрос-

ных особей исследуемого вида. Условно было принято, что размеры площадки должны быть не меньше суммарной площади трех минимальных фитогенных полей взрослой особи. Размеры минимального фитогенного поля устанавливали по наибольшей проекции надземных или подземных частей особи.

На каждой площадке подсчитывали число особей (иногда дополнительно отдельных частей особей и клонов) и определяли их возрастное состояние, а в некоторых случаях еще и жизнеспособность, биомассу и поверхность светопользования. Для ряда видов определению возрастного состояния предшествовало выкапывание особей.

Основным объектом наших исследований является ценопопуляция (ценотическая популяция, фитоценопопуляция) определенного вида растений. Ценопопуляция — совокупность особей данного вида в пределах одного ценоза (Петровский, 1961; Корчагин, 1964; Работнов, 1969; Уранов, 1967, 1975). Ранее в том же значении, по предложению Т.А.Работнова (1945, 1950а), использовали термин "популяция", применявшийся в последующие годы большинством геоботаников и биоценологов (Гиляров, 1954; Арнольди, 1957; Лавренко, 1959; Беклемишев, 1960; Шенников, 1964; и др.). В предложенной выше трактовке термин "ценопопуляция" принят школой А.А.Уранова; этому же принципу следуют в своих работах многие геоботаники (Рысин, Рыкина, 1966; Борисова, Попова, 1971; Любарский, 1975; Работнов, 1975; Рысин, Казанцева, 1975). В этом понимании термин "ценопопуляция" оказывается меньше по объему, чем "конкретная популяция" (Синская, 1948, 1961), "экологическая популяция" (Наумов, 1955) или "местная популяция" (Заварский, 1968).

Ценопопуляция чаще всего представляет часть конкретной популяции; лишь в исключительных случаях (например, в реликтовом фитоценозе) их границы совпадают. Ценопопуляция состоит из особей, различающихся по возрасту, возрастному состоянию и целому ряду других признаков, что позволяет выделять группы особей, сходных по тем или иным показателям. В наших исследованиях основное внимание обращается на выделение групп особей, находящихся на определенных этапах большого жизненного цикла. Большой жизненный цикл, или онтогенез особи, в данной монографии понимается как последовательность всех этапов развития особи — от возникновения зародыша до ее смерти или до полного отмирания всех поколений ее вегетативно возникшего потомства (Смелов, 1937; Уранов, 1975; и др.).

Изменения, претерпеваемые особью в онтогенезе, являются выражением процесса развития во времени, свойственного всем биологическим системам. С этой точки зрения можно говорить о возрастности как свойстве системы (особи, ценопопуляции), характеризующем ее состояние в процессе развития. Возрастность отражает течение биологического времени и может иметь условную количественную характеристику. В данной монографии возрастность особи рассматривается как условная мера биологического времени, кото-

рая определяется появлением новых структур, не присущих более ранним этапам развития, и исчезновением прежних (Уранов, устное сообщение; Уранов, Григорьева, 1975).

Возрастное состояние особи (или возрастной уровень особи) – это определенный этап онтогенеза растения, характеризующийся наличием ряда индикаторных морфологических и биологических признаков, в частности, определенным положением особи в пространстве и особыми взаимоотношениями со средой.

Возрастная группа особей – это совокупность особей данного возрастного состояния. Этот термин не является синонимом термина "группа особей по абсолютному возрасту", используемого часто в лесоведении, так как сами понятия "возрастное состояние" и "абсолютный возраст особи" не тождественны, на что неоднократно обращали внимание Т.А.Работнов (1950а), А.А.Уранов (1960, 1975) и другие исследователи.

Распределение особей ценопопуляции данного вида по возрастным состояниям называется возрастным спектром или спектром возрастных состояний. Он может быть выражен в абсолютных числах или в процентах от общего числа особей. Спектр может быть представлен в виде таблицы, гистограммы или графика.

Изучение онтогенезов различных видов показало, что особи одного и того же возрастного состояния могут находиться на разных уровнях жизнестности.

Жизнестность особи можно рассматривать в нескольких аспектах. В данной монографии она оценивается по достигнутой мощности развития особи, роли ее в ценозе и перспективах дальнейшего развития.

Ценопопуляцию любого вида можно рассматривать как явление историческое не только в плане эволюции и видообразования, но и как постоянно изменяющийся и развивающийся элемент растительного покрова. "Ныне наблюдаемая ценопопуляция есть момент в существовании ценопопуляционного потока", который определяется как "непрерывная последовательность ценопопуляций в данном месте" (Уранов, Смирнов, 1969), т. е. на конкретном участке ассоциации.

Развитие присуще любой ценопопуляции. Оно соответствует общей тенденции развития объектов живой природы во времени: развитию органоидов, клеток, тканей, особей и, наконец, развитию надорганизменных систем: ценопопуляций, ценозов, биогеоценозов и биосферы земли.

Т.А.Работнов (1950а) предложил различать три типа ценопопуляций: инвазионный, нормальный и регрессирующий, соответствующие крупным этапам развития ценопопуляций: возникновению, полному развитию и угасанию. В настоящее время мы принимаем в ценопопуляционных исследованиях следующую трактовку этих понятий.

Инвазивная ценопопуляция – это ценопопуляция, еще не способная к самоподдержанию и, следовательно, как правило, зависящая¹ от заноса зачатков извне, состоящая преимущественно из молодых (прегенеративных) особей. Т.А. Работнов (1950а) и Л.П. Рысин и Т.Н. Казанцева (1975) предлагают классификацию инвазивных ценопопуляций в зависимости от их возрастного состава: И₁ – ценопопуляция состоит из семян, занесенных извне; И₂ – ценопопуляция состоит из семян и проростков; И₃ – ценопопуляция состоит из семян, проростков, иммагурных и виргинильных растений.

Данное подразделение отражает этапы внедрения и развития инвазивных ценопопуляций и потому удобно для описания ценопопуляций видов, возобновляющихся семенным путем. Его можно использовать и для видов, возобновляющихся диаспорами вегетативного происхождения.

Нормальная ценопопуляция – это ценопопуляция, не зависящая от заноса зачатков извне, т.е. способная к самоподдержанию семенным или вегетативным путем, либо тем и другим вместе.

Нормальная ценопопуляция, содержащая особи всех возрастных состояний, является нормальной полноценной или полносоставной (Уранов, 1975). Если в нормальной ценопопуляции отсутствуют особи каких-либо возрастных состояний, то такие ценопопуляции следует считать нормальными неполноценными.

Неполноценность ценопопуляций может быть следствием двух групп причин: 1) экзогенных (внешних по отношению к ценопопуляции) факторов, вызывающих перерывы в дисперсии или элиминацию особей некоторых возрастных групп; 2) эндогенных факторов (биологических свойств вида), которые, например, определяют: а) перерывы в дисперсии, б) взаимное угнетение растений (сильнее всего на молодых и старых особях, вплоть до их элиминации), в) отсутствие в возрастном спектре каких-либо групп особей (так, в ценопопуляциях монокарпиков, как правило, отсутствуют растения постгенеративного периода, потому что он не выражен в онтогенезе этой группы жизненных форм).

Регрессивная ценопопуляция – это ценопопуляция, уже потерявшая способность к самоподдержанию как семенным, так и вегетативным путем (Уранов, Смирнова, 1969) и, следовательно, зависящая от заноса семян извне.

Классификация регрессивных ценопопуляций разрабатывалась многими исследователями (Работнов, 1950а; Рысин, Рыкина, 1966; Рысин, Казанцева, 1975).

¹ Термин "зависимая ценопопуляция" означает в данном случае возможность самоподдержания лишь при заносе зачатков извне и, таким образом, соответствует термину "псевдопопуляция" В.Н. Беклемишева (1960). В классификации В.Н. Беклемишева термин "зависимая популяция" трактуется в более широком смысле, с включением тех случаев, когда популяция частично способна к самоподдержанию, но смертность в ней превышает возобновление.

Мы предлагаем следующий вариант классификации регрессивных популяций:

- Р₁ – ценопопуляция не имеет в своем составе особой прегенеративного периода и жизнеспособных семян. В такой ценопопуляции есть только цветущие, но не плодоносящие, особи и особи постгенеративного периода (субсенильные и сенильные);
- Р₂ – ценопопуляция состоит только из субсенильных и сенильных особей;
- Р₃ – ценопопуляция состоит только из сенильных особей.

Л.П. Рысия и Т.Н. Казанцева (1975) ввели четвертый тип ценопопуляций – инвазионно-регрессивный, который по характеру возрастного спектра, вероятно, можно считать частным случаем инвазионного, поскольку в нем угнетенные особи, возникшие из занесенных извне зачатков, погибают раньше, чем достигнут половой зрелости.

В первых классификациях нормальные ценопопуляции рассматривались без учета их развития. Полученные исследователями данные позволили впоследствии выделить этапы развития и для нормального типа ценопопуляций (Жукова, 1967; Уранов, Смирнова, 1969). Эти авторы учитывают преобладание в возрастном спектре одной из возрастных групп: молодых, средневозрастных, старых генеративных или субсенильных растений и соответственно выделяют среди нормальных ценопопуляций молодые, зрелые, стареющие и старые. Мы пользуемся этой классификацией в настоящей монографии, считая, что она дает возможность в первом приближении определить этапы развития ценопопуляции.

В настоящее время можно говорить о разных проявлениях изменчивости ценопопуляций в процессе развития. С одной стороны – однократные, необратимые изменения, которые наблюдаются, главным образом, в сукцессионных рядах. С другой стороны – обратимые, многообразные изменения разного масштаба: многолетние и вокопные крупномасштабные циклические изменения и одно-малолетние мелкомасштабные (флуктуации и осцилляции).

Однократное развитие ценопопуляции от инвазионного до регрессивного состояния можно рассматривать как осуществление "большой волны развития" (большого жизненного цикла ценопопуляции – по Т.А. Работнову, 1969). У разных видов продолжительность большой волны развития неодинакова и может колебаться от нескольких месяцев до сотен и более лет, что связано с целым рядом причин: 1) биологическими свойствами вида (длительность большого жизненного цикла, характер инспермации, способ самоподдержания ценопопуляции и т.д.); 2) экологическими по отношению к ценопопуляции факторами (абиотические, биотические, антропогенные).

Большая волна в покое ценопопуляций на одном месте может осуществляться один или несколько раз. "Однократное осуществление большой волны развития ценопопуляции в данном месте, приводящее к гибели ценопопуляции, следует рассматривать в качестве частного случая" (Уранов, Смирнова, 1969, стр. 133). В то же

время большая волна при развитии ценопопуляции может осуществляться неполностью вследствие действия различных экзогенных факторов. Если ценопопуляция гибнет, дойдя лишь до зрелого, стареющего или старого состояния, то осуществляется только часть большой волны.

Свойство ценопопуляции, отражающее ее состояние в процессе развития, можно назвать возрастностью ценопопуляции. Под термином "возрастность" понимается как свойство объекта, так и его числовая характеристика. А.А.Уранов (1973, 1975) предложил формулы для определения коэффициента возрастности ценопопуляции; его величина связана с изменением соотношения возрастных групп в спектре возрастных состояний.

Развитие ценопопуляции от инвазионного состояния до гибели осуществляется благодаря многократному повторению волн возобновления, возникающих вследствие повторной инспермации. "Волной возобновления" или "малой волной" можно назвать развитие одного поколения зачатков, возникших в результате однократной инспермации от момента их внедрения до полной элиминации. Эти волны постоянно повторяются в ценопопуляции в связи с периодическим поступлением зачатков. Несколько волн могут сливаться вместе (интерферировать), в результате чего создается относительно стабильный максимум в спектре. Вследствие интерференции "передвижение" волны возобновления в течение некоторого времени может носить скрытый характер и не отражаться в спектре возрастных состояний. В дальнейшем процессы разделения слившихся волн могут привести к тому, что по характеру спектра в старой части ценопопуляции можно обнаружить движение волны возобновления. Многовершинные и неполночленные спектры демонстрируют различные варианты сочетаний волн возобновления.

Периодическое повторение волн возобновления отражает циклический характер развития ценопопуляции. Основная причина циклическости - неравномерное возобновление в ценопопуляции под влиянием экзогенных и эндогенных факторов, причем обычно влияние первых выступает более ярко.

Ценопопуляции в процессе своего развития могут достигать лимнического равновесия с экотопом; у различных видов это происходит на разных этапах большого жизненного цикла ценопопуляции. Такое состояние рассматривается как дефинитивное (Уранов, Смирнов, 1969). В этом состоянии ценопопуляция испытывает лишь обратимые циклические изменения численности и возрастного состава и характеризуется более или менее стабильным спектром. Если ценопопуляция наряду с такими процессами претерпевает однонаправленные, необратимые изменения возрастного состава, численности, продуктивности и т.д., то такая ценопопуляция находится в сукцессионном состоянии. Скорость изменения характера возрастных спектров в процессе сукцессий различна. Так, в длительно производных ценозах с медленно идущими сукцессиями в течение длительного времени спектр может оставаться почти неизменным (например,

степенные пастбища с господством типчака, луговые пастбища с господством щучки). В связи с этим как для дефинитивного, так часто и для сукцессивного состояния (при медленных сукцессиях) возможно выделение базовых спектров ценопопуляций как наиболее часто встречающихся вариантов спектра для данного вида.

Таким образом, ценопопуляция представляет собой систему, способную довольно длительное время сохранять свою структуру и численность благодаря динамическим процессам циклического характера. Именно колебания отдельных показателей возрастной структуры и численности позволяют ценопопуляции сохранить свои свойства в условиях непрерывно меняющейся среды. Диалектическое единство динамичности и стабильности находит свое выражение в циклических процессах старения и омоложения ценопопуляций, в сложнейших сочетаниях однонаправленного развития и бесконечного повторения пути возобновления, отражающих судьбы разных поколений. Взаимосвязь этих процессов в конечном итоге определяет действие механизмов самоподдержания ценопопуляции как системы.

Эта монография включает работы сотрудников проблемной биологической лаборатории и кафедры ботаники МПИ им. В.И. Ленина, выполненные при жизни Алексея Александровича Уранова, под его руководством и при его непосредственном участии. Авторам выпало счастье работать вместе с таким прекрасным человеком и оригинальным мыслителем, каким был А.А. Уранов. Многие его идеи нашли воплощение в статьях монографии. Работа является результатом совместных усилий руководителя и коллектива, и зачастую трудно определить, кому принадлежит та или иная мысль. Эта монография могла появиться только благодаря огромному бескорыстному труду нашего учителя. С благодарностью и огромной признательностью мы посвящаем этот труд памяти профессора Алексея Александровича Уранова.

Введение к книге написано Л.А. Жуковой, Л.Б. Заугольной, О.В. Смирновой.