

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
МОСКОВСКОЕ ОБЩЕСТВО ИСПЫТАТЕЛЕЙ ПРИРОДЫ

Л. Б. ЗАУГОЛЬНОВА, Л. А. ЖУКОВА,
А. С. КОМАРОВ, О. В. СМИРНОВА

ЦЕНОПОПУЛЯЦИИ РАСТЕНИЙ

(очерки популяционной биологии)

Ответственные редакторы
доктор биологических наук Т. И. СЕРЕБРЯКОВА,
доктор биологических наук Т. Г. СОКОЛОВА



МОСКВА «НАУКА» 1988

Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии) / Л. Б. Заугольнова, Л. А. Жукова, А. С. Комаров и др. — М.: Наука, 1988. — 184 с. — ISBN 5-02-004649-3.

В книге анализируются основные популяционные понятия по отношению к растениям и дается обзор современных представлений о структуре и динамике ценопопуляций растений; рассмотрены основные концепции популяционной биологии растений с использованием богатого фактического материала. Приведен обзор типов популяционных моделей.

Для экологов, геоботаников, преподавателей и студентов высших учебных заведений.

Табл. 14. Ил. 40. Библиогр.: 558 назв.

Рецензенты:

А. М. Былова, Н. В. Трулевич

Научное издание

ЦЕНОПОПУЛЯЦИИ РАСТЕНИЙ
(очерки популяционной биологии)

*Утверждено к печати Московским обществом испытателей природы
Академии наук СССР*

Редактор издательства *Р.Л. Цыбульская*. Художественный редактор *И.Д. Богачев*
Технический редактор *Н.М. Бурова*. Корректор *З.Д. Алексеева*

ИБ № 37479

Подписано к печати 05.04.88. Т — 00071. Формат 60 × 90 1/16. Бумага офсетная № 1
Гарнитура Литературная (фотонабор). Печать офсетная. Усл. печ. л. 11,5
Усл.кр.-отт. 11,6. Уч.-изд. л. 14,5. Тираж 1550 экз. Тип. зак. 1122. Цена 3 руб.

Ордена Трудового Красного Знамени издательство "Наука"
117864 ГСП-7, Москва В-485, Профсоюзная ул., д. 90

2-я типография издательства "Наука"
121099, Москва Г-99, Шубинский пер., 6



Рис. 4.12 Обобщающая схема регулирования плотности популяций (по: Либберт, 1982, с некоторыми изменениями)

быстро происходит выравнивание плотности — в популяциях с низкой плотностью она становится меньше, а в популяции с высокой — снижается; если первоначально плотности различались в 8 раз, то в конце наблюдений они отличались лишь в 2 раза.

Совокупность взаимодействия факторов, зависимых и независимых от плотности, обеспечивает регуляцию популяционных параметров. Основные связи, определяющие плотность популяции, показаны на обобщающей схеме (рис. 4.12).

Как было показано выше, в конкретных ценопопуляциях видов ведущими в регуляции могут оказаться разные совокупности факторов, что определяет разнообразие форм регуляции и трудности ее типологии. Несмотря на то обстоятельство, что процессам регуляции посвящено большое число работ, многие аспекты этого раздела популяционной биологии остаются еще неясными; особое внимание должно быть обращено на соотношение популяционных взаимодействий и внутриорганизменных корреляций у растений разных жизненных форм и с разным типом самоподдержания в природных сообществах и агроценозах.

5. ДИНАМИКА ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ

Исследование динамики популяции дает возможность охарактеризовать развитие ее как системы и предсказать ее поведение в изменчивой среде. В настоящее время, помимо многочисленных частных работ по вопросам динамики популяций растений, появились несколько монографий, где рассмотрены основные проблемы и намечены подходы к их решению (Whittaker, 1975; Куркин, 1976; Ценопопуляции растений, 1976, 1977; Harper, 1977; Уиттекер, 1980; Динамика ценопопуляций, 1985; The population structure of vegetation, 1985).

Как общие, так и частные работы по динамике популяций растений проводятся по двум основным направлениям. Первое использует классические методы геоботаники и изучает временную изменчивость интегральных показателей роли вида в сообществе (покрытие, фитомасса, семенная продуктивность) в сопоставлении с динамикой экзогенных факторов: климатических, зоогенных, антропогенных (Куркин, 1976). Второе исходит из эколого-демографических представлений, где популяция рассматривается как система с разнообразно дифференцированными элементами (особями или иными счетными единицами разного абсолютного и биологического возраста, жизненности, темпов развития). На основе представления о гетерогенности ценопопуляций анализируются изменения во времени ряда популяционных показателей: плотности, рождаемости, смертности, возрастности и ряде других, характеризующих поведение популяции в целом или ее подсистем (возрастных групп, групп размерных, групп по темпам развития и прочих). Поэтому второе направление дает возможность более глубоко вскрыть механизмы динамики.

В настоящее время для характеристики динамики используются разнообразные показатели, относящиеся как к надорганизменному (популяционному), так и к организменному уровню.

Общие представления о степени варьирования плотности или численности ценопопуляций дают обычные статистические показатели: дисперсия, квадратичное отклонение, коэффициент вариации. Однако они не выявляют скрытой динамики при относительно постоянной плотности. Для этих целей служит как показатель лабильности баланса (Заугольнова, 1977), так и показатель стабильности ценопопуляции (Жукова, 1987)

$$S = \frac{A - C}{A} \times 100\%,$$

где A — общее число особей за время t ; C — число вновь появившихся особей. В этом случае чем выше показатель, тем меньше новых растений в ценопопуляции и больше ее стабильность. Эти показатели оценивают динамику, определяемую кругооборотом поколений.

Изменчивость возрастного спектра ценопопуляций оценивается несколькими показателями. Первый из них — коэффициент варьирования индекса возрастности $S_{\Delta}\%$. Индекс возрастности предложен А. А. Урановым (1975) для интегральной оценки возрастного состава популяции

$$\Delta = \frac{k_i \Delta_i}{N},$$

где k_i — плотность i -той возрастной группы; Δ_i — «вес» возрастности i -той группы; N — плотность ценопопуляции.

На основе этого коэффициента предложено рассчитывать скорость развития ценопопуляций

$$V_{\Delta} = \frac{\Delta_2 - \Delta_1}{t_2 - t_1},$$

где Δ_1 — исходная; Δ_2 — конечная возрастность; $t_2 - t_1$ — промежуток времени (Жукова и др., 1985). В дальнейшем оказалось целесообразным рассчитывать также и специфическую скорость развития ценопопуляции для каждого года и за весь период наблюдений

$$r_{\Delta} = \frac{\Delta_n - \Delta_1}{\Delta_1(t_n - t_1)}.$$

Этот показатель может быть выражен положительной величиной, что свидетельствует о старении ценопопуляции; или отрицательной, если происходит ее омоложение. Относительная размерность: V_{Δ} и r_{Δ} показателей (в %) демонстрирует масштабы изменчивости возрастной структуры в тот или иной период у разных видов.

Кроме того, для оценки динамики возрастного спектра был предложен показатель I_d — интенсивности онтогенетического развития (Заугольнова, 1985а). Он определялся на основе матрицы переходов всех растений данного вида на постоянных площадках в другое возрастное состояние: I_d равняется доле (в % от общего числа живых) таких особей, у которых изменяется возрастное состояние.

Для характеристики динамики самоподдержания было предложено два показателя:

I_1 , % индекс восстановления

$$I_1 = \frac{\sum j \rightarrow v}{\sum g_1 \rightarrow g_3} \times 100\%;$$

I_2 , % индекс замещения

$$I_2 = \frac{\sum j \rightarrow v}{\sum g_2 \rightarrow s} \times 100\% \text{ (Жукова, 1987).}$$

В последние годы к перечисленным выше популяционным параметрам прибавилось определение объемной фитомассы, занимаемой ценопопуляцией, суммарной листовой поверхности и листового индекса ценопопуляции, протяженности корневых систем (Смирнова, 1983), суммарной площади, занятой дерновинами или подушками, прежде всего, для доминирующих видов (Ермакова, Жукова, 1985).

Использование этих показателей для разных видов растений различных биоморф дало возможность подойти к характеристике наиболее общих закономерностей динамики ценопопуляций как элементов фитоценозов. Определение всех этих показателей возможно при заложении как временных, так и постоянных площадок. Существуют два основных подхода к сбору материала по динамике ценопопуляций: 1) однократные описания площадок в пространственных рядах, которые иногда можно интерпретировать как временные; 2) многолетние наблюдения на постоянных площадках (Работнов, 1950а; White, 1985); иногда с дополнительной маркировкой модельных растений (Жукова и др., 1981; Ермакова, Жукова, 1985) или их картированием (Заугольнова, 1985а). Первый

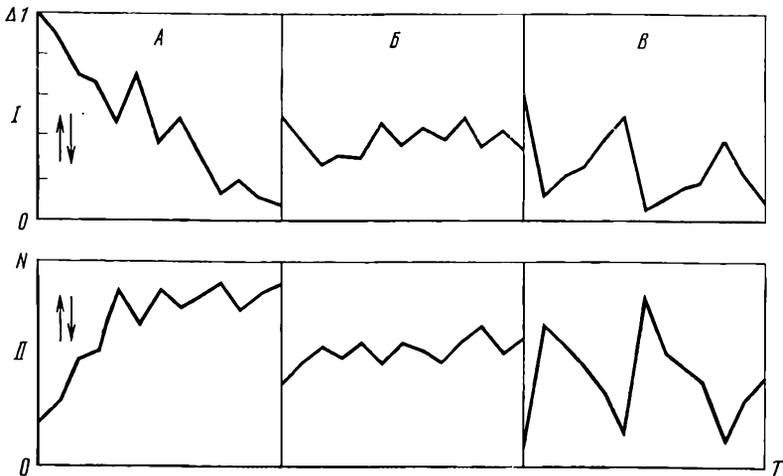


Рис. 5.1. Типы динамических процессов на популяционном уровне

A — сукцессивный, *Б* — флуктуационный, *В* — волнообразно-сукцессивный, *I* — возрастность (Δ); *II* — плотность (N)

подход требует тщательного обоснования правомерности выбранных рядов и хотя бы дву- или трехкратной повторности наблюдений, подтверждающей в грубом приближении предполагаемый характер динамических процессов и темпы развития популяции. Второй подход более надежен, хотя достаточно трудоемок и мало пригоден для длительно живущих растений.

Исследователи, изучавшие динамику популяций в различных аспектах, различают на популяционном уровне два основных типа динамики: сукцессивный и флуктуационный.

Сукцессивный тип динамики характеризуется однонаправленными, необратимыми в данной экологической ситуации изменениями состава и строения ценопопуляций, приводящими либо к завершению развития и прекращению существования ценопопуляции на данной территории, либо к ее восстановлению. Ценопопуляции с таким типом динамики (рис. 5.1, *A*) стали описывать как сукцессивные (Уранов, Смирнова, 1969).

Флуктуационный тип динамики представляет разнонаправленные, обратимые изменения состава и строения ценопопуляций, при которых периоды омоложения и старения могут сменять друг друга без строгой последовательности. Ценопопуляции, достигшие равновесия с экотопом и характеризующиеся таким типом динамики (см. рис. 5.1, *Б*), были названы дефинитивными (Уранов, Смирнова, 1969). Помимо этого возможно выделение еще одного типа — волнообразно-флуктуационного или волнообразно-сукцессивного, сочетающего признаки сукцессий и флуктуаций (Максимов, Ермаков, 1985; Жукова, 1987) (см. рис. 5.1, *В*).

Дальнейшая детализация динамически привела к описанию разных вариантов этих основных типов. Так, Уиттекер (1980) выделяет три формы флуктуационной динамики популяций: 1) начальное превыше-

ние численности с последующими снижениями и увеличениями, сопровождающимися угасанием флуктуаций; 2) начальное превышение численности с последующими регулярными колебаниями постоянной амплитуды; 3) превышение численности с последующими резкими колебаниями.

Т. А. Работнов (1984б) выделяет различные типы флуктуаций по степени выраженности: скрытые, осцилляционные, осцилляционно-циклические, депрессионно-демутационные.

В монографии «Динамика ценопопуляций» (1985) была предложена ординация основных форм динамических процессов для популяционного уровня: 1) по направлению процессов: однонаправленные изменения признаков ценопопуляций — сукцессии, обратимые, разнонаправленные изменения — флуктуации; 2) по длительности: кратковременные сукцессии или флуктуации, длительные сукцессии или флуктуации; 3) по интенсивности и размаху: катастрофические сукцессии, постепенные сукцессии, крупномасштабные флуктуации, мелкомасштабные флуктуации; 4) по причинам: А. экзогенные сукцессии и флуктуации: экотопогенные, фитогенные, зоогенные, антропогенные; Б. эндогенные сукцессии и флуктуации.

Сукцессии. Впервые развитие сукцессивных популяций было описано Т. А. Работновым (1950а). Он выделил три типа ценопопуляций: инвазионный, нормальный и регрессивный, соответствующие их зарождению, полному расцвету и угасанию (рис. 5.2). Инвазионные ценопопуляции еще не способны к самоподдержанию и, следовательно, зависят от заноса зачатков извне, состоят из растений прегенеративного периода (см. рис. 5.2, 1). Л. П. Рысин и Т. Н. Казанцева (1975) предложили классификацию инвазионных ценопопуляций в зависимости от их возрастных спектров: I_1 — ценопопуляция состоит из семян или покоящихся вегетативных диаспор; I_2 — ценопопуляция включает диаспоры и проростки; I_3 — ценопопуляция состоит из диаспор, проростков, ювенильных и иматурных растений, а группа виргинильных включается только в двух случаях: если самоподдержание ценопопуляции осуществляется только семенным путем и если вегетативные диаспоры формируются и отделяются только в генеративном и постгенеративном периодах.

Нормальные ценопопуляции не зависят от заноса зачатков извне, т. е. способны к самоподдержанию семенным или вегетативным путем, или тем и другим вместе. Нормальная ценопопуляция, включающая все возрастные группы, называется полноценной или полносоставной (Уранов, 1975). Если в ней отсутствуют особи каких-либо состояний, то ее следует считать нормальной неполночленной. Неполночленность ценопопуляций может быть следствием как экзогенных, так и эндогенных факторов.

Первые классификации ценопопуляций описывали нормальные ценопопуляции без учета возможных тенденций развития. В дальнейшем среди них были описаны три категории: молодые (N_1), зрелые (N_2), старые (N_4) (Жукова, 1967а, б, 1968), впоследствии дополненные еще одной категорией — стареющие (N_3) (Уранов, Смирнова, 1969). Эти категории выделяются по господству g_1 , g_2 , g_3 или ss -групп. Таким образом, каждая из этих категорий отражает определенный этап развития нормальных ценопопуляций, участвующих в сложении фитоценозов на раз-

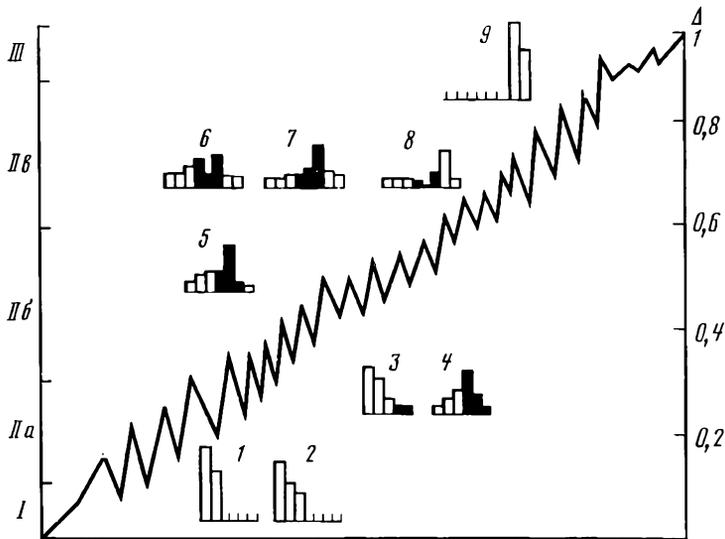


Рис. 5.2. Изменение возрастного уровня ценопопуляций

Правая вертикальная шкала — оценка возрастности и ценопопуляции (по: Уранов, 1975); левая шкала — типы ценопопуляций и возрастные спектры: *I* — инвазионная (*1–2*), *II* — нормальная: *a* — молодая (*3–4*), *б* — зрелая (*5*), *в* — стареющая и старая (*6–8*), *III* — регрессивная (*9*) черными столбиками показаны генеративные растения; по горизонтали — время жизни ценопопуляции

ных этапах сукцессий, притом разные виды достигают дефинитивного состояния на разных этапах развития (см. рис. 5.1, *II*).

Регрессивные ценопопуляции зависят от заноса разного типа диаспор извне, так как потеряли способность к самоподдержанию. Их классификация разрабатывалась многими авторами (Работнов, 1950а; Рысин, Рысина, 1966; Рысин, Казанцева, 1975).

Один из вариантов классификации был предложен в монографии «Ценопопуляции растений» (1976): R_1 — регрессивная ценопопуляция, включающая субсенильные и сенильные группы, а также цветущие, но не плодоносящие особи; R_2 — регрессивная ценопопуляция, состоящая только из особей постгенеративного периода; R_3 — регрессивная ценопопуляция, включающая только сенильные растения.

В настоящее время эта классификация остается справедливой для видов, размножающихся исключительно семенным путем и для видов, у которых вегетативное размножения происходит в течение генеративного и прегенеративного периодов. В то же время для видов, способных к старческой партикуляции, регрессивными правильнее считать только вариант R_3 .

Однонаправленное развитие сукцессивных ценопопуляций от инвазионного до регрессивного типа было предложено рассматривать как «осуществление большой волны развития ценопопуляции» (Уранов, 1967) или «большого жизненного цикла ценопопуляций» (Работнов, 1969). «Ныне наблюдаемая ценопопуляция есть момент осуществления популя-

ционного потока» (Уранов, Смирнова, 1969, с. 124), «более или менее длительный этап сложной судьбы вида в данном месте» (Уранов, 1975, с. 20).

«Малая волна» или «волна возобновления» представляет развитие одного поколения (когорты) зачатков (Harper, 1977; Silvertown, 1982), возникших в результате однократной инспермации от момента из внедрения до полной гибели. Эти малые волны постоянно повторяются в ценопопуляции в связи с периодическим поступлением зачатков (Жукова, и др., 1976). Многовершинные и неполночленные спектры сукцессивных и дефинитивных ценопопуляций демонстрируют различное сочетание больших и малых волн. Периодическое повторение волн возобновления отражает квазициклический, волновой характер развития ценопопуляций (Уранов, 1975, 1977). Если осуществление большой волны представляет собой сукцессию, то существование малых волн определяет наличие флуктуаций. Как правило, сукцессии сочетаются с флуктуациями (см. рис. 5.2).

Непосредственных наблюдений за ходом сукцессионных изменений ценопопуляций пока еще очень мало. На лугах они описаны для ценопопуляций луговика дернистого на скотопрогонных участках, для мятлика однолетнего — на залежи (Жукова, 1987; рис. 5.3, III), для тмина обыкновенного — на свободных подстожных пятнах (Ермакова, Сугоркина, 1985). Длительность жизни таких сукцессивных ценопопуляций невелика и соответственно составляет для мятлика однолетнего — 3—5 месяцев, для тмина обыкновенного — 2 года, для луговика дернистого — 3—5 лет. Сопоставление судьбы этих ценопопуляций показало, что первые две погибают, пройдя большую волну развития от инвазионного до нормального или регрессивного (R_1) состояния, а у луговика дернистого на прогонах ценопопуляция отмирает в инвазионном состоянии. Поэтому в этих случаях неодинаков не только характер изменений коэффициента возрастности, но и специфической скорости развития, плотности и специфической скорости роста. У малолетников, тмина обыкновенного и мятлика однолетнего при завершении большой волны размах показателей значительно больше. Все приведенные выше примеры демонстрируют поведение ценопопуляций при быстро протекающих экзогенных сукцессиях (Василевич, 1983) или нарушениях (Миркин, 1985).

Динамика ценопопуляций во временном ряду на разных этапах длительной сукцессии детально до сих пор не исследовалась. Есть краткое описание многолетних наблюдений сукцессионного ряда, в котором участки выпасаемых типчаковых степей последовательно сменяются при введении заповедного режима разнотравно-ковыльно-типчаковым степями, и далее через 3—4 стадии участками ди- или монодоминантных пырейнокостровых ассоциаций. В этом ряду ценопопуляция ковыля Лессинга проходит большую волну развития — от инвазионного этапа к нормальному (на дерновинно-злаковых стадиях сукцессии) и далее — к регрессивному. Ценопопуляция типчака превращается из нормальной в регрессивную, а ценопопуляции корневищных злаков — мятлика узколистного и пырея ползучего — претерпевают обратные превращения: из регрессивных в нормальные (Осычнюк, Панова, 1977).

Сукцессионный тип динамики на уровне всей ценопопуляции характерен для ценопопуляций трав в ряде луговых сообществ, испытывающих интенсивное антропогенное воздействие. Длительность сукцессий зависит от продолжительности онтогенеза, степени устойчивости особей и направленности антропогенных факторов.

Резкие антропогенные воздействия (высокие дозы удобрений, многократные отчуждения или стравливания) и в естественных пойменных фитоценозах приводят к более быстрому однонаправленному старению ценопопуляций.

К сукцессивным ценопопуляциям можно отнести посевы многолетних трав, также проходящие последовательные этапы большой волны то в более сжатые сроки — в 2—3 года — райграс французский (Дайнеко, Матвеев, 1985), то в более растянутые — в 5—7 лет — овсяница луговая (Ермакова, Жукова, 1985).

Несколько чаще сукцессии (большая волна развития) ценопопуляций изучались в пространственно-временных рядах. Впервые подобные описания появились в лесоведческой литературе при анализе разновозрастных насаждений (Морозов, 1931). Гораздо позднее с позиций популяционной экологии большая волна ценопопуляций была изучена в рядах пастбищных дигрессий в степях и полупустынях для некоторых видов ковылей, типчака, полыни тянь-шанской (Воронцова, 1967; Кожевникова, Трулевич, 1971), на лугах для щучки (Жукова, 1967б, 1980), на вырубках для лерхенфельдии извилистой (Жукова, 1979).

Однако лишь в очень редких случаях это удавалось подтвердить исследованиями в настоящем временном ряду. Такие материалы по 7—22-летним наблюдениям за щучкой показали, что только на отдельных этапах развития тенденции изменений возрастной структуры временного и пространственно-временного ряда совпадают. Поэтому использование гипотезы эргодичности (т. е. совпадения временных и пространственных рядов) в популяционной экологии требует большой осторожности и дальнейшего изучения.

Если описание большой волны развития ценопопуляций достаточно трудоемко, а для длительно живущих растений просто неосуществимо, то отдельные ее этапы доступны для изучения и рассматривались многими исследователями у видов разных жизненных форм в разнообразных экологических и ценологических условиях (Кожевникова, Трулевич, 1971; Воронцова, 1967; Воронцова, Жукова, 1976; Жукова, 1979, 1980; Ермакова, Сугоркина, 1985).

Анализ литературы показывает, что нет какой-либо строгой приуроченности определенных этапов развития ценопопуляции ни к географическим, климатическим или почвенным условиям, ни к типам ценозов, ни к характеру их использования. В то же время почти во всех исследованных рядах популяций отмечается усиление или смена режима использования, а иногда сильное экстремальное воздействие (пожары, засуха и др.). Ответом ценопопуляций на подобные экзогенные влияния чаще всего является однонаправленное развитие (от инвазионных к нормальному молодому, от молодых к зрелым и так далее), приводящее к постепенному старению ценопопуляций.

Флуктуации. Флуктуации характерны для любой ценопопуляции вне

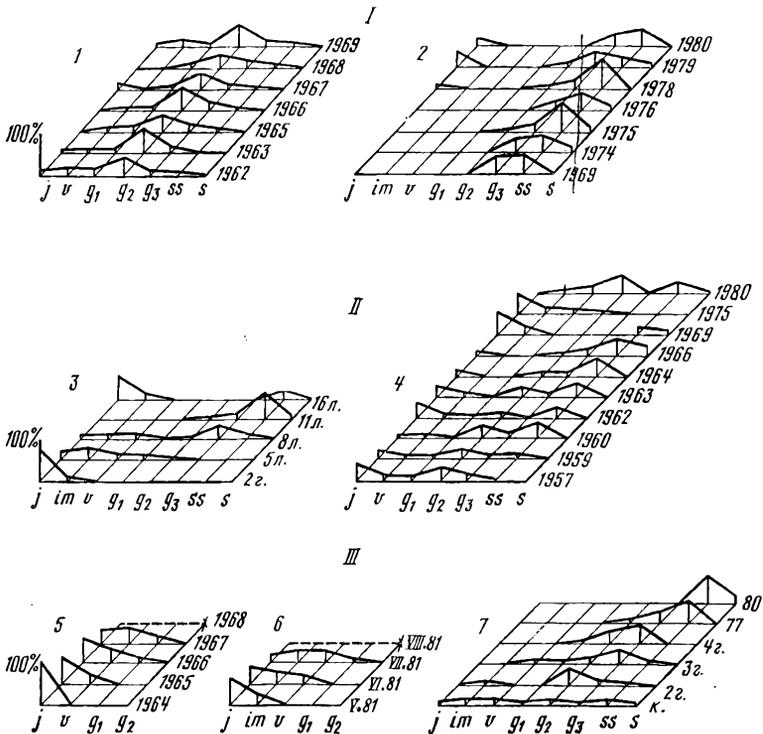


Рис. 5.3. Типы динамических процессов в ценопопуляциях растений

I — флуктуационный: 1 — луговик дернистый (участок 8—15-летнего пастбища, пойма Оки, 1962—1969 гг.), (Жукова, 1980), 2 — овсяница луговая — многократное интенсивное использование (Ермакова, Сугоркина, пойма Угры, 1969—1980—1985 гг.); II — волнообразно-флуктуационный: 3 — луговик извилистый (2—20-летние вырубki Архангельской области), 4 — луговик дернистый (сенокосный участок, пойма Оки, наблюдения Л. А. Жуковой, 1957—1980 гг.) III — сукцессионный: 5 — луговик дернистый (прогоны на пастбищах, пойма Оки, 1964—1968 гг.); 6 — мятлик однолетний (интенсивно выбиваемая залежь, Павловская слобода Московской области, наблюдения Л. А. Жуковой; IV—VIII. 81 г.); 7 — ежа сборная (участок многократного отчуждения с применением высоких доз удобрений, пойма Солотчи, 1976—1980 гг.), К — контроль, 2, 3, 4 — годы воздействия, 77, 80 — последнее действие 1977, 1980 гг. ---х — гибель ценопопуляции (Ермакова, Жукова, 1985)

зависимости от ее состояния, этапа развития и принадлежности к тому или иному фитоценозу. Мелкомасштабные флуктуации (или осцилляции по: Куркин, 1976; Смирнова, 1977) представляют собой такие изменения, при которых сохраняются: тип возрастного спектра, уровень плотности (в пределах порядка величины), но в то же время могут изменяться: жизненное состояние элементов и ценопопуляции, а следовательно — размерный (виталитетный) спектр и фитомасса; интенсивность процессов самоподдержания и, прежде всего, запас диаспор и показатели приживаемости подроста. Такой тип динамики был зарегистрирован у доминантов степных сообществ в Наурзумском заповеднике — *Stipa pennata* и *Festuca beckeri*. С 1970 по 1976 гг. у старых и стареющих ценопо-

пуляций этих видов сохранялся стабильным возрастной спектр, отмечены невысокие коэффициенты вариации возрастности и плотности, в то время как число созревших жизнеспособных зерновок и число проростков колебалось в 2—12 раз (Заугольнова, 1977).

Аналогичные результаты были получены при наблюдении за динамикой ценопопуляций ковыля перистого на косимых участках луговых степей ЦЧЗ (Голубева, 1964), тонконога сизого и гребенчатого на некосимых участках Наурзумского заповедника (Воронцова, Жукова, 1976). Такие же слабые флуктуации выявлены для ряда луговых растений. На угринских лугах при сенокосном использовании была описана ценопопуляция овсяницы луговой, которая не менялась в течение 13 лет, оставаясь старой нормальной (см. рис. 5.3). Коэффициент вариации возрастности составлял 6,1%, а колебания плотности были несколько больше — ($C_v = 32,0\%$) (Ермакова, Сугоркина, 1985). На окских лугах у луговика дернистого на 8—15-летнем пастбище за 7 лет наблюдений не изменялся тип возрастного спектра, и ценопопуляция оставалась зрелой нормальной, однако колебания плотности были более значительными (см. рис. 5.3, 1). Особенно резко изменялась доля подроста и число проростков (Жукова, 1967; Воронцова, Жукова, 1976).

Крупномасштабные флуктуации представляют собой резкие колебания плотности, жизненного состояния, урожайности (или фитомассы) и ведут к изменению типа возрастного спектра; они приводят то к некоторому старению, то к омоложению ценопопуляций, однако эти колебания всегда разнонаправлены и обратимы. Так, на угринских лугах при интенсивном использовании (двукратный покос и удобрения) за 15 лет абсолютный максимум возрастного спектра овсяницы луговой 5 раз смещался с группы старых генеративных растений на группу сенильных и обратно; коэффициенты вариации плотности достигали 43,3% (Ермакова, Сугоркина, 1985), а коэффициента возрастности — 10—15%.

В популяционной литературе в настоящее время уже накоплены многочисленные примеры флуктуаций такого типа: в синузиях дубравного широколиственного леса у сныти обыкновенной, осоки волосистой и пролесника многолетнего (Смирнова, 1977), в степях и полупустынях Центрального Казахстана у ряда видов плотнoderновинных злаков на протяжении ряда лет наблюдений: *Stipa lessingiana*, *Stipa sareptana*, *Festuca valesiaca* (Борисова, Попова, 1972); в луговых степях ЦЧЗ на некосимых участках у *Stipa pennata* (Голубева, 1964), у некоторых представителей лугового разнотравья — герани луговой и болотной (Ермакова, Сугоркина, 1985).

Длительность крупномасштабных флуктуаций может быть очень велика. Так, для сныти обыкновенной в демулационных рядах древостоев она составляет около 100 лет (Смирнова, 1977), для пихты сибирской — 150 лет (Турков и др., 1975). Некоторые авторы крупномасштабные флуктуации очень большой длительности рассматривают как особый тип динамики: циклические сукцессии (Максимов, Ермаков, 1985). Крупно- и мелкомасштабные флуктуации объединяет разнонаправленность, обратимость динамических процессов: слабые сдвиги возрастности, сохраняющие для ценопопуляции возможность вернуться в прежнее состояние через небольшой интервал времени — от нескольких мес. до 3—5 лет.

Циклические сукцессии. Среди изученных ситуаций обращают на себя внимание случаи реверсий, когда регрессивные ценопопуляции переходят в инвазионные или сочетаются с ними; достаточно часты случаи разорванных спектров (см. рис. 5.3, *II*). Это свидетельствует о возможности повторения большой волны, обратимости развития ценопопуляций. Таким образом, кроме разнонаправленных обратимых флуктуаций и необратимых однонаправленных сукцессивных процессов существует однонаправленный и обратимый процесс развития, не заканчивающийся гибелью ценопопуляции, а приводящий к закономерному повторению больших волн или циклов (см. рис. 5.1; *B* и рис. 5.3, *II*). Этот тип динамики можно назвать циклической сукцессией (волнообразно-сукцессивный или волнообразно-флуктуационный тип).

Сейчас описано достаточно много ценопопуляций видов разных жизненных форм и цено типов, у которых наблюдается регулярное повторение волн развития. Это многие виды лугового разнотравья — подорожник большой и ланцетовидный, лютик ползучий (Жукова, 1987), одуванчик лекарственный, мытник Кауфмана, борщевик сибирский, кровохлебка лекарственная (Ермакова, Сугоркина, 1985); луговых злаков — полевица тонкая, овсяница луговая, ежа сборная, щучка (Курченко, 1974, 1982; Ермакова, 1976; Жукова, 1980, 1987). Волнообразно-сукцессивный тип динамики характерен для ценопопуляций, у которых существуют длительные перерывы в инспермации и приживаемости подроста, при этом перерыв в популяции равен или больше жизни одного поколения взрослой фракции.

Особенно ярко проявляется этот тип динамики при анализе развития популяционный локусов. Последовательные этапы развития локусов от инвазии до регрессии описаны на субальпийских лугах Кавказа в ценопопуляции подснежника Воронова (Шорина, 1970), в степных фитоценозах — в ценопопуляциях бурачка ленского (Заугольнова, 1977), в луговых фитоценозах — в ценопопуляциях люцерны серповидной (Снаговская, 1965; Григорьева, 1975), в лесных фитоценозах — в ценопопуляциях дубравного широколиственного (Смирнова, 1977, 1987; Торопова, 1977; Falinska, 1985). Исследования динамических процессов на уровне популяционных локусов доказали, что относительно стабильное состояние ценопопуляции определяется асинхронностью развития разных локусов во времени и в пространстве. В климаксовых и длительно-производных сообществах такая асинхронность развития локусов часто приводит к тому, что ценопопуляция в целом претерпевает лишь флуктуационные изменения (Заугольнова, 1977; Динамика ценопопуляций, 1985; Rabortnov, 1985).

Динамика может проявляться на уровне особи или отдельных ее частей, причем размах колебаний может быть весьма значительным. Так, на окских лугах (опыты ВНИИГМ) у генеративных особей ежи сборной и овсяницы луговой при воздействии высокими дозами азотно-фосфорно-калийных удобрений ($N_{490}P_{90}K_{240}$) число побегов возросло на 113—394%; однако на 3—4 год использования темпы кущения резко падают и число побегов сокращается, что приводит к уменьшению биологической продуктивности, несмотря на прежние дозы удобрений. Это связано, в первую очередь с быстрой реализацией спящих почек при мно-

гократных отчуждениях, что приводит к быстрому старению особей и ценопопуляций, сокращению ее численности (Жукова, Ермакова и др., 1985). Другой аспект проявления динамических процессов — различные формы временной поливариантности онтогенеза особей, в частности задержка или ускорение перехода в следующие возрастные состояния, уход в состояние вторичного покоя при неблагоприятной ситуации и быстрый возврат к активному росту при улучшении условий (Жукова, Шейпак, 1985). В этом случае темпы временной поливариантности, определяемые экзогенными и эндогенными факторами, также будут определять динамику плотности и возрастности ценопопуляций. Оценка степени динамичности ценопопуляций всех видов в ценозе показала их существенные различия. Наибольшей стабильностью отличались ценопопуляции доминантов (эдификаторов), наименьшей — ассектаторов (Заугольнова, 1977, 1985а; Смирнова, 1985). Более подробно связь между типом поведения (стратегии) вида и динамичностью ценопопуляций рассмотрена в разд. 7.

Стабильные и лабильные ценопопуляции прямо не связаны ни с определенной жизненной формой, ни со способом самоподдержания и поэтому встречаются среди стержнекорневых, корнеотпрысковых, столонообразующих, длинно- и короткокорневищных трав, плотнодерновинных степных и рыхлодерновинных луговых злаков, клубневых и луковичных геофитов (Динамика ценопопуляций, 1985).

Количественная оценка степени variability разных популяционных признаков у степных растений (Заугольнова, 1985а) позволяет предположить, что в ценозе при исследовании большого набора ценопопуляций можно получить непрерывный ряд видов по признакам динамизма. Естественно, что членение этого ряда на группы в настоящее время носит условный характер.

Детальное исследование разных сторон динамики ценопопуляций позволяет наиболее полно объяснить те изменения, которые происходят в ценозе (Куркин, 1976). Основное теоретическое представление об устойчивости сообщества состоит в том, что она обеспечивается благодаря сосуществованию в ценозе ценопопуляций, обладающих разной степенью динамичности. Эта концепция была высказана Р. Уиттекером (1980) в виде сугубо теоретического построения, в дальнейшем нашла отражение в классификации типов популяций по степени варьирования проективного покрытия (Куркин, 1976) и примерно в тот же период самостоятельно сформировалась у авторов монографий (Ценопопуляции растений, 1976; 1977; Динамика ценопопуляций, 1985).

В настоящее время обобщение обширных материалов по степным, лесным и луговым фитоценозам позволяет утверждать, что устойчивость фитоценоза как целого определяется совместным существованием стабильных и лабильных ценопопуляций, сочетанием флуктуационной, сукцессивной и волнообразно-сукцессивной форм динамики ценопопуляционных локусов и их пространственно-временной изменчивостью. Можно считать доказанным, что разновременность появления и асинхронность развития ценопопуляционных локусов — это основная форма существования ценопопуляции как элемента фитоценоза и проявляется у растений разных жизненных форм и в сообществах разного типа.

Асинхронность развития частей ценопопуляции создает возможность более полного использования ограниченных ресурсов среды в результате их разделения между локусами (принцип «дополнительности» по: Раменский, 1952), отражает процессы постоянной перестройки ценопопуляции, одновременно являясь доказательством волнообразного характера пространственно-временной динамики ценопопуляций (Уранов, 1975, 1977).

6. ВЛИЯНИЕ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ФАКТОРОВ НА ПАРАМЕТРЫ ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ

6.1. ТИПЫ И ХАРАКТЕР ВОЗДЕЙСТВИЯ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ФАКТОРОВ

В настоящее время принята широкая трактовка экологических факторов, включающих всю совокупность внешних по отношению к живой системе воздействий (Марков, 1962; Любарский, 1976, Миркин, Розенберг, 1978; Реймерс, 1980). Экологические факторы различаются по своей природе (абиотические, биотические, антропогенные) и по характеру воздействия на живые системы (организмы, популяции, ценозы). Обычно различают прямое действие экологических факторов, которые относят прежде всего к факторам абиотическим, и экологические опосредования (Воронов, 1963). Экологические опосредования можно понимать, как взаимное воздействие абиотических и биотических факторов на живые системы.

По характеру прямых действий абиотических факторов различаются следующие типы (Куркин, 1976): вещественно-энергетический (трофический), летальный (и повреждающий), информационный (сигнальный). Трофический тип прямого действия относится к материально-энергетическим ресурсам среды; он характеризуется пропорциональной связью между интенсивностью воздействия фактора и изменением параметров организма или ценопопуляции. Трофический тип прямого действия отражается прежде всего на изменении мощности организма (числа и размера листьев, побегов, генеративных органов) и ведет к изменению биологической и семенной продуктивности популяции (рис. 6.1). Воздействие трофических факторов на численность и возрастной состав ценопопуляций может носить менее выраженный характер (см. рис. 6.1, А), так как оно опосредовано через изменение интенсивности семенного и вегетативного размножения, темпы развития и отмирания растений. Результаты трофических прямых действий можно наблюдать как в пространственных экологических рядах по градиенту факторов, так и при изменении напряженности фактора во времени. В качестве примеров трофических воздействий на ценопопуляцию можно привести увеличение размеров растений при увеличении водоснабжения и улучшении минерального питания (Воронцова, 1967; Бахматова, 1982; Миркин и др., 1986), увеличение численности при росте увлажнения за счет семенного (Бахматова, 1982) или вегетативного (Бардонова, 1985) размножения, ускорение темпов развития растений в более аридных условиях (Воронцова, 1967). Четкое проявление трофического типа прямого действия наблюда-