

МИНИСТЕРСТВО ПРОСВЕЩЕНИЯ РСФСР
ПЕРМСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ ПЕДАГОГИЧЕСКИЙ
ИНСТИТУТ
ПЕРМСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ БОТАНИЧЕСКОГО ОБЩЕСТВА СССР

Посвящается 50-летию Октября

ВОПРОСЫ БИОЛОГИИ И ЭКОЛОГИИ ДОМИНАНТОВ И ЭДИФИКАТОРОВ РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ

(МАТЕРИАЛЫ I МЕЖВУЗОВСКОЙ КОНФЕРЕНЦИИ
ПО БИОЛОГИИ И ЭКОЛОГИИ ДОМИНАНТОВ
И ЭДИФИКАТОРОВ ЕСТЕСТВЕННЫХ
И ИСКУССТВЕННЫХ ФИТОЦЕНОЗОВ, ПЕРМЬ,
21—26 СЕНТЯБРЯ 1967 г.)

УЧЕНЫЕ ЗАПИСКИ

Том 64

ПЕРМЬ 1968

ВОЗРАСТНОЙ СОСТАВ ПОПУЛЯЦИИ ЛУГОВИКА ДЕРНИСТОГО НА ОКСКИХ ЛУГАХ ПРИ РАЗНЫХ СПОСОБАХ ИХ ИСПОЛЬЗОВАНИЯ

А. А. ЖУКОВА

Луговик дернистый (*Deschampsia caespitosa* PB) — малоценное в кормовом отношении растение — часто является эдификатором в сообществах пойменных, материковых и высокогорных лугов. Он может быть сильным конкурентом для многих полезных видов, особенно при пастьбе, и резко снижает урожайность сенокосов и пастбищ. Несмотря на широкий ареал и вредные свойства луговика дернистого, лишь в последнее время появился ряд работ, посвященных фитоценоотическому изучению этого растения (Логутенко, 1959; Ким, 1961; Персикова, 1959; Ермаченко, 1962; Чижикова, 1962). Однако и в этих работах не затрагивался вопрос об изучении возрастного состава популяций *Deschampsia caespitosa*. Т. А. Работнов (1950), А. А. Уранов (1960) и ряд других ботаников, занимающихся в последнее время специальным изучением популяций различных видов цветковых растений (Трулевич, 1960; Шорина, 1965; Снаговская, 1966; Воронцова, 1967; Смирнова, 1967 г.), считают ценопопуляцию структурным элементом ценоза, а ее возрастной состав — существенным признаком, характеризующим фитоценоотическую роль вида и ее изменчивость в разных экологических условиях.

Поэтому основной задачей нашего исследования было изучение ценопопуляций *Deschampsia caespitosa* в ассоциациях Дединовских пойменных лугов путем анализа возрастного состава его популяций на разных ступенях пастбищной дигрессии и на участках луга, улучшаемых путем фрезерования или внесения гербицидов (в частности, грамаксона).

Для этого в течение 1960, 1962, 1963 и 1966 годов было заложено 2000 полуметровых площадок, на которых производился подсчет особей луговика дернистого по возрастным группам, выделенным ранее (Жукова, 1961). Далее определялось относительное участие каждой возрастной группы и составлялись возрастные спектры популяций (табл. 1).

Работа проводилась на пойменных лугах среднего течения реки Оки (Московская область, с. Дединово) в ассоциациях среднего уровня внутренней поймы и староречья (Шанцер, 1958). Пять участков внутренней поймы были выбраны с максимальным сходством условий экотона: одинаковая длительность половодья и мощность седиментации, сходный характер луговых почв и среднесуточных температур воздуха; наконец, равная интенсивность бессистемного выпаса * (Жукова, 1967 а и б).

* Исключением являются лишь прогоны для скота на 30-летнем пастбище, где интенсивность пастбищной нагрузки очень велика. Поэтому данный участок разбирается отдельно.

Таблица 1

Типы популяций луговика дернистого на Дединовских пойменных лугах

Типы популяций	Инвизи- онная	Нормальные							Рег- рес- сивн.
		возраст- но молодая	средневозрастные			возрастностарые			
Участки поймы	проценты или доли	улучш. пастб. старо- речья	3-лет- нее па- стище	6—8-лет- нее па- стище	10—15- летнее пастб.	30-лет- нее па- стище	участки, улучш. грамак- сопом	многосте- пное старо- речье	
Возрастные группы									
Подрост	98,6	23,1	28,3	29,2	30,0	3,7	18,0	0	
ювенильные	64,5	8,9	18,6	5,8	26,9	2,1	0	0	
Молодые вегетативные	34,1	14,2	9,7	23,4	3,1	1,6	18,0	0	
Генеративные	1,4	68,1	48,6	50,1	60,3	72,4	43,0	80,7	
молодые	1,4	33,6	11,4	13,4	16,9	2,4	5,0	0	
средневозрастные	0	27,8	26,3	29,9	33,1	41,9	38,0	18,0	
старые	0	6,6	10,9	6,7	10,7	25,7	0	60,6	
Вегетативные взрослые	0	8,3	31,3	18,5	7,6	24,1	32,5	16,4	
средневозрастные	0	6,2	12,7	13,5	3,0	7,9	9,0	0	
старые	0	2,2	18,6	5,0	4,6	16,2	23,5	16,4	
Состарившиеся	0	2,6	10,4	7,8	5,2	17,3	23,5	20,2	
старые вегетативные	0	2,2	18,6	5,0	4,6	16,2	23,5	16,4	
сенильные	0	0,4	1,8	2,8	0,6	0,8	0	3,8	

В то же время рассматриваемые участки внутренней поймы резко отличались продолжительностью пастбищного использования: сенокосный участок, 3-летнее, 6—8-летнее, 10—15-летнее и 30-летнее пастбища. Последняя, таким образом, составляет основной монотонно изменяющийся фактор, по которому изученные участки объединяются в экологический ряд. Характер ассоциаций этого ряда резко меняется от одного участка к другому. Различия растительности сенокосного участка и 30-летнего пастбища столь значительны, что установленный экологический ряд по продолжительности выпаса можно считать одновременно выраженным дигрессивно-сукцессионного процесса. Наиболее показательным проявлением сукцессии является все возрастающая роль *Deschampsia caespitosa*, определяемая увеличением его истинного и проективного покрытия, встречаемости, численности и относительного участия в травостое по весу (Жукова, 1967). В связи с этим полидоминантные злаковые ассоциации сенокосного участка и 3-летнего пастбища. (1. Полевицево-ползучелюткиково-канареечниковая. 2. Полевицево-обыкновенно-мятливо-лисохвостовая. 3. Лисохвост-обыкновенно-мятливо-ползучелюткиково-белополевицевая. 4. Белополевицево-ползучелюткиково-луговоовсяницевая) переходят на 6—8-летнем пастбище в ассоциации, где щучка играет роль одного из доминирующих видов (1. Красноовсяничево-ползучеклеверо-щучковая. 2. Луговоовсяничево-ползучеклеверо-щучковая). На 10—15-летнем и 30-летнем пастбищах внутренней поймы и многолетнем и улучшенном пастбищах староречья *Deschampsia caespitosa* становится единственным эдификатором в ассоциациях: 1. Луговоовсяничево-белополевицево-ползучеклеверо-щучковой. 2. Полевице-побегообразующе-ползучеклеверо-щучковой. 3. Полевице-ползучеклеверо-красноовсяничево-щучковой. Многолетнее пастбище староречья и — составляющее часть его — улучшенное пастбище в связи с особым топографическим положением в пойме стоят несколько особняком от участков экологического ряда внутренней поймы и лишь в первом приближении могут быть отнесены к нему. На каждой ступени сукцессионного ряда было описано несколько ассоциаций, по-

степенно переходящих одна в другую, очень близких по видовому составу и структуре фитоценоза, по возрастным спектрам популяций луговика дернистого, наконец, по той роли, которую играет в них последний. Это позволило в дальнейшем рассматривать эти участки как единое целое.

В 1964—1965 годах на участке 6—8-летнего пастбища был внесен грамаксон*, а на улучшенном пастбище в 1956 году было проведено фрезерование.

Таким образом, на специально подобранных участках экологического ряда разной продолжительности пастбищного использования и различных способов улучшения пойменных лугов был изучен возрастной состав популяций *Deschampsia caespitosa*. Анализ возрастных спектров (табл. 1) перечисленных выше участков показал, что в соответствии с классификацией Т. А. Работнова (1950) на Окских лугах были обнаружены следующие типы популяций щучки:

1. Инвазионная — прогоны для скота на 30-летнем пастбище.

2. Нормальные — сенокосный участок, 3-летнее, 6—8-летнее, 10—15-летнее, 30-летнее и улучшенное пастбища, а также участки 6—8-летнего пастбища после внесения грамаксона.

3. Регрессивная — многолетнее пастбище староречья.

Инвазионная популяция щучки на прогонах скота 30-летнего пастбища характеризуется почти полным отсутствием взрослых растений данного вида. Основную массу популяции составляют ювенильные (64,5%) и молодые вегетативные особи (34,1), объединяемые нами в категорию подростка. Господствующее положение в популяции растений виргинильного периода свидетельствует о молодости популяций, а также о необходимости поступления семян извне для поддержания ее существования в настоящее время. Таким образом, эту популяцию можно считать зависимой популяцией (Беклемишев, 1960).

В почвах Дединовских пойменных лугов были обнаружены значительные запасы семян луговика дернистого (до 500—2000 штук на 1 м²), долгое время сохраняющих всхожесть. Это создает постоянную возможность для новой инвазии этого вида. Однако возникновение новой популяции *Deschampsia caespitosa* на лугах, как и популяций большинства видов, возможно лишь при наличии свободной территории, появившейся в данном случае благодаря интенсивной пастбищной нагрузке, и подходящих для вида экологических условий. Последнему требованию вполне отвечают условия участков среднего уровня внутренней поймы, на которых было изучено большинство популяций щучки нормального типа. К этому типу популяции относятся, по Т. А. Работнову (1950), такие, в которых представлены все возрастные группы от проростков до сенильных растений. Следовательно, нормальные популяции обеспечивают семенное возобновление внутри самой популяции и, как правило, прохождение ее особями полного жизненного цикла.

Однако популяции нормального типа щучки дернистой, изученные во внутренней пойме и староречье, оказались неодинаковыми по структуре возрастных спектров.

Особенно четко это проявляется при сопоставлении участия в популяции 4 возрастных категорий (подрост, взрослые генеративные, взрослые вегетативные, состарившиеся растения), выделенные нами для щучки (Жукова, 1967 а). Они объединяют сходные по фитоценотической роли возрастные группы. Так, первая категория подростка пока-

* Опыты с грамаксом проводились сотрудником Дединовской опытной станции Пановским Н. А., любезно предоставившим нам возможность сбора материала с опытных делянок.

зывает приживаемость молодых особей, а четвертая — степень старения популяции. Среди изученных популяций луговика дернистого четко выделились по участию этих категорий 3 варианта: 1) подроста значительно больше, чем состарившихся растений, а молодые генеративные имеют явное численное преимущество среди особей этой категории, 2) в возрастных спектрах преобладает подрост над состарившимися растениями, а среди генеративных особей — средневозрастные генеративные, 3) состарившиеся растения имеют значительный перевес над подростом, а среди генеративных господствуют старые или средневозрастные особи.

Популяция 1-го варианта — возрастномолодая нормальная популяция улучшенного пастбища; популяций второго варианта (или средневозрастные нормальные) встретились на участках 3-летнего, 6—8-летнего и 15-летнего пастбища, и, наконец, 3-й вариант — возрастномолодая нормальная популяция 30-летнего пастбища и участков 6—8-летнего пастбища, улучшенных грамаксоном. Таким образом, непродолжительное пастбищное использование (от 3 до 15 лет) поддерживает популяцию щучки в наиболее оптимальном состоянии по соотношению возрастных групп и обеспечивает в категории генеративных растений господство средневозрастных (26,3%; 29,9%; 33,1% — табл. 1), обладающих наибольшей семенной продуктивностью. В то же время во всех средневозрастных нормальных популяциях молодые генеративные преобладают над старыми, тем самым усиливая молодую часть популяции. Так, на 6—8-летнем пастбище абсолютная и относительная численность молодых генеративных растений ($0,57 \pm 0,05$, или 13,4%) почти вдвое превышает старые генеративные ($0,28 \pm 0,03$, или 6,7%). Та же закономерность прослеживается и для 2 других молодых пастбищ.

Одновременно в популяциях этого варианта обеспечивается хорошая приживаемость ювенильных и молодых вегетативных растений. Поэтому относительная численность подроста колеблется здесь незначительно (28,3%; 29,2%; 30,0%). В то же время процент состарившихся растений щучки в средневозрастных популяциях заметно падает по мере увеличения продолжительности пастбищного использования, составляя соответственно 10,4%; 7,8% и 5,2%. Таким образом, вытаптывание сильнее влияет на старую часть популяции щучки.

Старая нормальная популяция *Deschampsia caespitosa* на 30-летнем пастбище тоже характеризуется преобладанием категории генеративных растений, относительная численность которых даже возрастает до 72,4%. Однако абсолютная численность этой категории падает до $1,72 \pm 0,06$ особи по сравнению со средневозрастными нормальными популяциями 6—8-летнего и 10—15-летнего пастбищ ($2,11 \pm 0,09$ и $2,01 \pm 0,07$ особи). По-прежнему сохраняют господство средневозрастные генеративные ($1,01 \pm 0,05$, или 41,9%), но в то же время резко возрастает и доля старых генеративных (25,7%, или $0,62 \pm 0,04$) по сравнению с молодыми генеративными ($0,09 \pm 0,016$, или 2,4%). Это является прямым доказательством старения популяции. Одновременно сокращается в составе популяций участие подроста до 3,7% ($0,08 \pm 0,01$), т. е. семенное возобновление в популяции очень незначительно.

Вероятно, следующим этапом в развитии популяции будет ее переход в регрессивное состояние. Такая популяция была описана нами на участке многолетнего пастбища староречья. Ее возрастной спектр был представлен лишь средневозрастными (18,0%, или $0,37 \pm 0,04$ особи) и старыми (60,6, или $1,73 \pm 0,09$) генеративными растениями. Достаточно велика была и доля состарившихся особей (20,2%, или $0,5 \pm 0,05$ особи). Подрост в составе данной популяции полностью отсутствовал. Несмотря

на максимальную среди всех популяций щучки относительную численность ее генеративных особей (80,7%) на многолетнем пастбище староречья, данный вид далек от оптимального состояния и удерживает позиции лишь за счет старых расправшихся растений. Таким образом, пастбищное использование участков староречья свыше 30 лет привело популяцию *Deschampsia caespitosa* в регрессивное состояние, в то время как менее продолжительное влияние пастбы (3—15—30 лет) поддерживает ее популяцию в нормальном состоянии.

Для классификации нормальных популяций очень важным оказался участок многолетнего пастбища староречья, улучшенный путем фрезерования и подсева *Festuca pratensis* и *Phleum pratense*. В результате этих мероприятий, проведенных без необходимого осушения лугов, популяция щучки превратилась за 6 лет в возрастномолодую нормальную популяцию. В ее возрастном спектре среди генеративных, составляющих 68,1%, преобладали молодые особи ($0,76 \pm 0,04$, или 33,6%). Второе место занимали средневозрастные генеративные, а старые встречались в ничтожном количестве ($0,15 \pm 0,01$ особи, или 2,2%). В это же время подрост составлял значительную часть спектра ($0,52 \pm 0,04$ особи, или 23,1%), в несколько раз превышая абсолютную и относительную численность состарившихся растений ($0,14 \pm 0,01$ особи, или 2,2%).

Таким образом, в пределах внутренней зоны и староречья Дединовской поймы удалось обнаружить наряду с инвазионной и регрессивной популяцией 3 варианта нормальных популяций: возрастномолодую, средневозрастную и возрастностарую, переходящие одна в другую при определенных способах использования луга. Опыты, проведенные по улучшению 6—8-летнего пастбища путем внесения грамаксона, показали, что примененный гербицид (в дозе 2 кг действующего вещества на 1 га) резко угнетает *Deschampsia caespitosa*, сокращая абсолютную численность от $8,06 \pm 0,04$ до $2,9 \pm 0,12$ особи и уменьшая листовую поверхность у молодых генеративных растений в 4,8 раза, у средневозрастных — в 8,2 раза, у старых — в 40,2 раза. Одновременно грамаксон изменяет и возрастную состав популяции лугового дернистого. После его внесения резко сокращается абсолютная и относительная численность средневозрастных и молодых генеративных растений и всех групп взрослых вегетативных особей при полном исчезновении ювенилов (табл. 1). Одновременно увеличивается доля старых генеративных и состарившихся растений. Все это вызывает явное старение и ослабление популяции щучки. Следовательно, как показывают предварительные результаты*, применение данного гербицида целесообразно для улучшения щучковых ассоциаций пойменных лугов. Не необходимо дальнейшее изучение судьбы улучшенных участков перед массовым использованием в сельском хозяйстве.

Таким образом, изучение возрастного состава популяций *Deschampsia caespitosa* при разной продолжительности пастбищного использования и разных способах улучшения позволяет предположить, что в природе существует не только превращение инвазионной популяции в нормальную и даже в регрессивную. Для видов с господством семенного возобновления возможно при определенных условиях постепенное развитие нормальной популяции с закономерным изменением возрастных спектров, все более проявляющих признаки старения.

Московский государственный ордена Трудового Красного Знамени педагогический институт имени В. И. Ленина.

* В полевых наблюдениях и обработке материалов по влиянию грамаксона на луговые дернисты принимали участие студенты МГПИ им. Ленина Семенова Л., Шутова Л., Рыбалко О., Торопова Н., которым автор приносит сердечную благодарность.