

Авторы

А. Г. БОГДАНОВА, Н. М. ГРИГОРЬЕВА, В. Н. ЕГОРОВА,
И. М. ЕРМАКОВА, Л. А. ЖУКОВА, Л. Б. ЗАУГОЛЬНОВА,
А. Р. МАТВЕЕВ, Н. Ф. МИХАЙЛОВА, О. В. СМИРНОВА,
Н. С. СУГОРКИНА, А. А. УРАНОВ, А. Н. ЧЕБУРАЕВА

Ценопопуляции растений (развитие и взаимоотношения). М., «Наука», 1977. 131 с. Авт.: А. А. Уранов, Л. Б. Заугольнова, О. В. Смирнова и др.

Настоящая монография является логическим продолжением коллективного труда «Ценопопуляции растений», опубликованного в 1976 г. издательством «Наука». Как и предыдущая, она подготовлена сотрудниками ботанического отдела Проблемной биологической лаборатории и кафедры ботаники МГПИ имени В. И. Ленина.

Здесь рассмотрены вопросы пространственной структуры, динамики, взаимоотношений ценопопуляций в фитоценозе. Предложены новые методы изучения пространственной структуры и взаимоотношений ценопопуляций.

Наиболее существенные итоги этой работы сообщены в 1975 г. на XII Международном ботаническом конгрессе.

Полученные результаты необходимы для прогнозирования поведения фитоценопопуляций и фитоценоза в целом.

Табл. 24, ил. 32, список лит. на 8 с.

Ответственный редактор

профессор Т. И. СЕРЕБРЯКОВА

Редакционная коллегия

Л. И. ВОРОНЦОВА, Л. А. ЖУКОВА, Л. Б. ЗАУГОЛЬНОВА,
Л. Д. ФАЛИКОВ, Н. И. ШОРИНА

Эта первая задача в сущности уже была выдвинута Т. А. Работновым, правда, в несколько ином аспекте.

Вторая задача состоит в исследовании волн БЖЦ в их взаимодействии, столкновениях и деформациях. В сущности эта задача сводится к исследованию сопряженности ценопопуляций в нашем (Уранов, 19356) понимании этого явления но с акцентом на изменения параметров сопряженности по этапам БЖЦ.

Исследования этого рода подводят нас вплотную к характеристике фитогенного поля популяции. Первые шаги в этом направлении сделаны в коллективе, работающем под нашим руководством.

Третья задача — расшифровка местных комбинаций растений в сообществе: микрогруппировок, ярусов, синузий, рассматриваемых в качестве наложений и взаимных деформаций фитоценоотических волн. Решение этой задачи подведет к исследованию и пониманию фитогенного поля фитоценоза. Это — задача будущего. Мы оставляем решение ее нашим ученикам и ученикам наших учеников.

Эти три задачи, конечно, не снимают других направлений исследования. Но мы позволяем себе думать, что изучение структуры сообществ с позиций волновых представлений должно существенно пополнить и углубить познание фитоценоза как природного явления.

2. ОСОБЕННОСТИ ПРОСТРАНСТВЕННОЙ СТРУКТУРЫ ЦЕНОПОПУЛЯЦИИ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ РАСТЕНИЙ

Ценопопуляция как система характеризуется определенным взаимным размещением частей (элементов), т. е. пространственной структурой. В качестве элементов пространственной структуры ценопопуляций можно рассматривать ценопопуляционные локусы (см. раздел 1). Исследование взаимного размещения элементов ценопопуляции, их строения и динамики во времени составляет основную задачу при изучении пространственной структуры ценопопуляций.

Исследование пространственной структуры ценопопуляций дает возможность представить, как происходит изменение численности и возрастного состава популяции во времени, а также позволяет решать вопросы о взаимоотношениях видов в одном ценозе и на границе разных фитоценозов. Работами Н. П. Наумова (1965, 1967, 1973) показано, что пространственная структура популяций служит способом достижения оптимальной плотности населения и имеет существенное адаптивное значение.

Особенности пространственной структуры ценопопуляций у растений изучены слабо. Нельзя сказать, что размещение видов в пределах фитоценоза не привлекало внимание исследо-

вателей, но, как отмечает В. И. Василевич (1972) в сводном обзоре, силы в основном были сконцентрированы на изучении некоторых чисто статистических закономерностей, притом довольно часто исследование размещения заменялось изучением статистического распределения плотности особей или других показателей.

Наблюдения за размещением растений разных видов в ценозах (Pertulla, 1941; Работнов, 1950а, 1969; Грейг-Смит, 1967; Фрей, 1968; Василевич, 1971, 1972, 1973; и др.) свидетельствуют о том, что особи в ценозе размещены неравномерно, образуя скопления, т. е. размещение носит групповой (контагиозный — Грейг-Смит, 1967) характер, поэтому особое значение приобретают методы анализа пространственной структуры при групповом размещении особей (Нагрег, 1960).

В настоящее время существует сравнительно небольшое число методов, с помощью которых возможно исследовать групповое размещение особей вида в ценозе. Для этих целей можно использовать метод Грейг-Смита (1967), основанный на зависимости между дисперсией численности и размером площадок; метод вычисления основных параметров скоплений, разработанный на искусственных моделях (Cottam et al., 1957); метод итераций В. И. Василевича (1971, 1972, 1973). Основным недостатком метода Грейг-Смита является лежащее в его основе предположение о том, что скопления одного уровня имеют примерно одинаковые размеры, а это наблюдается далеко не всегда. Затруднительно использовать этот метод и в том случае, когда скопления не имеют четких границ, а довольно постепенно переходят одно в другое (Заугольнова, Шорина, 1971). Метод Коттема и др. можно использовать также по преимуществу в тех случаях, когда скопления довольно четко отграничены друг от друга, т. е. между ними есть территория, на которой особи данного вида отсутствуют (Заугольнова, Шорина, 1971). Метод, предложенный В. И. Василевичем, пригоден для полевых исследований, но позволяет получить только обобщенные характеристики (размер зон локального обилия вида).

При изучении группового размещения особей наибольшую трудность представляет выделение скоплений особей. В редких случаях оно возможно непосредственно в полевых условиях, когда их границы хорошо различимы. Опыт исследования пространственного размещения позволяет говорить о том, что наиболее точным является способ картирования особей вида с учетом их положения и возрастного состояния с последующим анализом размещения в лаборатории (см. карты размещения Шорина, 1970). При дальнейшей обработке материала использовались следующие методы выделения скоплений на основе их тщательного картирования: 1) метод визуального выделения скоплений; 2) выявление скоплений с помощью изодесм (соеди-

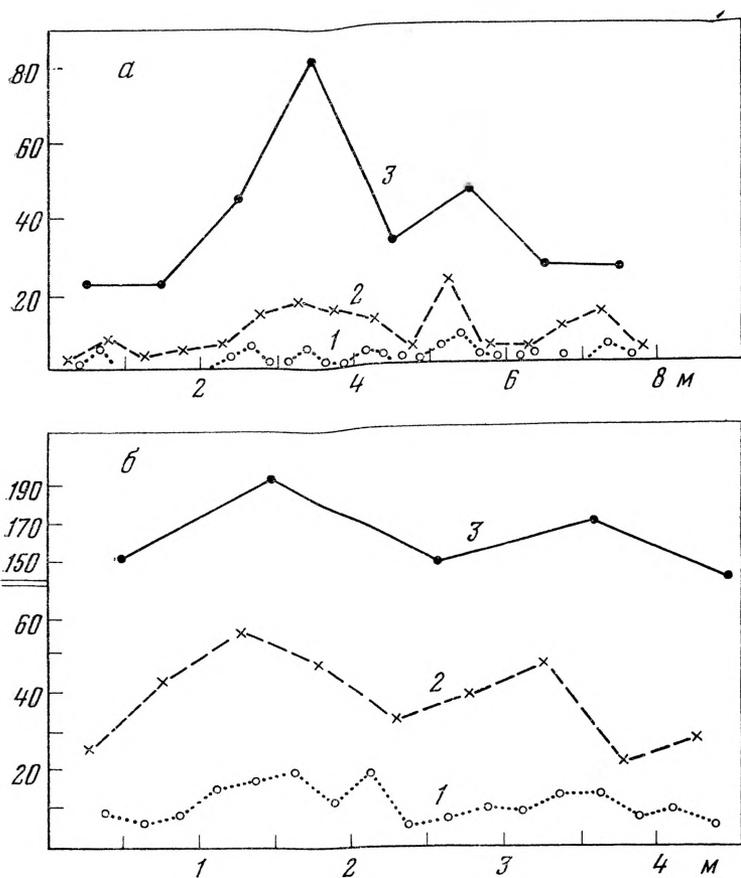


Рис. 5. Изменение плотности особей в ценопопуляциях (по трансекте)

a — *Alyssum lenense*; *б* — *Mercurialis perennis*; 1, 2, 3 — уровни агрегированности; по оси ординат — число особей на одной площадке; по оси абсцисс — последовательность площадок на трансекте; размер площадок, м²: 1 — 0,06, 2 — 0,25, 3 — 1

нение площадок, характеризующихся одинаковым классом плотности особей); 3) выделение и исследование скоплений с помощью трансект разной ширины.

В некоторых случаях границы скоплений у вида определяются глазомерно: в некоторых местообитаниях у *Galanthus vopowii* Los. — Шорина, 1970; *Medicago falcata* — Григорьева, 1975; *Potentilla glaucescens* — Заугольнова, 1974, но такое разделение сравнительно редко встречается в природе, что ограничивает применение визуального метода. Гораздо чаще, особенно у доминирующих видов скопления смыкаются и границы их визуально устанавливаются с большим трудом. Метод изодесм вообще не дал положительных результатов. Дальней-

шая работа показала, что для исследования пространственной структуры растений разных биоморф вполне применим метод трансект, подробное описание которого приводится в работе Л. Б. Заугольной (1976).

Методика работы. Трансекты закладывались таким образом, что пересекали участки, характеризующиеся как относительно высоким, так и низким обилием вида. Ширина и длина трансект варьировала в зависимости от размеров объекта и характера размещения особей. Трансекта разбивалась на площадки квадратной формы. Минимальный размер площадки примерно в три раза превосходил размер минимального фитогенного поля⁵ особи. Максимальный размер площадок (и вместе с тем наибольшая ширина трансекты) устанавливался эмпирически и был равен обычно 1—4 м². На трансекте картировались все особи исследуемого вида и отмечалось их возрастное состояние. Картирование особей позволило при обработке материала последовательно разбивать трансекту шириной 1—2 м на более узкие (шириной 0,5—0,25 м). При обработке материала строились кривые (рис. 5), отображающие изменение плотности особей на последовательно расположенных площадках определенного размера, составляющих трансекту. Подобная система изображений дала возможность выделить в рядах «всплески» численности (максимальные точки) и «провалы» (минимальные точки). Центры скоплений выделялись по максимальным точкам, а ближайшие к ним минимальные показатели плотности соответствовали границам скоплений. Участки с минимальной плотностью особей относились к разряду «промежутков» между скоплениями.

Метод трансект позволяет дать количественную характеристику скоплений в пределах ценопопуляций разных видов. Основными параметрами, предложенными нами для характеристики скоплений, являются: 1) средняя плотность особей в пределах скоплений (M_a), 2) протяженность скопления по трансекте (L_a), 3) дискретность скоплений (D).

Плотность особей в скоплениях определяется как среднее число особей на одну площадку в пределах выделенных скоплений. Протяженность также является средней величиной, полученной в результате многократного пересечения скоплений. Дискретность скоплений оценивалась двумя величинами: а) степенью отграниченности скоплений друг от друга (D_M); б) степенью отдаленности скоплений (D_L). Первый показатель оценивает то свойство скоплений, которое выражается в наличии между скоплениями зон с меньшей плотностью особей или с полным их отсутствием:

$$D_M = (M_a - M_i) / M_a,$$

⁵ Минимальное фитогенное поле в первом приближении ограничивается проекцией надземных или подземных растений (Уранов, 1965).

где M_i — плотность особей в промежутках между скоплениями.

Показатель меняется от 0 до 1; максимальной величины он достигает в том случае, когда плотность особей в промежутках между скоплениями равна 0. Степень отдаленности скоплений (D_L) характеризует относительное расстояние между скоплениями:

$$D_L = L_i / (L_i + L_o),$$

где L_i — протяженность промежутков между скоплениями.

Метод трансект позволяет получить для скопления в целом или для его большей части такую характеристику, которая ранее редко использовалась (Шорина, 1970) при анализе размещения особей, а именно возрастной спектр скопления. Если исследование пространственной структуры сочетается с наблюдениями на постоянных площадках в течение нескольких лет, можно также выяснить особенности динамики отдельных скоплений во времени.

Использованный нами метод позволил получить количественную характеристику размещения особей для следующих видов растений: *Stipa pennata*, *Festuca beckeri*, *Alyssum lenense* в условиях песчаных степей Наурзумского заповедника (Кустанайская обл.), *Medicago falcata* для пойменных лугов р. Воронеж и Медведица, *Aegopodium podagraria*, *Mercurialis perennis* для дубрав Теллермановского лесничества и Воронежского заповедника (табл. 1).

В исследованных популяциях растений обнаружены скопления разного порядка, что еще раз подтверждает наличие разных уровней агрегированности, отмеченное ранее Грейг-Смитом (1967). На нескольких примерах можно показать (рис. 5, 6), что скопления разного уровня существуют объективно и выделяются на основе статистических характеристик протяженности скопления. Для этого широкие трансекты (шириной 1 м) разбивались последовательно на все более узкие и на каждой трансекте определялась средняя протяженность скоплений и величина ошибки средней арифметической. К разным уровням были отнесены скопления, достоверно отличающиеся по средней протяженности скоплений.

Необходимо заметить, что единицей счета в исследованиях Грейг-Смита и его последователей обычно служил побег, поэтому первый уровень агрегированности совпадал с размером особи или отдельных парциальных образований; следующие уровни свидетельствовали так же, как и в наших примерах, о наличии скоплений особей или парциальных образований.

Количественная характеристика скоплений в некоторых видовых ценопопуляциях позволяет выявить особенности разме-

Таблица 1

Параметры размещения особей некоторых видов в пределах ценопопуляции

Вид	Параметр	Уровень агрегированности		
		I	II	III
<i>Stipa pennata</i> L.	L_a^*	3,7	Не выделен	Не выделен
	M_a^{**}	1,4***	»	»
	D_M	0,59	»	»
	D_L	0,27	»	»
<i>Festuca beckeri</i> Hack.	L_a	1,6	8,3	Не выделен
	M_a	4,2	1,6***	»
	D_M	0,61	0,71	»
	D_L	0,29	0,18	»
<i>Aegopodium podgraria</i> L.	L_a	0,7	1,5	2,8
	M_a	28,8	23,8	24,7
	D_M	0,52	0,35	0,33
	D_L	0,56	0,51	0,48
<i>Mercurialis perennis</i> L.	L_a	0,7	1,7	2,9
	M_a	32,6	26,2	23,2
	D_M	0,58	0,39	0,26
	D_L	0,62	0,58	0,46
<i>Medicago falcata</i> L.	L_a	0,6	1,3	4,5
	M_a	17,4	6,2	2,8
	D_M	0,97	0,92	0,74
	D_L	0,90	0,48	0,11
<i>Alyssum lenense</i> Adam.	L_a	0,52	1,1	2,5
	M_a	19,2	13,2	10,1
	D_M	0,87	0,56	0,35
	D_L	0,55	0,39	0,39

* L_a в м.

** M_a — число счетных единиц на 0,25 м².

*** Средняя плотность только взрослых особей.

щения у растений разных жизненных форм с различным способом размножения и разной ролью в ценозе.

У стержнекорневых многолетников с активным семенным возобновлением и подчиненным положением в ценозе (ассектаторы) — *Alyssum lenense*, *Medicago falcata* — наибольшей плотностью отличаются скопления самого низкого порядка, по мере укрупнения скоплений плотность может снижаться довольно резко. Возможны два варианта группового размещения:

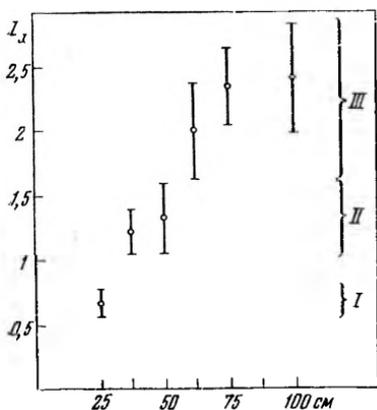


Рис. 6. Определение протяженности скоплений для установления уровней агрегированности в ценопопуляции *Aegopodium podagraria*

По оси ординат — протяженность скоплений; по оси абсцисс — ширина трансекты; точками обозначены средние величины; вертикальными линиями — зона варьирования, равная $\pm 3\sigma$; I, II, III — выделенные уровни агрегированности

а) с хорошо выраженным более плотным «центром» или «центрами» (последние соответствуют скоплениям I порядка), например *Medicago falcata*. Коэффициент плотности центра (т. е. отношение средней плотности скоплений I порядка к плотности скоплений III порядка) равен 5,8; б) более плотный «центр» выделяется слабо. Коэффициент плотности центра невысок — 1,9 (*Alyssum lenense*).

Каждое скопление более высокого уровня может включать одно или несколько скоплений более низкого уровня. Первый вариант скопления можно назвать моноцентрическим, второй — полицентрическим (рис. 7).

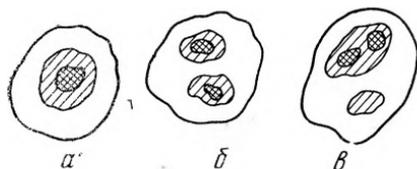


Рис. 7. Схема типов скоплений

а — моноцентрические; б, в — полицентрические; различной штриховкой показана разная плотность скоплений

Вероятно, что первый тип скоплений формируется из одного центра, которым может стать материнская генеративная особь; второй тип образуется благодаря слиянию нескольких скоплений.

У люцерны при увеличении размеров скоплений (при переходе от скоплений низкого уровня к более высокому) значительно сокращаются расстояния между скоплениями (D_L изменяется от 0,90 до 0,20); у бурачка относительное расстояние между скоплениями при увеличении их размеров также падает, но менее значительно, чем у люцерны (D_L изменяется от 0,55 до 0,39). По-видимому, различия в размещении этих двух видов заключаются в том, что у люцерны скопления более «стянуты» к центру, а у бурачка они более диффузны; у люцерны увеличение протяженности скоплений (особенно при переходе

от II уровня к III) происходит более резко, чем у бурачка. Более четкую агрегированность скоплений у люцерны подтверждают различия в величине D_m — для всех трех уровней агрегированности: этот показатель у скоплений люцерны выше, чем у скоплений бурачка. На этом основании можно различать четко групповое (*Medicago falcata*) и относительно более диффузное размещение (*Alyssum lenense*).

В ценопопуляциях плотнoderновинных злаков из группы доминант (*Stipa repnata*, *Festuca beckeri*) на исследованной территории (использованы трансекты шириной 1 м, длиной до 300 м) выделяется не более двух уровней агрегированности у овсяницы и один уровень у ковыля. Скопления у этих видов слабо дискретны (D_m составляет 0,6—0,7) и сильно сближены ($D_L = 0,29—0,18$); в результате пространственное размещение оказывается более простым по структуре и менее дискретным — границы скоплений выявить визуальным методом трудно. Такое размещение можно отнести к разряду диффузных.

В ценопопуляциях длиннокорневищных растений весьма затруднительно использовать особь как единицу счета при изучении размещения. В данном случае каждое парциальное образование (куст или побег) можно рассматривать в качестве элементарного источника фитогенного поля, в какой-то степени аналогичного особи у стержнекорневых растений или дерновине плотнoderновинных злаков (см. «Ценопопуляции растений», 1976).

У некоторых длиннокорневищных растений было исследовано размещение парциальных образований: кустов у пролесника *Mercurialis perennis* L. и побегов у сныти *Aegorodium podagraria* L. У пролесника и сныти выделены три уровня агрегированности. Параметры скоплений обоих видов практически одинаковы (различия недостоверны) и не меняются при переходе от чистой заросли одного вида к смешанной заросли обоих видов. Полное сходство характеристик скоплений обоих видов определяется изоморфной структурой их особей.

Скопления пролесника и сныти слабо дискретны (табл. 1) и практически лишены плотного центра. Коэффициент плотности центра у сныти равен 1,2, у пролесника — 1,4. У обоих видов при увеличении размеров скоплений степень их отдаленности (D_L) меняется незначительно.

Отсутствие четко выраженных центров скоплений у сныти и пролесника связано с особенностями размножения этих видов и слабой дифференциацией парциальных образований по размерам. Виды типа пролесника и сныти лишены свободно отделяющихся диаспор (семена, глубоко омоложенные зачатки), и особенности размещения последних не могут служить причиной образования скоплений с ясно выраженным центром, как это наблюдается у *Medicago falcata*.

Таблица 2

Возрастные спектры скоплений (II порядка) у люцерны и бурачка, %

Вид	Номер скопления	j	im	v	g ₁	g ₂	g ₃
<i>Medicago falcata</i>	1	7,7	30,8	11,5	34,6	15,4	—
	2	15,2	28,8	44,1	5,1	5,1	1,7
	3	2,5	17,5	12,5	45,0	17,5	5,0
	4	—	24,3	33,8	37,8	2,7	1,4
	5	6,1	41,6	33,8	10,8	7,7	—
	6	—	—	5,2	41,4	50,0	3,4
<i>Alyssum lenense</i>	1	35,5	29,0	16,4	6,4	9,5	3,2
	2	20,2	25,3	44,3	1,3	7,6	1,3
	3	12,1	28,7	21,2	28,0	7,5	1,5
	4	4,3	30,4	34,8	21,7	8,7	—
	5	—	15,8	15,8	52,6	10,5	5,3
	6	29,3	20,9	15,1	23,2	8,1	3,4

Исследование возрастных спектров скоплений дает возможность выявить целый ряд общих закономерностей в пространственной структуре ценопопуляции. Прежде всего различные скопления оказываются не идентичными по возрастным спектрам и у некоторых видов дают целый набор спектров от одновершинного до двувершинных с различным сочетанием возрастных групп, создающих максимум в спектре (табл. 2). Такая динамическая картина пространственной структуры особенно характерна для некоторых стержнекорневых многолетников, возобновляющихся семенным путем (*Medicago falcata* — стержнекорневая форма, *Alyssum lenense*). У этих видов насчитывается до 10—12 вариантов возрастных спектров с учетом структуры отдельных скоплений.

Исследуя ценопопуляционные локусы этих видов в пространстве, можно подобрать практически все возможные варианты спектров и построить последовательный ряд, где положение каждого варианта будет соответствовать некоторому моменту возрастного развития скоплений (Григорьева, 1975; Заугольнова, 1976). Наблюдения за развитием скоплений конкретных видов во времени и распределение их в пространстве подтверждает положение А. А. Уранова о том, что жизнь ценопопуляции протекает в форме несинхронных возрастных изменений различных локусов, составляющих ценопопуляцию.

В данной работе приведены данные, иллюстрирующие формирование и развитие скоплений у растений некоторых жизненных форм.

Исследование ценопопуляций *Alyssum lenense* проводилось в течение нескольких лет на постоянных площадках (рис. 8, а), что позволило проследить некоторые этапы развития скопле-

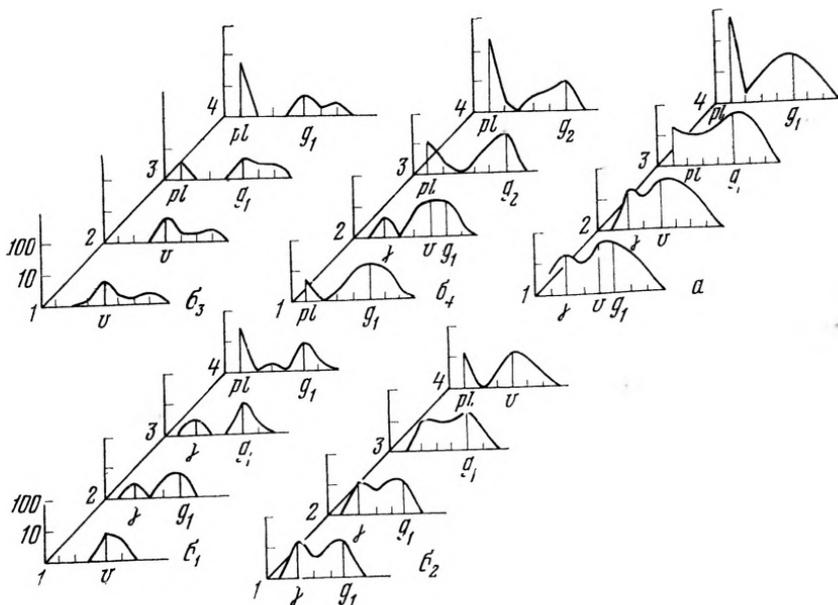
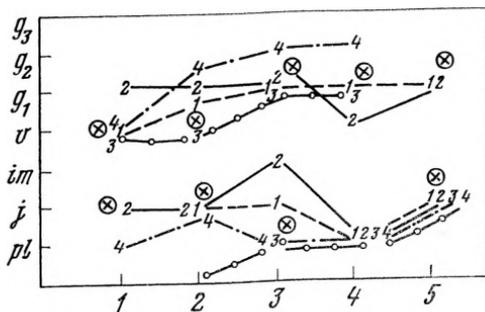


Рис. 8. Схема динамики возрастных спектров различных скоплений в ценопопуляции *Alyssum lenense*

a — изменение спектра всей популяции в течение 1972—1973 гг. Цифрами обозначены сроки наблюдений: 1 — 19/V.1972; 2 — 10/IX.1972; 3 — 12/V.1973; 4 — 10/IX.1973; по оси ординат — численность возрастных групп в логарифмической шкале; по оси абсцисс — возрастные группы; буквами отмечены только те возрастные группы, которые образуют максимум в спектре; б₁, б₂, б₃, б₄ — возрастные спектры четырех скоплений в те же моменты времени

Рис. 9. Изменения в положении максимальных точек возрастных спектров скоплений (в популяции *Alyssum lenense*) во времени

По оси ординат — возрастные группы, преобладающие в возрастных спектрах скоплений; по оси абсцисс — сроки наблюдений: 1 — V.1972; 2 — IX.1972; 3 — V.1973; 4 — IX.1973; 5 — V.1974; на кривых цифрами отмечены номера скоплений; кружком — максимумы в спектре ценопопуляции



ний и выяснить, как этот процесс протекает в разных скоплениях. На рис. 8, б представлены возрастные спектры четырех скоплений и изменение их в течение двух лет (4 срока наблюдений). Схема позволяет говорить о периодичности возобновления как в пределах отдельных скоплений, так и популяции в целом. Наиболее активное поступление всходов имело место,

по нашим наблюдениям, осенью 1970 и 1973 гг. при условии значительного количества осадков. Весной 1972 и 1973 гг. поступление всходов было незначительным и имело место не во всех скоплениях. Осенью 1972 г. всходы практически отсутствовали. Резкие колебания количества всходов приводят к возникновению волны возобновления, которая впоследствии приводит к перемещению максимума в спектре с всходов на ювенильные, имматурные и другие особи (рис. 8, 9). Перемещение максимума отмечено и во взрослой части ценопопуляции — за время наблюдения максимум в спектре скоплений сместился с v на g_1 . Приведенные примеры иллюстрируют также несинхронные возрастных изменений в разных скоплениях (рис. 9). Практически пути развития каждого из приведенных скоплений оказались индивидуальны, что связано с разной скоростью развития и неодинаковыми темпами отмирания в разных скоплениях. Рис. 8 дает также представление о соотношении возрастного спектра исследованного участка популяции (рис. 8, а) и отдельных скоплений (рис. 8, б). Возрастной спектр популяции отражает возрастной состав наиболее часто встречающихся скоплений (т. е. модального варианта), а развитие популяции во времени происходит в соответствии с теми же закономерностями, что и развитие отдельных скоплений. Таким образом, наши наблюдения подтверждают положение А. А. Уранова о том, что жизнь популяции протекает в форме несинхронных возрастных изменений различных ценопопуляционных локусов, составляющих популяцию.

Приведенные материалы свидетельствуют о том, что пространственная неоднородность ценопопуляции связана с характером развития локусов во времени. При исследовании фитоценозов связь между пространственной и временной динамикой отмечалась целым рядом авторов. Так, Б. П. Колесников (1956) рассматривал пространственные варианты кедрово-широколиственных лесов как этапы в возрастном ряду развития кедровников. Аналогичный подход к анализу пространственной неоднородности комплексной растительности можно обнаружить в ряде работ (Watt, 1947, Швыряева, 1939). Именно идея о неразрывной связи пространственно-временных изменений лежит в основе лесоведческих работ, где возрастные ряды древостоев рассматриваются на основе вариантов, существующих в пространстве. Анализ структуры ценопопуляционных локусов позволяет считать, что в основе пространственно-временной динамики фитоценозов лежат аналогичные изменения видовых популяций растений.

Метод картирования позволяет составить гипотетический ряд, иллюстрирующий последовательные этапы развития скоплений в ценопопуляциях люцерны желтой (использованы материалы по стержнекорневой жизненной форме, которая возобновляется семенным путем). Плоды и семена люцерны обычно

оппадают в непосредственной близости от материнской особи. Скопления самого низкого уровня формируются в результате обильного плодоношения средневозрастной генеративной особи. На первых этапах развития скопление представлено в основном ювенильными или имматурными особями (рис. 10, а). Молодые скопления, как правило, характеризуются относительно высокой численностью. По мере того как особи проходят основные этапы онтогенеза, скопление изреживается и стареет (рис. 10, а—в). Одновременно происходит приживание новых зачатков в пределах скопления, что приводит к усложнению его структуры и волнообразному изменению ее во времени, т. е. на фоне общего постепенного старения могут наблюдаться более кратковременные обратимые процессы возрастных изменений. Если приживание зачатков происходит за пределами рассматриваемого скопления, это приводит к формированию нового скопления и одновременно к образованию скоплений более высокого уровня агрегированности (рис. 10, г, д).

Таким образом, при формировании скоплений можно выделить несколько последовательных этапов (рис. 11):

1) образование скоплений низкого уровня при слабом рассеивании зачатков;

2) возрастное развитие скоплений, усложнение структуры, волнообразное изменение спектра, уплотнение скоплений и расширение занятой ими территории;

3) возникновение новых скоплений за счет плодоношения особей первой и всех последующих генераций; частичное слияние вновь образующихся скоплений друг с другом и с более старыми, формирование скоплений более высокого уровня.

Аналогично происходит формирование скоплений в ценопопуляциях *Alyssum lenense*. При сопоставлении в пределах трансекты величины общего проективного покрытия и наличия скоплений у этого вида не обнаружено какой-либо четкой связи между этими показателями; это позволяет предполагать, что фитоценотическая обстановка не является причиной образования скоплений у данного вида. Отсутствие четко выраженных изменений в составе и строении фитоценоза в пределах трансекты не дает оснований считать, что неоднородность абиотической среды может служить причиной образования скоплений. Более вероятно связывать формирование скоплений с характером семенного размножения вида (обильное плодоношение, осыпание плодов в непосредственной близости от материнских растений).

Анализ возрастной структуры скоплений у длиннокорневищных растений (*Aegopodium podagraria*, *Mercurialis perennis*) позволяет вскрыть механизмы образования и динамику скоплений у видов, возобновляющихся с помощью неглубоко омоложенных вегетативных зачатков. По особенностям возрастного

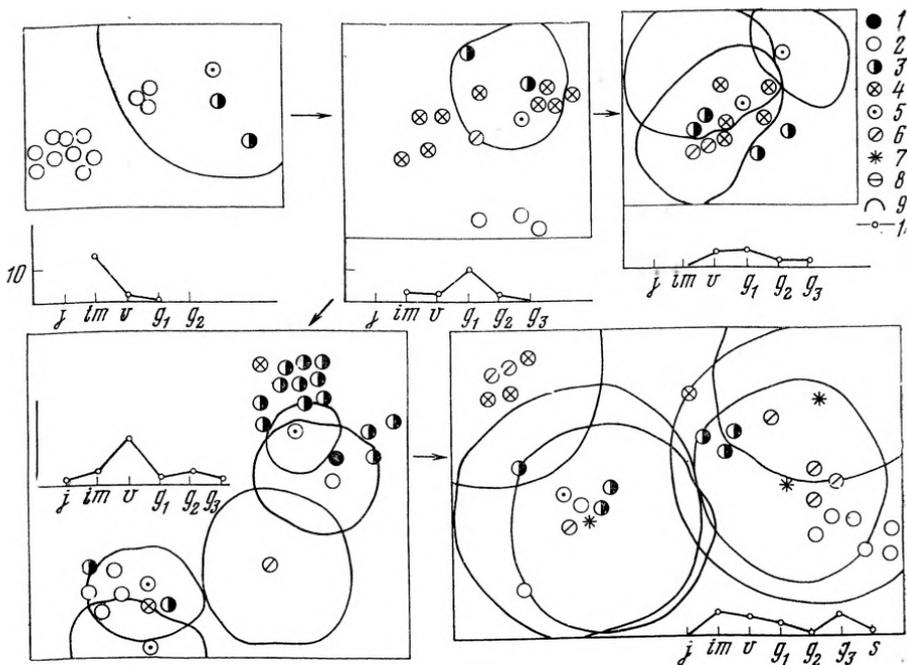
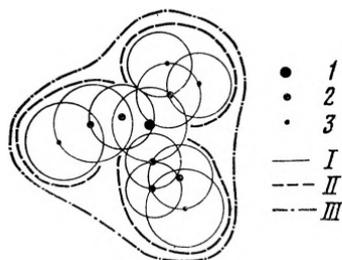


Рис. 10. Последовательные этапы развития скоплений в ценопопуляции люцерны

1 — *j*; 2 — *im*; 3 — *v*; 4 — *g*₁; 5 — *g*₂; 6 — *g*₃; 7 — *ss*; 8 — отпад; 9 — очертания надземной части генеративных особей; 10 — возрастной спектр скоплений

Рис. 11. Схема формирования скоплений разного уровня

I, *II*, *III* — границы скоплений разного уровня; 1, 2, 3 — особи разных поколений, являющиеся источниками образования скоплений

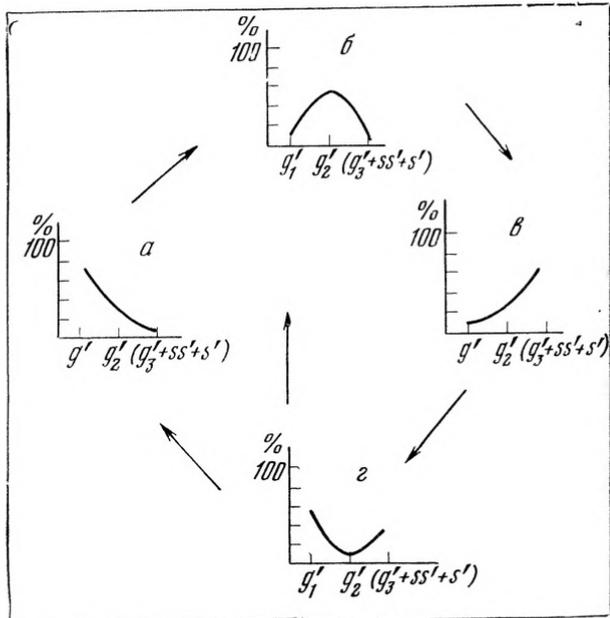


спектра среди скоплений I уровня выделяются четыре варианта (рис. 12). Скопления первого варианта отличаются преобладанием однолетних парциальных побегов, они могут быть охарактеризованы как молодые. Скопления второго варианта по преобладанию группы *g*₂' квалифицируются как зрелые, скопления третьего варианта — как стареющие (табл. 3, рис. 12).

Образование скоплений первого варианта происходит на освободившейся площади вследствие вегетативной инвазии (рост

Рис. 12. Развитие скоплений I уровня у пролесника и сныти

Стрелками показана последовательность прохождения скоплением отдельных фаз развития;
 а — молодое скопление;
 б — зрелое;
 в — стареющее;
 г — омоложенное



плагиотропных побегов со стороны соседних скоплений). По мере насыщения свободной территории парциальными побегами (и кустами) происходит взросление скопления, оно переходит в зрелое состояние. Дальнейшее развитие скопления заключается в старении и постепенном отмирании парциальных образований, такое скопление является стареющим. По мере освобождения площади в пределах скопления наблюдается внедрение в него новых плагиотропных побегов (новая инвазия). В тех случаях, когда в скоплении происходит внедрение и приживаются новые плагиотропных побегов и одновременно еще сохраняются старые парциальные образования, в возрастном спектре наблюдается минимум на g_2' . Этот последний, четвертый, вариант скопления может быть назван омоложенным. Дальнейшее его развитие, проявляющееся во взрослении однолетних парциальных кустов (или побегов) и перемещении максимума с g_1' на g_2' при одновременном отмирании старых кустов, приводит ко второму (реже к первому) варианту спектра (рис. 12). Полный цикл развития скопления занимает не менее 10—15 лет, что соответствует длительности жизни парциального образования. Циклическое развитие скоплений I уровня обусловлено периодичностью в образовании плагиотропных побегов. Длительность цикла может увеличиваться в случае продолжительного и относительно постоянного внедрения плагиотропных побегов, и скопление задерживается более длительное время в зрелом состоя-

Таблица 3

Возрастные * спектры скоплений (I уровня) у пролесника и сныти

Вид	Номер скопления	Возрастные группы				
		g ₁ '	g ₂ '	g ₃ '	ss'	s'
<i>Mercurialis perennis</i> **	1	19,2	66,4	8,1	6,3	—
	2	44,0	42,2	10,3	3,0	0,5
	3	28,0	27,4	35,1	5,0	4,5
	4	33,0	12,0	55,0	—	—
	5	40,3	34,0	20,6	5,1	—
	6	34,2	29,2	35,1	0,8	0,7
	7	15,0	12,4	60,0	9,0	3,6
	8	32,4	34,0	33,6	—	—
	9	44,0	15,4	40,6	—	—
	10	25,7	30,3	39,8	1,6	2,8
<i>Aegopodium podagraria</i>	1	18,4	48,4	24,1	8	1,2
	2	9,2	61,8	23,0	6,0	—
	3	2,3	60,1	37,6	—	—
	4	16,1	40,2	37,3	6,4	—
	5	5,0	25,0	15,0	40,0	15,0
	6	37,5	29,4	21,1	12,0	—
	7	10,2	31,4	37,2	12,1	9,1
	8	—	36,1	28,1	22,0	13,8
	9	—	51,4	20,6	14,0	14,0
	10	35,0	29,2	19,1	13,3	3,4

* Возрастные группы выделены у парциальных кустов (и побегов):

g₁' — однолетние (молодые);g₂' — двух-трехлетние (зрелые);g₃' — многолетние (стареющие) генеративные;

ss' — субсенильные;

s' — сенильные

** По неопубликованным материалам Н. А. Тороповой.

нии. Как показывают наблюдения в ценопопуляциях сныти и осоки волосистой в течение нескольких лет, периодичность образования новых плагиотропных побегов связана, по крайней мере, с двумя обстоятельствами: 1) периодичностью возникновения почек возобновления, поскольку они формируются не ежегодно (эндогенные причины); 2) колебаниями экотопических условий по годам (экзогенные причины).

Длиннокорневищные, вегетативно-подвижные доминанты травяного покрова широколиственных лесов характеризуются более высокой степенью стабильности пространственной структуры ценопопуляции (табл. 3) по сравнению со стержнекорневыми многолетниками, описанными выше.

Наибольшая стабильность свойственна скоплениям самого высокого уровня (табл. 4), скопления I и II уровня более дина-

Таблица 4

Участие скоплений разных вариантов в ценопопуляциях пролесника и сныти на трех уровнях агрегированности *

Вид	Уровни агрегированности	Варианты скоплений, %			
		1	2	3	4
<i>Mercurialis perennis</i> **	I	10	14	22	54
	II	1	4	24	71
	III	—	0,7	10	89,3
<i>Aegopodium podagraria</i>	I	6	48	42	4
	II	2	65,4	32	0,6
	III	—	86	14	—

* Процентное участие скоплений разных вариантов для обоих видов на трансектах суммарной длиной 100 м; на I уровне агрегированности исследовано 50 скоплений, на II — 35, на III — 20.

** По материалам Н. А. Гороповой.

мичны по структуре, но все же среди них доминируют спектры одного-двух вариантов из четырех возможных.

Относительная стабильность возрастной структуры скоплений у этих видов обусловлена: 1) небольшим набором возрастных состояний, выделяемых в популяциях этих видов; 2) относительной длительностью существования парциальных образований (более 10 лет), высокой степенью их выживаемости; 3) относительной стабильностью темпов их развития в разных скоплениях.

Неоднородность экологических условий в дубравах, как показали исследования В. А. Чижиковой (1967а, б), не может служить причиной образования скоплений (пятен) крупного масштаба (протяженностью несколько метров) у сныти и осоки волосистой. Еще менее вероятно объяснять неоднородностью среды образование скоплений низкого уровня. По-видимому, причины образования скоплений у исследованных видов связаны с особенностями развития ценопопуляций в разных ее точках.

Как показывает обзор литературы и наши наблюдения, основные причины пространственной неоднородности ценопопуляций у растений можно свести к следующим: 1) неоднородность абиотической среды (Работнов, 1950а; Phillips, 1954; Kershaw, 1958; Owen, Harberd, 1970); 2) взаимоотношения между видами (Работнов, 1950а; Василевич, 1970, 1972); 3) биологические свойства вида и характер развития популяции в каждой точке фитоценоза (Работнов, 1950а; Курочкина, 1970; Шорина, 1970; Заугольнова, Шорина, 1971; Донскова, 1972; Заугольнова, 1974). Необходимо заметить, что часто все эти причины действуют в совокупности, поэтому трудно бывает выделить решающую. Так,

тщательное изучение размещения видов на границе двух ассоциаций в сочетании с исследованиями некоторых свойств среды (Ниценко, 1973) все же не привело автора к положительному ответу о связи этих явлений в большинстве исследованных случаев. Вопрос о причинах образования скоплений оказывается достаточно сложным, и его, по-видимому, необходимо решать для каждого вида дифференцированно.

Довольно сложным оказывается и решение вопроса о причинах существования скоплений разного уровня агрегированности. Анализ материала по пространственной структуре ценопопуляций *Medicago falcata* и *Alyssum lepense* позволяет предполагать, что у этих видов образование скоплений разного уровня связано с этапами формирования популяционной структуры в пространстве и колебаниями общей численности вида в ценозе. Наличие четко отграниченных мелких скоплений только одного уровня свидетельствует о начальном периоде формирования пространственной структуры популяции; присутствие скоплений разного уровня агрегированности говорит о развитии и совершенствовании группового размещения; дальнейшее увеличение численности приводит к слиянию скоплений, нивелировке различий по уровням агрегированности и формированию диффузно-группового размещения особей с небольшим числом (или одним) уровней агрегированности.

Исследования пространственной структуры ценопопуляций выдвигает целый ряд вопросов, связанных со свойствами и поведением популяционных локусов у разных видов растений, степенью их динамичности и механизмами стабильности популяций, требующих дальнейшего изучения.

3. ДИНАМИКА ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ ВО ВРЕМЕНИ

Погодичная динамика ценопопуляций некоторых видов песчаных степей Наурзумского заповедника

Изменчивость во времени представляет одно из существенных свойств ценопопуляций. Формы такой изменчивости многообразны (Работнов, 1968, 1974, 1975; Куркин, 1976) и связаны как с колебаниями внешних условий (экзогенные факторы), так и с развитием самих ценопопуляций (эндогенные факторы). Но степень изменчивости различных видов, составляющих фитоценоз, оказывается не одинаковой, что позволяет одним видам сохранять доминирующее положение в ценозе в течение длительного времени, а другим — резко изменять его в зависимости от условий.

Различная степень динамичности видов нашла отражение в первых попытках классификации растений по их фитоценотической роли. Выделение групп компонентов и ингредиентов (Па-