

ЦЕНОПОПУЛЯЦИИ
РАСТЕНИЙ

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

четко связано с внешними условиями; смертность на этом этапе развития весьма высока, особенно у многолетних растений; однолетки в этом отношении более разнообразны. Отмирание на начальных этапах развития растений носит экзогенный характер.

В процессе онтогенеза вероятность выживания изменяется по одновершинной кривой с максимумом в молодом или зрелом генеративном состоянии. У растений отмечено три типа кривых выживания. В отличие от животных характер кривых выживания, описанных выше, изменяется у одного вида под влиянием внешних условий, различных возрастных групп и разных когорт (поколений) особей в пределах одной ценопопуляции. Периоды полуизреживания ценопопуляции можно определить в случае II типа кривых выживания; этот показатель специфичен для вида в определенных условиях. В пределах одного ценоза совместно существуют виды, характеризующиеся разной скоростью изреживания ценопопуляций и разной степенью воздействия внешних условий на этот показатель.

Разнообразие типов вегетативного самоподдержания ценопопуляций затрудняет обобщение материалов по этому разделу. Однако можно говорить о следующих наиболее общих закономерностях: 1) выживание вегетативного потомства у одного и того же вида выше, чем выживание семенного; 2) выживание увеличивается при сохранении связи между раметами, увеличении их возрастности (вплоть до g_2) и размера; 3) появление новых вегетативных зачатков связано не только с варьированием внешних условий, но в значительной степени определяется различными внутриорганизменными корреляциями; 4) появление новых рамет связано с плотностью популяций и нарушенностью ценоза; 5) для видов с вегетативным самоподдержанием можно установить ту же закономерность, что отмечена при семенном размножении: быстрее изреживаются популяции, которые активнее возобновляются.

4. СТРУКТУРА ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ

4.1. ВОЗРАСТНАЯ СТРУКТУРА

Возрастной состав представляет собой один из существенных признаков популяций. От этой стороны структурной организации зависит способность популяционной системы к самоподдержанию и ее устойчивость.

История популяционных исследований сложилась так, что популяции животных оказались гораздо более полно и глубоко изучены раньше, чем популяции растений (Наумов, 1970; Дажо, 1975; Одум, 1975). Обычно возрастной состав популяций у животных понимают как соотношение групп особей разного календарного возраста. Возрастной состав популяций растений можно представить в двух формах: 1) как соотношение элементов с разным календарным возрастом, 2) как соотношение элементов разных возрастных состояний (разного биологического возраста).

Определение календарного возраста особей или их частей (кустов,

побегов) осуществляется как с помощью длительных наблюдений на постоянных площадках, так и благодаря определению возраста по анатомическим и морфологическим признакам. Для древесных форм (вегетативно неразмножающихся и вегетативно неподвижных) эти методы хорошо разработаны и общеизвестны. Для травянистых растений, вегетативно подвижных кустарников и кустарничков определение календарного возраста довольно трудоемко и точность обычно составляет 3—5 лет. Т. А. Работнов (1945, 1950а), начиная свои исследования, использовал именно методы определения календарного возраста растений для характеристики возрастного состава ценопопуляций. Ботанических работ с использованием календарного возраста растений для целей популяционного изучения немного (Работнов, 1945, 1950а; Tamm, 1948, 1956а, б; Нечаева, Приходько, 1966; Roughton, 1972; Symonides, 1979; Cawker, 1980; Falinska, 1985). Сравнение этих работ позволяет выявить следующие закономерности: 1) как правило, классы с малым возрастом более многочисленны, чем с большим; 2) выявляются колебания в числе растений разного возраста, 3) разные поколения растений могут следовать друг за другом с перерывами, которые чаще всего объясняются внешними причинами (отмиранием или отсутствием возобновления под влиянием климатических или антропогенных факторов).

Распределение растений по календарному возрасту позволяет построить таблицы и рассчитать основные демографические параметры (Harper, 1977; Silvertown, 1982). Примеры расчетов приведены в табл. 4.1, 4.2.

Демографические параметры определяются следующим образом: 1) l_x — число индивидов, сохранившихся к началу следующего возрастного класса (x) на 1000 рожденных, 2) $d_x = l_x - l_{x+1}$ число погибших в каждом возрастном классе на 1000 рожденных, 3) смертность — $1000 q_x = d_x / l_x$, 4) $l_x = (l_x + l_{x+1})/2$, т. е. вероятность доживания до середины определенного возрастного класса, 5) $l_x = (l_x + l_{x+1} + l_{x+n})/l_x$ ожидаемая продолжительность жизни у особей каждого возрастного класса, 6) m_x — специфическая рождаемость, т. е. число потомков, приходящихся на одно генеративное растение определенного возрастного класса.

Определение биологического возраста (возрастного состояния) становится возможным после достаточно подробного описания полного онтогенеза исследуемого вида. Подходы к выделению возрастных состояний и методы изложены в разд. 2. В большинстве ботанических работ советской популяционной школы анализ возрастной структуры проводится, в первую очередь, по биологическому возрасту. В последнее время подходы к анализу структуры с точки зрения возрастных состояний используются и зарубежными исследователями, но еще довольно редко (Barkham, 1980; Petersen, 1981; Lewis, Zeinger, 1982; Falinska, 1985).

Соотношение между календарным возрастом и возрастным состоянием показано на рис. 4.1, А. Каждое возрастное состояние характеризуется некоторым диапазоном возраста с довольно широким перекрытием у соседних возрастных групп. Поэтому растения одного возраста могут относиться к разным возрастным состояниям и, наоборот, к одному

Таблица 4.1. Возрастной состав (%) искусственно созданной популяции *Artemisia badhysi* (по: Нечаева и др. 1966)

Год наблюдений	Возраст растений, г.						
	1	2	3	4	5	6	7
1952	100	—	—	—	—	—	—
1953	2	98	—	—	—	—	—
1954	30	2	68	—	—	—	—
1955	11	5	2	82	—	—	—
1956	32	2	3	1	62	—	—
1957	1	26	2	2	1	68	—
1958	1	1	24	2	2	1	69

Таблица 4.2. Демографическая таблица искусственно созданной популяции *Artemisia badhysi* (по материалам Нечаевой, Приходько, 1966)

Возрастной класс x .	l_x	d_x	1000 q_x	L_x	e_x
1	1000				
2	640	360	562	820	1,28
3	600	40	66	620	2,4
4	590	10	19	595	3,4
5	575	15	26	582	4,5
6	545	30	55	560	5,8
7	490	55	112	517	7,5

состоянию относятся особи разного возраста. Следует ожидать, что распределение по календарному возрасту в пределах возрастного состояния будет выражаться одновершинной, более или менее симметричной, кривой.

Распределение особей в локальной популяции или в ценопопуляции по календарному возрасту называется возрастным составом (см. рис. 4.1, Б), по биологическому возрасту — возрастным спектром или спектром возрастных состояний (см. рис. 4.1, В). Он может быть выражен в абсолютных числах или в процентах от общего числа особей и представлен в виде таблиц, гистограмм или графиков.

Изучение большого числа видов разных жизненных форм в разных ценозах (Ценопопуляции растений, 1976) позволило говорить о том, что возрастной состав нормальных ценопопуляций характеризуется определенными соотношениями возрастных групп. На этом основании у нормальных дефинитивных ценопопуляций возможно выделение базового возрастного спектра (Заугольнова, 1976б), структура которого в значительной степени определяется биологическими свойствами вида.

Нормальные ценопопуляции растений определены как ценопопуляции, независимые от заноса зачатков извне, т. е. способные к самоподдержанию семенным или вегетативным путем, или и тем, и другим одновременно (Ценопопуляции растений, 1976). Они испытывают лишь обратимые циклические изменения численности и возрастного состава и характеризуются относительно постоянным положением максимальных

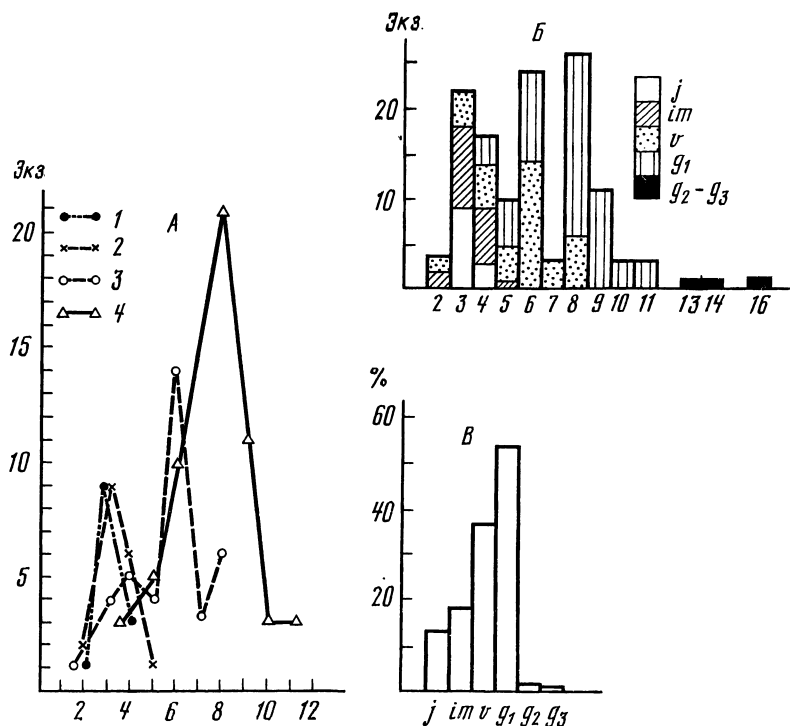


Рис. 4.1. Соотношение возраста и возрастного состояния растений на примере *Alyssum lenense*

А — распределение особей разных возрастных состояний по возрасту; по вертикали — число особей на трансекте $10 \times 0,5$ м²; по горизонтали — календарный возраст: число сезонов с активным ростом, обычно два за год; возрастные состояния: 1 — ювенильные, 2 — имматурные, 3 — виргинильные, 4 — молодые генеративные; *Б* — возрастной состав ценопопуляции по календарному возрасту; по осям — то же; *В* — возрастной спектр ценопопуляции (Наурзумский зап., 1971, наблюдения Л. Б. Заугольной)

значений в спектре. Нормальные ценопопуляции, достигшие равновесного состояния, названы дефинитивными. В противоположность им ценопопуляции, испытывающие однонаправленные необратимые изменения возрастного состава, численности, продуктивности, жизнестойкости и др., названы сукцессивными.

Выделение базовых спектров возможно лишь при достаточно полном представлении об особенностях биологии и эколого-фитоценотической приуроченности вида, т. е. выделению базового спектра должно предшествовать «монографическое» (по: Работнов, 1975) описание возрастной структуры ценопопуляций этого вида. Базовый спектр представляет собой одну из характеристик популяций, отличающуюся некоторой степенью вариабельности. Если средние показатели участия возрастных групп в пределах базового спектра определяются биологическими свойствами вида, то вариации в пределах зоны варьирования связаны с пластичностью реакции вида при воздействии различной экологической и ценоценотической обстановки.

Базовый спектр можно рассматривать как обобщенную характеристику динамически равновесного состояния популяции, к которому она стремится после отклонений, вызванных влиянием внешних воздействий. При этом различная степень вариабельности свидетельствует об относительной динамичности или стабильности возрастной структуры популяций. Базовый спектр является модальной характеристикой дефинитивных популяций.

Характер базового спектра определяется следующими биологическими свойствами: 1) общей продолжительностью полного онтогенеза и отдельных возрастных состояний, 2) темпами развития особей в разных возрастных состояниях, 3) способами самоподдержания, 4) интенсивностью и периодичностью инспермации и элиминации, 5) способностью создавать почвенный запас семян или иных вегетативных зачатков.

Для большинства исследованных до настоящего времени видов перечисленные выше биологические свойства на протяжении ареала существенно не меняются (Ценопопуляции растений, 1976; Смирнова, 1987). При таких условиях возможно существование только одного базового спектра. Высказанное ранее предположение о наличии у одного вида нескольких базовых спектров основывалось на изучении дефинитивных и сукцессивных ценопопуляций без их четкого разграничения (Заугольнова, 1976б; Заугольнова, Смирнова, 1978). При более детальном анализе биологии видов и динамики растительного покрова представление о базовом спектре как модальной характеристике ценопопуляций, обитающих в наиболее распространенных сообществах, переросло в представление о биологически детерминированной характеристике.

Типы базовых спектров выделяются по положению абсолютного максимума в спектрах возрастных состояний и по характеру кривой, аппроксимирующей возрастную спектр. В настоящее время выделено четыре типа базовых спектров (рис. 4.2). В пределах каждого типа выделяется несколько вариантов в зависимости от способа самоподдержания, хода онтогенеза особей и особенностей его осуществления в фитоценозах (Заугольнова, 1976б; Заугольнова, Смирнова, 1978). Для первого типа характерны левосторонние спектры, абсолютный максимум в них приходится на молодые особи: от ювенильных до молодых генеративных. Спектры этого типа могут характеризоваться как полным набором возрастных состояний (полночленные спектры), так и отсутствием некоторых возрастных групп (спектры облигатно неполночленные). Так, в популяциях монокарпиков (*Alliaria petiolata*, *Geranium robertianum*) отсутствуют постгенеративные растения, а генеративные представлены одновозрастной группой особей. У некоторых олигокарпиков (виды рода *Gagea* Salisb., Смирнова, 1987) не встречаются сенильные растения, что связано с особенностями их онтогенеза.

Механизм образования левосторонних спектров может быть различным в зависимости от способа самоподдержания популяций. Накопление молодых особей и образование абсолютного максимума в этой части возрастного спектра может наблюдаться при семенном (1), вегетативном (2) и смешанном (3) способах самоподдержания. В первом случае обильное плодоношение определяет массовое развитие пророст-

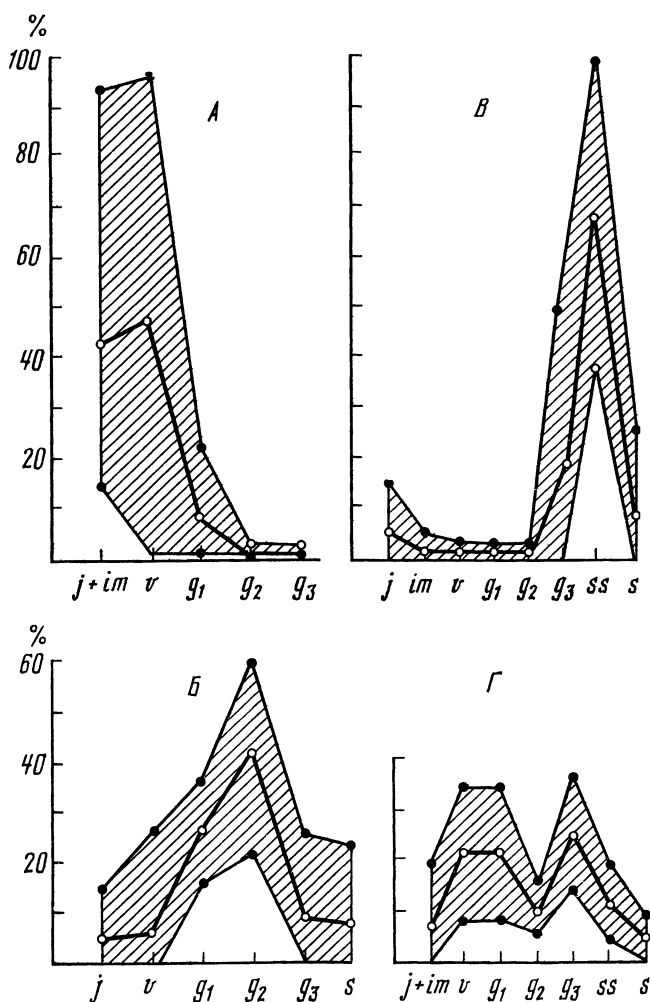


Рис. 4.2. Типы базовых спектров ценопопуляций (средние показатели)

А — левосторонний спектр — *Filipendula vulgaris* (наблюдения Л. Б. Заугольной и Н. М. Григорьевой), Б — одновершинный симметричный — *Festuca valesiaca* (по: Воронцова, 1967), В — правосторонний — *Festuca pratensis* (по: Ермакова, 1972), Г — двувершинный — *Stipa pennata* (наблюдения Л. Б. Заугольной); штриховкой показана величина $\pm 3\sigma$

ков и ювенильных особей, а ход элиминации вызывает последовательное уменьшение численности особей по мере их взросления (все исследованные широколиственные деревья, однолетние монокарпики, олигокарпики типа *Alyssum lenense*). Во втором случае, когда самоподдержание осуществляется только глубоко омоложенными вегетативными зачатками (например, виды рода *Gagea*), максимум в спектре создается благодаря высокой интенсивности вегетативного размножения. В третьем случае максимум в спектре определяется двумя описанными выше про-

цессами, и могут возникать спектры с двумя довольно стабильными по положению максимумами.

Возрастные спектры левостороннего типа весьма динамичны по соотношению возрастных групп, особенно в тех случаях, когда преобладает семенное самоподдержание: может меняться положение абсолютного максимума (на состояниях $j - g_1$), возникают локальные максимумы. Эти изменения вызваны неравномерностью семенного размножения (Шорина, 1968; Смирнова, 1974; Заугольнова, 1976б). Если самоподдержание осуществляется по преимуществу вегетативным путем, положение абсолютного максимума более стабильно и зависит от постоянного запаса зачатков в почве, например, у *Gagea lutea* (Смирнова, 1987). Однако, когда процесс вегетативного размножения осуществляется неравномерно, возможны изменения положения дополнительных максимумов с течением времени (Григорьева, 1975).

Второй тип спектра определяется положением абсолютного максимума на средневозрастных генеративных особях. У большинства растений, обладающих таким типом спектра, в популяциях имеется весь набор возрастных состояний. Неполночленность отмечена у некоторых видов травянистых растений в определенной фитоценотической обстановке, т. е. в условиях, которые препятствуют осуществлению полного онтогенеза; например, отсутствие семенного размножения в популяциях *Aegopodium podagraria*, *Carex pilosa*, *Mercurialis perennis* определяет неполночленный характер возрастных спектров этих видов в широколиственных лесах (Смирнова, 1987). Такие спектры названы фитоценотически неполночленными.

Максимум на средневозрастных генеративных особях при семенном самоподдержании связан с наибольшей продолжительностью этого состояния и с наименьшей элиминацией в этой группе особей. У видов с вегетативным и смешанным самоподдержанием, когда вегетативно возникшие особи неглубоко омоложены, максимум на средневозрастных генеративных особях обусловлен или усиливается вследствие вегетативного размножения (например, *Asarum europaeum*, *Pulmonaria obscura*). Образование глубокоомоложенных особей может привести к появлению дополнительного максимума на ювенильных или имматурных особях (например, *Dentaria bulbifera*, *Viola mirabilis*).

Третий тип спектра характеризуется тем, что абсолютный максимум в спектре приходится на старые генеративные или сенильные особи. Накопление старых особей в популяции связано с большой продолжительностью соответствующих возрастных состояний, а также ходом вегетативного размножения, в результате которого чаще всего образуются неомоложенные особи (партикулы). У некоторых видов, *Adonis vernalis* (Пошкурлат, 1973), *Anabasis aphylla* (Воронцова, Заугольнова, 1978), возникает дополнительный максимум на виргинильных или молодых генеративных особях.

Спектры второго и третьего типов (по сравнению с первым типом) более устойчивы по соотношению возрастных групп и особенно по положению абсолютного максимума. Однако молодые части популяций у этих видов могут проявлять значительную лабильность, связанную с периодичностью семенного размножения; у видов с вегетативным са-

моподдержанием возможны изменения в соотношении возрастных групп в результате периодичности вегетативного размножения (Смирнова, 1987).

Четвертый тип спектра содержит две модальные группы (так называемые бимодальные спектры): одна из них относится к молодой, другая — к старой части ценопопуляции. Такие соотношения возрастных групп весьма характерны для ряда степных и некоторых луговых злаков (ковыль перистый, тимофеевка степная, белоус, луговик дернистый), а также длительно живущих стержнекорневых и короткокорневищных многолетников с регулярным возобновлением (анабазис безлистный, герань луговая и др.). Иллюстрацию таких спектров можно найти в целом ряде работ (Заугольнова, 1976б; Курченко и др., 1976; Жукова, 1980; Жилев, 1982, 1987; Ермакова, Сугоркина, 1985). Необходимо заметить, что бимодальные спектры часто формируются как временные варианты упомянутых выше мономодальных (1—3 типы), но они существуют недолго и обычно связаны с неравномерностью возобновления.

В зоологической литературе существует представление о том, что стабильным является определенный (равновесный) возрастной состав популяции, когда максимум приходится на средние возрастные классы (Одум, 1975). Ценопопуляции растений разных видов в отличие от животных могут достигать устойчивого (дефинитивного) состояния при разном сочетании возрастных групп в соответствии с разобранными выше типами базовых спектров.

Ценопопуляции разных видов могут развиваться до дефинитивного состояния при разном сочетании возрастных групп: одни (*Acer platanoides*, *Gagea lutea*, *Corydalis cava*, *Allium ursinum*) при постоянном преобладании молодых растений, другие (*Festuca valesiaca*) — зрелых (Воронцова, 1968), третьи (*Festuca pratensis*) — старых (Ермакова, 1972).

Поскольку возрастной спектр зависит от биологических свойств вида, которые можно охарактеризовать количественно при каждом сочетании внешних факторов (скорость и характер отмирания особей, ритмичность и интенсивность поступления, длительность возрастных состояний и др.), становится возможным расчет возрастного спектра для дефинитивного состояния популяций.

4.2. СТРУКТУРА ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ ПО РАЗМЕРУ ЭЛЕМЕНТОВ

Наряду с возрастной дифференциацией для растений в связи с их пластичностью весьма характерна размерная дифференциация в пределах возрастных групп. Исследования показывают, что кривые распределения растений по большинству количественных морфометрических признаков характеризуются положительной асимметрией, что объясняется преобладанием мелкогазмерных растений в популяциях (Злобин, 1980а; Любарский, Полуянова, 1984).

Характеристика ценопопуляций с учетом размерной дифференциации проводится с помощью спектров жизненного состояния (Злобин, 1980б), которые отражают соотношение растений по размеру и поэтому могут быть названы размерными спектрами (в последнее время по предло-