

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

communis Trin. Возможно, что стабильность и лабильность ценопопуляций целого ряда видов связана не только с видовыми свойствами, но и с особенностями тех ценозов, в состав которых эти виды входят. Так, хорошо известна лабильность луговых фитоценозов, с одной стороны, и высокая степень стабильности широколиственных лесов, с другой.

Как показывают наши наблюдения, ценопопуляции разных видов могут образовывать практически непрерывный ряд по увеличению степени лабильности, и чем полнее будет этот ряд, тем труднее определить грань между двумя типами — лабильным и стабильным.

4. ДИНАМИКА ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ НА ПРОТЯЖЕНИИ ИНТЕРВАЛОВ ВРЕМЕНИ РАЗНОГО ПОРЯДКА НА ПРИМЕРЕ СНЫТИ

Для ценопопуляций свойственны два основных типа смен: 1) циклические (обратимые) изменения, 2) сукцессионные (необратимые, однонаправленные) изменения. Первые предполагают возможность возвращения ценопопуляции или ценоза в целом практически в прежнее состояние (Сукачев, 1972; Работнов, 1973). Временной масштаб циклических изменений различен. Для ценопопуляций выделяют сезонные, погодичные и многолетние (вековые) циклические изменения.

Многолетние циклические смены наиболее детально исследованы на примере лесных биогеоценозов (Сукачев, Поплавская, 1927; Колесников, 1956; Скрябин, 1964; и др.). При этом основным объектом изучения являлись эдификаторы лесных ценозов — древесные породы. Однако и жизнь популяций видов, доминирующих в травяном покрове лесных ценозов, в значительной степени определяется циклическими изменениями в жизни древесных пород, в частности изменениями в соотношении материнских растений и подроста.

В настоящем разделе разбираются разномасштабные временные изменения (сезонные, погодичные и многолетние) ценопопуляции сныти обыкновенной (*Aegorodium podagraria* L.) — одного из наиболее широко распространенных доминантов в травяном покрове европейских широколиственных лесов. Снытевые дубравы и липняки занимают наибольшую площадь среди широколиственных ценозов на территории европейской части СССР (Алехин, 1951; Петров, 1957; Курнаев, 1968; и др.). Сныть представляет значительный интерес и с точки зрения особенностей экологии этого вида.

В плотносомкнутых теневых широколиственных лесах сныть обычно не цветет. Она зацветает и образует зрелые плоды лишь на вырубках и в «окнах», возникающих в старых и перестойных насаждениях вследствие выпадения ряда деревьев. Уже одно это

свойство заставляет сделать предположение о эпизодичности семенного возобновления популяций сныти.

По мнению ряда авторов, сныть не является автохтонным дубравным видом. Она входит в исторически березняковую свиту растительности, в ее древнеберезняковый вариант (Зозулин, 1955). Растения этого типа отличаются обширными, часто разобщенными ареалами. Они сформировались в мелколиственных лесных группировках при суровых климатических условиях, когда не могли развиваться плотносомкнутые, теневые широколиственные леса. Впоследствии эти виды глубоко внедрили в область распространения лесов неморального типа и зачастую потеряли ясно заметную связь с группировками березняковой свиты (Клеопов, 1941; Зозулин, 1955, 1957). Данные об особенностях фотосинтеза этого вида подтверждают его светлюбивую природу. Весной по активности фотосинтеза сныть не уступает эфемероидам, летом интенсивность фотосинтеза у этого вида заметно падает, в некоторых случаях до уровня точки компенсации (Горышина, 1969; Митина, 1969). Предварительные исследования изменения травяного покрова широколиственных лесов в связи с возрастом древостоя (Сахарова, 1940; Сахаров, 1948, 1951; и др.) и специальные работы, проведенные в Воронежском заповеднике и Теллермановском опытном лесничестве Воронежской области (Матвеева, 1954, 1957; Ремезова, 1957, 1961), наметили основные изменения количественного участия сныти в травяном покрове дубовых и дубово-ясеневых насаждений, образующих возрастные ряды. Начальными членами этих рядов были 10—15-летние естественные насаждения дуба, конечными—150—250-летние насаждения. В возрастных рядах древостоев А. А. Матвеевой (1954, 1957) и Г. Л. Ремезовой (1957, 1961) учитывалось обилие, покрытие и численность побегов сныти на единицу площади. Было установлено, что в молодых насаждениях при сильном затенении сныть почти полностью отсутствует. Изредка встречающиеся отдельные экземпляры растений находятся в угнетенном состоянии. С увеличением возраста древостоя число побегов сныти возрастает и жизненность ее повышается. В спелых и перестойных насаждениях численность побегов сныти достигает максимально возможной и отдельные экземпляры зацветают «в окнах». После вырубki старых древостоев и последующего формирования молодых насаждений повторяются описанные выше изменения численности и жизненности сныти.

Однако проделанные наблюдения не дают возможности составить четкое представление об особенностях возрастной структуры и динамики ценопопуляций сныти в разных временных интервалах.

Изучение динамики ценопопуляций сныти проводилось в восьмичленном возрастном ряду естественных дубовых древо-

стоев на территории Теллермановского опытного лесничества⁹. Характеристика конкретных участков ассоциаций приведена в табл. 13, 14.

Начальный и конечный члены ряда (вырубка 3-летней давности и 250-летняя дубрава) исследовались в течение 1971—1974 гг. ежегодно, остальные участки — в 1973—1974 гг. Все члены ряда представляют собой конкретные участки одного типа леса — снытевой дубравы. Одинаковое положение в рельефе, однотипный гидрологический режим и почвы дают возможность рассматривать исследуемый пространственный ряд древостоев как ряд временной. Ниже кратко охарактеризованы изменения структуры древостоя в рассматриваемом возрастном ряду.

После смыкания полога (10—12 лет) образуется одноярусное насаждение высотой 4—5 м, которое состоит из орешника, ясеня, липы, полевого и остролистного кленов и дуба. Сомкнутость крон достигает 1,0.

К 35—40 годам формируется двоярусное насаждение, в первом ярусе господствует дуб, во втором — клены полевой и остролистный. Сомкнутость крон несколько уменьшается — 0,8—0,9.

К 80—90 годам древостой уже имеет сложное трехъярусное расчленение, в первом ярусе господствует дуб, иногда с примесью липы и ясеня, во втором ярусе — клен остролистный, липа, ильм, в третьем — главным образом клен полевой.

Дальнейшие изменения древостоя заключаются в значительном изреживании первого яруса, появлении крупных «окон» в древостое, уменьшении сомкнутости крон до 0,5—0,6. В 250-летнем насаждении наблюдается интенсивное выпадение деревьев первого яруса.

В рассматриваемом возрастном ряду древостоев от момента смыкания полога (10—12 лет) до 20—25 лет травяной покров слабо развит, общее покрытие составляет 10—30%, наиболее часто встречающийся балл обилия по шкале Друде — sol_1 , число видов 10—16. Среди травянистых растений относительно более обильным видом является звездчатка ланцетолистная (*Stellaria holostea* L.). К 25—30 годам, по данным Г. Л. Ремезовой (1957), общее покрытие травяного покрова достигает 70—80%, число видов увеличивается до 20, среди них господствуют звездчатка ланцетолистная и осока волосистая (*Carex pilosa* Scop.), баллы обилия обоих видов — cor_2 . К 40 годам полное господство в травяном покрове переходит к осоке волосистой, сныть в это время существует в виде отдельных небольших пятен. Господство осоки длится до 80—90 лет, но уже в 100-летних

⁹ Все выбранные участки характеризуются одинаковым положением в рельефе и с момента основания опытного лесничества — одинаковым хозяйственным воздействием. По данным таксационных описаний, последние 40 лет, а для более молодых насаждений соответственно меньший срок, опытные участки находятся полностью на заповедном режиме (Елагин, 1963; Молчанов, 1963, 1964; Основы лесной биогеоценологии, 1964; и др.).

Таблица 13

Краткая характеристика древостоя и кустарникового яруса на исследованных участках

Названия участков ассоциаций	<i>Coryletum aegorodiosum</i>	<i>Coryletum aegorodiosum</i>	<i>Quercetum caricoso-aegorodiosum</i>	<i>Quercetum caricoso-aegorodiosum</i>	<i>Quercetum aegorodioso-caricosum</i>	<i>Quercetum aegorodiosum</i>	<i>Quercetum aegorodioso-mercurialisosum</i>
Возраст насаждений, годы	3	5—6	10—12	40	90	180	250
Сомкнутость крон древесного полога	—	0,9—1,0	0,9—1,0	0,8—0,9	0,7—0,8	0,6—0,7	0,5—0,6
Число ярусов древостоя	—	1	1	2	3	3	3
Число деревьев I и 2 яруса на 1 га	—	—	1980	1466	611	361	113
Формула древостоя I яруса	—	—	10 ДедКлоЯс	10 ДедКлоЯс	7Д2Лп1Яс	6Д2Лп2Кло	7Д3Кл оедЯс
Виды, господствующие в кустарниковом ярусе	<i>Corylus avellana</i>	<i>Corylus avellana</i>	<i>Corylus avellana</i>	<i>Corylus avellana</i>	<i>Corylus avellana</i> <i>Evonymus europaea</i>	<i>Corylus avellana</i>	<i>Corylus avellana</i>
Сомкнутость полога кустарников	0,5—0,6	0,8—0,9	0,6—0,7	0,3—0,4	0,3—0,4	0,3—0,4	0,2—0,3

насаждениях оба вида занимают приблизительно одинаковые позиции, в 200—250-летних насаждениях господство почти полностью переходит к сныти.

Прежде чем перейти к анализу ценопопуляций сныти в возрастном ряду древостоев, необходимо остановиться на особенностях методики сбора материала.

Как было показано ранее (Ценопопуляции растений, 1976) в ценопопуляционных исследованиях в настоящее время используются две счетные единицы: морфологическая и фитоценоотическая. Первая для всех жизненных форм представляет собой особь, вторая изменяется в зависимости от типа биоморфа. У полицентрических длиннокорневищных растений, к которым относится сныть, в качестве фитоценоотической счетной единицы выступает либо первичный побег ($p-v$), либо парциальный побег (g'_1-s'). При изучении динамики ценопопуляций сныти в возрастном ряду древостоев была использована фитоценоотическая счетная единица. Выбор такой счетной единицы определялся особенностями возрастной и пространственной структуры ценопопуляций сныти. Исследования возрастной структуры ценопопуляций сныти в пределах ареала показали, что практически любая ценопопуляция этого вида в естественных сообществах является нормальной неполночленной, т. е. в ее составе имеются только генеративные, субсенильные и сенильные особи, причем первые обычно господствуют (Смирнова, 1968; Ценопопуляции растений, 1976).

Применение морфологической счетной единицы при анализе ценопопуляций сныти обычно не выявляет протекающих в них динамических процессов, все ценопопуляции характеризуются как относительно стабильные. Это связано с тем, что основные изменения в ценопопуляции осуществляются не на уровне особи, а на уровне парциального побега. В ценопопуляциях постоянно происходят динамические процессы: появление новых парциальных побегов и отмирание старых,— но возрастное состояние и численность особей в это же время могут оставаться относительно постоянными. Кроме того, исследование изменений пространственной структуры ценопопуляций полицентрических видов возможно лишь при использовании в качестве счетной единицы отдельного центра (парциального побега у сныти).

Полицентрические особи сныти имеют сложную конфигурацию, они лишены единого, общего для особи центра воздействия на среду, захват новой или освобождение занятой территории осуществляется не особью целиком, а ее отдельным центром (парциальным побегом). Динамика ценопопуляции в пространстве и процессы взаимодействия осуществляются здесь не на уровне особи, а на уровне парциального побега.

При использовании фитоценоотической счетной единицы были выделены возрастные группы среди парциальных побегов, относящихся к генеративным, субсенильным и сенильным

Таблица 14

Краткая характеристика травяного покрова на исследованных участках

Название участков ассоциаций	Aegopodioso-herbosum	Coryletum aegopodiosum	Coryletum aegopodiosum	Quercetum caricoso — aegopodiosum	Quercetum caricoso — aegopodiosum	Quercetum aegopodioso-carucosum	Quercetum aegopodiosum	Quercetum aegopodioso-mercurialisiosum
Возраст насаждений, годы	1	3	5—6	10—12	40	90	180	250
Освещенность на высоте 1,3 м над поверхностью почвы, в % от полной освещенности	100	100	0,8	1,3	2,2	4,1	5,9	7,8
Общее покрытие, %	90	100	20	20—30	60—70	80	80	90
Общее число видов	25	30	20	14	16	20	22	25
Виды, господствующие в весенней синузии	<i>Corydalis marschalliana</i> , <i>C. solida</i> , <i>Scilla sibirica</i> , <i>Gagea lutea</i> , <i>Anemone ranunculoides</i>	<i>Tulipa biebersteiniiana</i> , <i>Corydalis marschalliana</i> , <i>C. solida</i> , <i>Scilla sibirica</i> , <i>Anemone ranunculoides</i>	<i>Corydalis marschalliana</i> , <i>C. solida</i> , <i>Scilla sibirica</i> , <i>Anemone ranunculoides</i>	<i>Scilla sibirica</i> , <i>Corydalis solida</i> , <i>Anemone ranunculoides</i>	<i>Scilla sibirica</i> , <i>Corydalis solida</i> , <i>Anemone ranunculoides</i>	<i>Corydalis marschalliana</i> , <i>C. solida</i> , <i>Scilla sibirica</i> , <i>Anemone ranunculoides</i>	<i>Corydalis marschalliana</i> , <i>C. solida</i> , <i>Anemone ranunculoides</i> , <i>Scilla sibirica</i>	<i>Corydalis marschalliana</i> , <i>C. solida</i> , <i>Gagea lutea</i> , <i>Anemone ranunculoides</i> , <i>Scilla sibirica</i>

Таблица 14 (окончание)

Название участков ассоциаций	Aegopodioso-herbosum	Coryletum aegopodiosum	Coryletum aegopodiosum	Quercetum caricoso — aegopodiosum	Quercetum caricoso — aegopodiosum	Quercetum aegopodioso-carucosum	Quercetum aegopodiosum	Quercetum aegopodioso-mercurialisiosum
Виды, господствующие в летней синузии	<i>Aegopodium podagraria</i> , <i>Carex pilosa</i> , <i>Asarum europaeum</i> , <i>Stellaria holostea</i>	<i>Aegopodium podagraria</i> , <i>Urtica dioica</i> , <i>Cirsium arvense</i>	<i>Stellaria holostea</i> , <i>Carex pilosa</i> , <i>Asarum europaeum</i> , <i>Aegopodium podagraria</i>	<i>Stellaria holostea</i> , <i>Carex pilosa</i> , <i>Asarum europaeum</i> , <i>Aegopodium podagraria</i>	<i>Carex pilosa</i> , <i>Stellaria holostea</i> , <i>Aegopodium podagraria</i>	<i>Aegopodium podagraria</i> , <i>Carex pilosa</i> , <i>Stellaria holostea</i> , <i>Orobis vernus</i>	<i>Aegopodium podagraria</i> , <i>Carex pilosa</i> , <i>Polygonatum multiflorum</i>	<i>Aegopodium podagraria</i> , <i>Mercurialis perennis</i> , <i>Polygonatum multiflorum</i> , <i>Carex pilosa</i> , <i>Asarum europaeum</i>
Среднее обилие доминантов	<i>Aegopodium podagraria</i> cop ₂₋₃ <i>Carex pilosa</i> sp—cop ₁	<i>Aegopodium podagraria</i> cop ₃ <i>Carex pilosa</i> —sp	<i>Carex pilosa</i> sol—sp <i>Aegopodium podagraria</i> sol	<i>Carex pilosa</i> sp—cop ₁ <i>Aegopodium podagraria</i> sol	<i>Carex pilosa</i> cop ₁ <i>Aegopodium podagraria</i> sol—sp	<i>Carex pilosa</i> cop ₂₋₃ <i>Aegopodium podagraria</i> cop ₁₋₂	<i>Aegopodium podagraria</i> cop ₂₋₃ <i>Carex pilosa</i> cop ₁₋₂	<i>Aegopodium podagraria</i> cop ₂₋₃ <i>Mercurialis perennis</i> —cop ₁ , <i>Carex pilosa</i> cop ₁

Таблица 15

Краткая характеристика возрастных состояний парциальных побегов сныти

Возрастные состояния	Молодое	Зрелое	Стареющее	Субсенильное	Сенильное	Отмирающее
Индексы	g_1'	g_2'	g_3'	ss'	s'	sc'
Календарный возраст, годы	1	2—3	4—8	9—10	11—12	3—12
Число растущих корневищ	1—2	0—1	0—1	—	—	—
Число ростовых придаточных корней	3—5	6—8	10—12	4—6	2—3	—
Число ассимилирующих листьев	2—3	3—4	3—4	1—2	1	—

Таблица 16

Изменение численности проростков и ювенильных растений по сезонам в 250-летней пролесково-снытевой дубраве (особи/м²) *

Год	Проростки	Ювенильные	
	конец апреля	середина июня	конец августа
1971	4,8	0,06	—
1972	3,2	0,02	—
1973	5,3	0,17	0,01

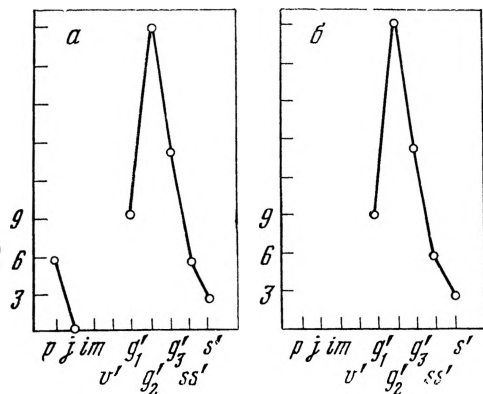
* У проростков и ювенильных растений морфологическая и фитоценотическая счетные единицы совпадают: и та, и другая представлены особью.

особям. При этом оказалось, что наблюдается прямая зависимость между календарным возрастом¹⁰ и возрастным состоянием у парциальных побегов, входящих в состав генеративных особей. Краткие характеристики возрастных состояний парциальных побегов сныти приведены в табл. 15. В течение большого жизненного цикла объем фитоценотической счетной единицы у сныти меняется следующим образом: у проростков, ювенильных и иматурных растений счетной единицей является особь, которая представлена первичным побегом и главным корнем; у всех остальных растений счетной единицей является парциальный побег с придаточными корнями, причем у сенильных и отчасти субсенильных растений особь представлена одним парциальным побегом.

¹⁰ Возраст парциальных побегов у сныти определялся путем деления общего числа листовых рубцов у побега на число рубцов, образовавшихся за год (Шик, 1953).

Рис. 18. Сезонные изменения возрастного состава ценопопуляций сныти в 250-летней дубраве

a — конец апреля;
б — конец августа;
 по оси ординат — численность на 1 м² особей ($p - im$) и парциальных побегов ($v^1 - s^1$);
 по оси абсцисс — возрастные состояния



Как отмечалось выше, для ценопопуляций сныти оказалось возможным выделить сезонные, погодичные и многолетние изменения общей численности и возрастного спектра.

Изменение общей численности и возрастного спектра ценопопуляции сныти по сезонам отчетливо проявляется лишь в старых и перестойных насаждениях, где сныть регулярно цветет в «окнах».

Сезонная динамика ценопопуляций сныти состоит в резком колебании всходов и ювенильных особей в течение вегетационного периода. Кроме того, численность проростков несколько варьирует от года к году (табл. 16), что составляет особенности их погодичной динамики. Особенно большое количество проростков возникает в годы, следующие за массовым цветением сныти (1970 и 1972 гг.) в Теллермановском опытном лесничестве.

Семена сныти прорастают в середине — конце апреля. Возрастные спектры сныти в старых дубравах в это время могут быть изображены прерывистой кривой (рис. 18, *a*) с абсолютным максимумом на g_2^{11} и локальным — на p . К середине лета волна семенного возобновления почти полностью исчезает, погибают все проростки, остаются единичные экземпляры, которые перешли в ювенильное состояние. Однако они все гибнут в конце лета, не доживая до зимы (рис. 18, *б*). Основной причиной гибели подростка в старых дубравах является, видимо, жесткая конкуренция с материнскими растениями за влагу. В лесостепных дубравах в начале августа наблюдается острый дефицит влаги, в это время обычно отмечается потеря тургора листьями сныти (Нешатаев и др., 1967; Горышина, 1969; Митина, 1969).

Десятилетние периодические исследования ценопопуляции

¹¹ Для обозначения фитоценологических счетных единиц здесь и ранее (см. Ценопопуляции растений, 1976) используются соответствующие значки возрастных состояний со штрихом вверх.

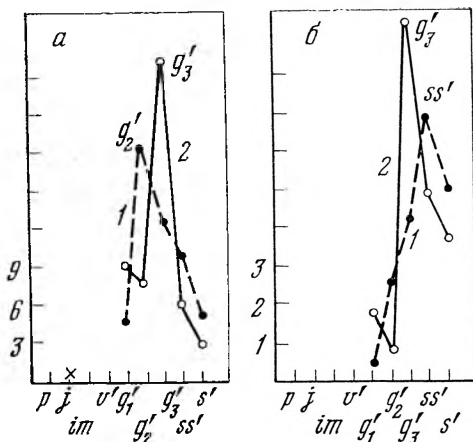


Рис. 19. Погодичные изменения возрастного состава ценопопуляций сныти

а — 250-летняя дубрава;

б — 40-летняя дубрава;

1 — данные июня 1971 г.;

2 — данные июня 1973 г.;

остальные обозначения те же, что на рис. 18

сныти в дубравах Воронежского заповедника и Теллермановского опытного лесничества показали, что на ненарушенных участках появляющийся весной подрост сныти всегда погибает в состоянии либо проростков, либо ювенильных растений. Молодые растения сныти в таких условиях никогда не достигают имматурного или молодого вегетативного состояний.

Таким образом, изменения возрастного состава ценопопуляций сныти по сезонам можно охарактеризовать как циклические. Периодически возникающие весной волны семенного возобновления к концу вегетационного периода обычно полностью исчезают.

Изменения такого типа можно трактовать как осцилляции (Куркин, 1976). Погодичные изменения возрастного состава ценопопуляций сныти исследовались в старых и перестойных насаждениях Теллермановского опытного лесничества в 1971—1973 гг. Погодичные изменения наблюдаются как в молодой части ценопопуляции (p, j), при сборах материалов весной, так и во взрослой части ценопопуляции ($g_1', g_2', g_3', ss', s'$)¹¹.

Погодичные изменения во взрослой части ценопопуляции в старых дубравах даже в контрастные по метеоусловиям годы носят характер осцилляций¹².

Сравнение спектров ценопопуляций, полученных в разные годы, показывает, что размах осцилляций соответствует одному возрастному состоянию парциальных побегов. Так, у исследованных ценопопуляций после засушливого 1972 г. максимум с g_2' переместился на g_3' (рис. 19, а). Перемещение максимума

¹² Дополняя представления К. А. Куркина (1973), мы понимаем осцилляции как циклические изменения общей численности и возрастного состава ценопопуляций, не сопровождающиеся переходом ее из одного класса ценопопуляций в другой. Классы ценопопуляций трактуются по классификации А. А. Уранова и О. В. Смирновой (1969).

в ценопопуляциях сныти связано с периодичностью образования растущих корневищ, а следовательно, и с периодичностью развития однолетних (молодых) парциальных побегов, которые возникают на следующий год после образования корневищ из их верхушечных почек. Неравномерность пополнения группы молодых парциальных побегов (g_1') определяет, в свою очередь, неравномерность пополнения групп g_2' и g_3' . Кроме того, погодичная изменчивость проявляется в изменении численности групп ss' и s' , но так как в старых дубравах они не образуют максимума, возрастная структура ценопопуляций при этом существенно не меняется.

Погодичные изменения возрастного состава ценопопуляций сныти в молодых насаждениях могут иметь характер как осцилляций, так и флуктуаций¹³, в первом случае положение максимума сохраняется на группе ss' , во втором наблюдается перемещение максимума с группы ss' на группу g_3' и обратно (рис. 18, б).

Таким образом, погодичные изменения возрастного состава ценопопуляций следует рассматривать как циклические, имеющие характер осцилляций и флуктуаций. Причины погодичных изменений ценопопуляций сныти отчасти рассмотрены в монографии «Ценопопуляции растений» (1976).

Многолетние изменения в ценопопуляциях сныти удалось проследить в восьмичленном возрастном ряду древостоев: от однолетней вырубki до 250-летнего насаждения.

Для удобства изложения в начале этого ряда следует поставить 250-летнее насаждение.

Все учеты проводились в два срока: весной, когда можно учесть периодически появляющуюся и отмирающую к середине лета молодую часть ценопопуляции, и в середине — конце лета, когда полностью сформировались растущие корневища, по числу верхушечных почек которых можно определить потенциальное число однолетних парциальных побегов будущего года. Последнее дает возможность делать прогнозы о численности молодых (одно-двухлетних) парциальных побегов в последующие годы.

Возрастной спектр ценопопуляций сныти в 250-летнем насаждении весной имеет неполночленный прерывистый характер с основным максимумом на g_2' и дополнительным максимумом на p , летом в ценопопуляции наблюдается один максимум на g_2' . Общая численность фитоценогических счетных единиц (первичных и парциальных побегов) — 56,62 шт/м².

После полного уничтожения древостоя и подлеска развитие ценопопуляций сныти на вырубке идет несколько по-разному

¹³ Флуктуации в данном и последующих разделах мы рассматриваем как циклические изменения общей численности и возрастного состава ценопопуляций, приводящие к переходу ценопопуляций из одного класса в другой.

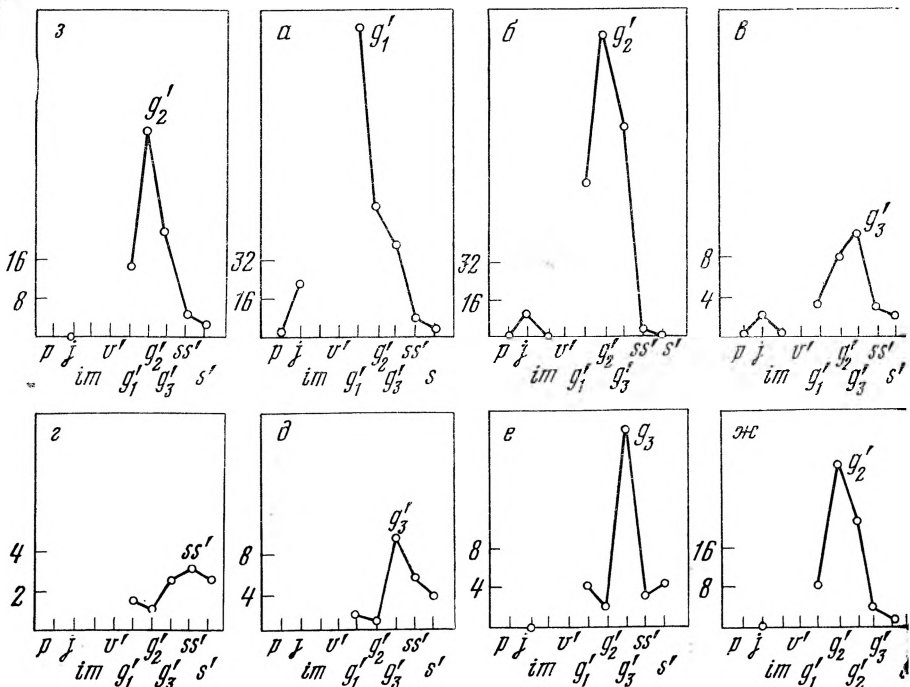


Рис. 20. Многолетние изменения возрастного состава ценопопуляций сныти (в абсолютных числах) в возрастном ряду древостоев

а — вырубка первого года; *б* — вырубка 3-х лет; *в* — 5–6-летняя вырубка; *г* — 10–12-летнее насаждение; *д* — 30–40-летнее насаждение; *е* — 90-летнее насаждение; *ж* — 180-летнее насаждение; *з* — 250-летнее насаждение дуба

в местах, где травяной покров полностью уничтожен (в частности, в посадках дуба), и на относительно неповрежденных участках. На последних в первый год после вырубания леса наблюдается резкое увеличение численности проростков и отчасти ювенильных особей (рис. 20, *а*). У взрослых генеративных побегов резко увеличивается число растущих корневищ. Максимум среди взрослых побегов приходится на g_2' . На второй год из верхушечных почек растущих корневищ образуется множество однолетних парциальных побегов, в связи с этим максимум во взрослой части ценопопуляции перемещается на группу g_1' . Вполне вероятно, что причинами резкого увеличения численности растущих корневищ (в 2,5 раза на однолетней вырубке и почти в 6 раз на трехлетней вырубке по сравнению с 250-летним насаждением) и соответственно однолетних парциальных побегов, видимо, следует считать ослабление конкуренции за воду (в связи с уничтожением деревьев и кустарников)

и усиление радиации. В литературе имеются указания (Серебряков, 1947, 1949, 1952), что усиленная радиация приводит у сныти к развитию всех листовых зачатков, заложившихся в почке, в то время как под пологом леса развивается лишь часть их.

Одновременно усиленное освещение вызывает пробуждение почвы всех спящих почек как у молодых, так и у старых (сенильных) парциальных побегов, что также приводит к омоложению ценопопуляции. Резко возрастают размеры растений и биомасса популяции в целом (табл. 17).

Одновременно со значительным увеличением числа взрослых парциальных побегов число проростков и ювенильных растений сокращается, видимо, вследствие усиления конкуренции за воду с материнскими растениями. На трехлетней вырубке численность взрослой части ценопопуляции сныти достигает максимальной величины и равняется 360 побегам/м², это приблизительно в 6 раз больше численности сныти в старых насаждениях; число растущих корневищ увеличивается более чем в 20 раз. В это время плотность парциальных побегов сныти, видимо, становится предельно возможной и дальнейшего увеличения численности взрослой части ценопопуляции не происходит, максимум во взрослой части ценопопуляции перемещается на g_2' .

Одновременно с достижением вегетативно возникшей частью ценопопуляции максимальной плотности семенное потомство в ней начинает усиленно сокращаться. В это время оно состоит из трех возрастных групп r , j , im . В дальнейшем вегетативная часть популяции полностью подавляет на ненарушенных участках семенное потомство.

На полностью разрытых участках вырубки поселяются сорняки, и там семенного возобновления сныти не наблюдается. Единственным возможным местом для развития подростка оказываются постоянно подновляемые борозды, в которых посажен дуб.

Однако семенное потомство, возникшее весной, при рыхлении борозд полностью уничтожается, в случае же прекращения ухода за посадками борозды зарастают сорняками или здесь начинает господствовать вегетативное потомство сныти.

Таким образом, по нашим наблюдениям, семенное возобновление сныти на вырубках полностью погибает либо вследствие конкуренции с материнскими растениями, энергия роста которых возрастает здесь в десятки раз, либо вследствие конкуренции с сорняками. В любом случае пополнения ценопопуляций сныти семенным потомством на вырубках, как это можно было ожидать, не происходит. Даже в том случае, если единичные экземпляры доживают до виргинильного состояния и начинают размножаться вегетативно, сколь-нибудь заметной роли в возрастном спектре ценопопуляций сныти они играть не могут.

Таблица 17

Некоторые показатели ценопопуляций сныти в возрастном ряду древостоев

	1	2	3	4	5	6	7	8
Номер участков ассоциаций								
Возраст насаждения, годы	1	3	5—6	10—12	40	90	180	250
Общая численность парциальных побегов, шт/м ²	122,84±1,81	303,56±1,24	26,14±0,64	18,68±0,18	20,56±0,21	30,88±0,31	52,12±0,27	56,64±0,62
Общая биомасса (воздушно - сухой вес), г/м ²	420,18±3,62	740,16±2,14	68,16±0,42	41,34±0,24	30,18±0,18	50,46±0,44	89,62±0,56	100,36±1,34
Надземная биомасса, г/м ²	180,40±2,14	290,04±1,64	26,07±0,56	16,07±0,16	12,00±0,09	19,28±0,16	35,43±0,48	42,16±0,61
Подземная биомасса, г/м ²	240,08±3,11	450,12±2,34	42,09±0,34	25,27±0,27	18,18±0,18	31,18±0,21	54,19±0,31	58,20±0,82
Число растущих корневищ, шт/м ²	139,48±2,32	310,72±3,14	0,61±0,06	0,87±0,08	1,32±0,04	5,12±0,06	13,36±0,62	18,24±0,62
Суммарная длина растущих корневищ, м/м ²	30,16±0,68	66,44±0,48	0,14±0,01	0,30±0,02	0,48±0,06	1,08±0,02	5,44±0,40	4,24±0,08

После смыкания полога орешника и сопутствующих пород (клена, ясеня) начинается усиленное сокращение численности ценопопуляций сныти, цветение полностью прекращается, все взрослые побеги относятся к временно нецветущим. Фракция подроста в 5—6-летних насаждениях становится минимальной, а в 10—12-летних насаждениях полностью исчезает (рис. 20, з). Ценопопуляции неполноценные с максимумом на g_3' или ss' , резко сокращается численность ценопопуляций. Наиболее сильное сокращение численности ценопопуляций сныти происходит в 10—12- и 30—40-летних насаждениях (табл. 17). Сныть из разряда доминантов или содоминантов переходит в разряд сопутствующих видов с обилием $sol-sp$. В ценопопуляциях господствуют старые генеративные и субсенильные особи, максимум приходится на $g_3'-ss'$. Популяции такого типа могут быть охарактеризованы как стареющие или переходные к регрессивным.

Резкое падение освещенности (табл. 14) при смыкании полога сначала орешника, а затем и древесных пород приводит к сокращению общей численности ценопопуляции в 12 и более раз (табл. 16), что сопровождается и заметным старением ценопопуляции. В течение нескольких десятков лет ценопопуляция существует в состоянии, близком к регрессивному. Затем, по мере увеличения освещенности, численность ценопопуляции начинает медленно расти. Наблюдения показывают, что увеличение численности происходит за счет пробуждения у старых парциальных побегов спящих пазушных почек и образования сначала растущих корневищ, а затем новых парциальных побегов на участках, характеризующихся несколько большей по сравнению с соседними освещенностью. Появление молодых парциальных побегов приводит к омоложению отдельных локусов в ценопопуляции. Омоложение возрастного состава локусов ценопопуляции в наиболее освещенных участках ценоза и определяет пятнистое распределение ценопопуляций сныти в 30—40-летних насаждениях. По мере дальнейшего увеличения освещенности соседние пятна сныти смыкаются и в 90—100-летнем насаждении образуется более или менее сплошной осоково-снытевый покров.

В насаждениях 90—100-летнего возраста по сравнению с 30—40-летними насаждениями численность ценопопуляций сныти увеличивается в 1,5 раза, сныть начинает играть заметную роль в травяном покрове, переходя в разряд содоминантов. Максимум в ценопопуляции приходится на группы $g_3'-g_2'$ (рис. 20, e).

Наблюдавшиеся изменения связаны со значительным увеличением освещенности (почти в 2 раза) при переходе от 40-летних к 90—100-летним насаждениям. В 150-летних насаждениях сныть становится доминантом в травяном покрове и ее ценопопуляции по особенностям возрастной структуры и числен-

ности практически не отличаются от таковых в 250-летних насаждениях. В этих ценозах наблюдается цветение сныти, что связано с появлением «окон» в древостое; начинает проявляться сезонная динамика ценопопуляций.

Таким образом, циклические изменения ценопопуляции сныти охватывают период 150—200 лет. Этот период практически совпадает с циклом развития древесных пород, в настоящих условиях всецело регулируемым деятельностью человека.

Исследование особенностей экотопа в рассматриваемом ряду древостоев показывает, что наиболее резко в нем меняется освещенность (табл. 14).

Основные показатели ценопопуляции сныти: численность, биомасса, возрастность и способность взрослых особей к цветению — изменяются согласованно с изменениями освещенности (табл. 17).

Многолетняя цикличность ценопопуляций сныти наиболее резко проявляется в ряду разновозрастных насаждений, в значительной степени возникших искусственно. Следует предположить, что в отдельных частях разновозрастных девственных насаждений широколиственных пород можно было бы наблюдать процессы, аналогичные тем, которые происходят на разных этапах развития разновозрастных насаждений.

Таким образом, рассматривая возрастной ряд древостоев как временной ряд, мы попытались выяснить особенности динамики ценопопуляций сныти во временном ряду протяженностью около 200 лет.

Основными и наиболее существенными особенностями ценопопуляций сныти в этом ряду являются исключительно вегетативное самоподдержание, способность к резкому омоложению при усилении освещенности и длительному существованию в состоянии, близком к регрессивному.

Таким образом, у сныти наблюдаются сезонные, погодичные и многолетние (вековые) циклические (обратимые) изменения общей численности и возрастного состава ценопопуляций. Сныть представляет собой вид, у которого содержание динамических процессов в ценопопуляции на протяжении интервалов времени столь разного порядка практически не меняется. Все динамические процессы проявляются на уровне парциально-го побега (фитоценоотические единицы, см. Ценопопуляции растений, 1976) и представляют собой осцилляции или флуктуации.

Динамические процессы такого же типа следует ожидать у видов, близких к сныти по биологическим свойствам: на первое место здесь, видимо, следует поставить полицентричность взрослых особей и почти исключительно вегетативное самоподдержание ценопопуляций неглубоко омоложенными особями.

Виды типа сныти характеризуются наибольшей стабильностью возрастных спектров ценопопуляций. Следует отметить, что эта группа не является единственной среди видов, самоподдержание ценопопуляций которых происходит вегетативным путем. Лабильность ценопопуляций таких видов существенно изменяется в связи с изменением глубины омоложения вегетативного потомства и фитоценотической роли вида.

Одной из основных черт структурной организации ценопопуляций растений является неоднородность их в пространстве, которая выражается в неравномерном (групповом) размещении особей вида по площади фитоценоза. Фитогенные поля особей, составляющих ценопопуляцию, в совокупности образуют фитогенное поле данной ценопопуляции. Элементами неоднородности фитогенного поля ценопопуляции можно считать ценопопуляционные локусы, которые характеризуются протяженностью (или площадью), степенью дискретности, возрастным спектром и плотностью. Ценопопуляционным локусам свойственно изменение во времени, связанное с процессами онтогенетического развития особей, с их возобновлением и элиминацией. Развитие локусов во времени носит периодический, волнообразный характер, и положение каждого локуса в ряду развития может быть оценено с помощью индекса возрастности. Разные локусы развиваются несинхронно, создавая постоянно меняющуюся картину из пятен разной плотности, протяженности, возрастной структуры и местоположения. Пространственные варианты ценопопуляционных локусов можно рассматривать как отражение разных этапов их развития во времени.

Динамика ценопопуляций во времени и пространстве связана с изменением таких показателей, как численность, возрастной состав, жизненное состояние особей и др. Можно различать эндо- и экзогенные факторы динамики, которые действуют в совокупности. Ценопопуляции, входящие в состав устойчивых фитоценозов, испытывают обратимые динамические процессы изменения структуры (осцилляции и флуктуации), которые могут охватывать различные по длительности периоды времени. Длительные (вековые) обратимые изменения ценопопуляций включают целые серии более кратковременных обратимых процессов.

В зависимости от способа самоподдержания и степени омоложения потомства (семенного или вегетативного) динамические процессы в ценопопуляциях (и локусах) осуществляются преимущественно на уровне либо особей, либо их частей, выступающих как самостоятельные фитоценотические единицы (элементарные источники фитогенных полей), либо — на том и другом уровне одновременно. У видов, возобновляющихся глубоко омоложенными диаспорами, обратимые изменения ценопопуляций или их локусов связаны с колебаниями числен-

ности особей разных возрастных состояний в результате их отмирания, возникновения и онтогенетического развития. У видов, возобновляющихся неглубоко омоложенными диаспорами, изменения могут быть вызваны появлением, развитием и отмиранием парциальных образований (побегов или кустов).

Возрастные спектры и численность ценопопуляций большинства видов в дефинитивном состоянии характеризуются относительной устойчивостью, которая определяет в конечном итоге устойчивость фитоценозов; но любая ценопопуляция не остается неизменной как во времени, так и в пространстве, при этом ценопопуляции разных видов различаются по степени динамичности признаков. Жизнь ценопопуляций выражается в диалектическом сочетании относительной стабильности и динамичности свойств и признаков.