

Популяционная структура пойменных луговых фитоценозов

Ю. А. ЗЛОБИН, Е. С. КИРИЛЬЧУК

Фитоценозы пойменных лугов – это важный компонент биоразнообразия планеты (среди других экосистем на пойменных лугах в лесной и лесостепной зонах потенциально оно имеет наивысшее значение) и незаменимая часть экологической сети, которая создается для Европы. Для Украины состояние луговых фитоценозов имеет важное экономическое значение, так как площадь сенокосов и пастбищ составляет 8,9% ее территории и даже при сокращении численности поголовья крупного рогатого скота ощущается дефицит наиболее дешевых кормов – зеленой массы и лугового сена. Это делает актуальным изучение механизмов трансформации луговых травостоев и выработку оптимальных решений в сфере пользования пойменными лугами. При этом во многих случаях полезным оказывается популяционный анализ луговых фитоценозов.

Генезис пойменной растительности различен, но, как правило, в лесной, лесостепной и степной зонах луга формируются как вторичные фитоценозы на месте лесов. Исключением являются только луга очень больших рек с длительным разливом. Во всех других случаях луга развиваются под влиянием выпаса животных и сенокосений [10].

Формированию пойменных лугов способствовало развитие крестьянского хозяйства на территории Российской Империи в XVII-XIX веках. В этот период для зимнего кормления скота почти исключительно использовалось сено с луговых сенокосов. Поймы очищались от кочек, деревьев и кустарников, до уборки сена скот в поймы не допускался. Сенокосения обычно проводились в июле. Уборка сена занимала не менее 3-4 недель, что позволяло луговым травам обсемениться. За счет общей высокой облесенности лесной и лесостепной зоны ежегодные разливы рек обеспечивали поступления на поймы достаточного количества аллювия, компенсирующего вынос питательных веществ почвы с фитомассой. При такой технологии даже без внесения минеральных удобрений урожайность сена составляла 40-60 ц/га [11].

Со второй половины XIX века система пользования лугами изменилась. Пойменные луга, возникшие как антропогенные сообщества при определенной технологии пользования ими, при изменении режима пользования начали деградировать и их урожайность почти повсеместно снизилась до 10-15 ц/га сена. Этому способствовали: а) сведение лесов на больших территориях, б) сокращение поступления на луга аллювия из-за обмеления рек и не ежегодных или катастрофических разливов, в) ранние сенокосения, г) превышение пастбищной нагрузки в 2-3 раза и развитие пастбищной дигрессии. В итоге на лугах изменилась общая экологическая обстановка, обеднился флористический состав фитоценозов, сократилась численность энтомофауны. Из-за сокращения численности шмелей и других опылителей произошло падение видового разнообразия и обилия в первую очередь бобовых трав и ряда видов разнотравья. Таким образом, возникшие в результате определенной системы пользования, пойменные луга при другой системе пользования оказались в состоянии сильнейшей антропогенной деградации.

Генезис луговых ценозов на протяжении всей истории их существования представляет собой сукцессионный процесс, в ходе которого луга так и не достигли климаксового состояния. Незавершенность сукцессионного процесса на пойменных лугах ведет к ряду их ценологических особенностей: они отличаются высоким видовым богатством (до 70 видов на 100 м²) с большим разнообразием жизненных форм растений и реализуемых ими стратегий и тактик жизни. Одновременно пойменные луга отличаются выраженной флористической неполноценностью [8] и низким фитоценологическим барьером [4].

Традиционная экология и геоботаника оперирует с видами растений. Поэтому оценки уровня трансформированности по существу деструкции луговых ценозов в условиях сенокосного и пастбищного пользования обычно строят на основе учета видового состава сообществ. В ряде случаев для оценки деструкции лугов используют коэффициент деструкции, вычисляемый по доле синантропных видов или их обилий [2]. Такой подход имеет два изъяна: во-первых, из-за флористической неполночленности достаточно субъективной является оценка видов растений по их принадлежности к категории синантропных – ряд лесных и степных видов входит в состав луговых травостоев на правах участников сукцессионного процесса, и во-вторых, некоторые вполне характерные пратанты (например, *Deschampsia cespitosa*, *Trifolium repens*) увеличивают свое обилие по мере нарастания пастбищной дигрессии лугов.

Более точные оценки степени деструкции луговых кормовых угодий могут быть получены на основе учета изменений виталитетной структуры популяций основных групп кормовых трав лугов – злаков, бобовых и разнотравья. Коэффициент виталитетного качества популяции Q лежит в амплитуде от 0,0 до 0,5 [5]. Для кормовых луговых растений его значения по пасквальному градиенту снижаются, для синантропных, ядовитых и непоедаемых видов, они, как правило, возрастают, и такие виды должны исключаться из анализа. В таком случае расчетная формула для коэффициента деструкции луговых травостоев (Des , в процентах) имеет вид:

$$Des = 100 - \frac{\sum_{i=1}^p Q_r / Q_{opt} \cdot 100 + \sum_{i=1}^f Q_r / Q_{opt} \cdot 100 + \sum_{i=1}^m Q_r / Q_{opt} \cdot 100}{n},$$

где Q_r – коэффициент качества популяции на оцениваемом участке луга, Q_{opt} – коэффициент качества популяции в оптимальных условиях, p – популяции кормовых злаков, f – популяции бобовых трав, m – популяции кормовых видов разнотравья, n – общее количество видов, используемых для анализа. Травостои, не подвергшиеся ценотической деструкции, имеют коэффициент деструкции равный 0%. Чем больше нарушенность лугового фитоценоза, тем выше будет значение коэффициента деструкции. Возможно использование редуцированной формулы с включением в расчет (в зависимости от целей исследования) только группы злаков, или только группы бобовых, или группы разнотравья.

Так, по данным Л. Н. Бондаревой [1] коэффициент деструкции пастбищ в центральной части поймы р. Сулы (Сумская обл.), вычисляемый по виталитетной структуре шести видов основных кормовых злаков (*Dactylis glomerata*, *Festuca pratensis*, *Phleum pratense*, *Alopecurus pratensis*, *Elytrigia repens* и *Bromopsis inermis*), оказался равным 74,9%.

Для большинства луговых растений свойственна высокая фенотипическая пластичность. При неподвижности растений именно она лежит в основе их адаптируемости. Г. Чеплик [12] указывал, что у более чем 1000 видов растений зарегистрированы случаи изменчивости изоферментов в пределах популяций одного вида. И хотя пока не показана корреляция дифференциации по изоферментам с дифференциацией по качественным и количественным признакам растений, связанных с их пластичностью, этот факт свидетельствует о выраженной самобытности фитопопуляций. Действительно, у луговых растений зарегистрировано высокое биоразнообразие по морфологической структуре растений, реализуемой стратегии жизни, по характеру ценотических связей, по возрастному и виталитетному составу популяций. По терминологии Л. А. Жуковой [3], которая дала широкий обзор такого разнообразия для луговых растений, они обозначаются термином поливариантность.

Понятие стратегии, или поведения растений вытекает из общей теории адаптации живых организмов. В самом общем виде стратегию можно определить как интегральную, генетически обусловленную совокупность признаков и свойств растения, которые обеспечивают его популяциям способность существовать в определенных эколого-фитоценотических условиях.

Поскольку адаптационные синдромы исключительно многообразны, то стратегий по существу столько сколько видов растений [9]. Пианка [13] вполне обоснованно писал о кон-

тинууме стратегий от *K*- до *r*-видов. Крайние *K*-стратеги приурочены к климаксовым местообитаниям. Они направляют основные ресурсы на построение вегетативных органов и, будучи многолетниками, на длительный контроль среды обитания. Тогда как *r*-стратеги направляют ресурсы главным образом на производство диаспор, они обычно однолетники и связаны с открытыми местообитаниями.

Основные признаки, которые могут быть положены в основу категоризации стратегий, достаточно понятны, если использовать базовую идею о континууме *r*- *K* стратегий, как о преимущественном вкладе органических веществ либо в размножение, либо в формирование вегетативных органов. Это дает возможность предложить метод, позволяющий распределять виды растений и их конкретные популяции в двухмерном пространстве на основании двух основных признаков, которые характеризуют стратегию растения (рис. 1). На оси абсцисс откладывается размер фитомассы растений. Это удобно при сравнении популяций одного вида или популяций видов растений, величина фитомассы особей которых отличается друг от друга только на один-два порядка. В случае сопоставления резко разноразмерных растений (например, деревья и однолетние травы) целесообразнее использовать логарифмическую шкалу или, что проще, принимать максимальный вес особи в выборке популяций за 100% и остальные веса представлять в процентах от этой величины. На оси ординат откладываются значения репродуктивного усилия. Оно варьирует от 0 до 100% и прибегать к логарифмической шкале в этом случае нет надобности. Главная диагональ квадрата континуума *r*- *K*-стратегий расчленяется на части, отвечающие определенным индивидуальным стратегиям. Зона эллипса отвечает пространству растений промежуточных стратегий, левая верхняя – *r*-стратегий, правая нижняя – *K*-стратегий. Такой метод позволяет достаточно объективно, на основе количественных признаков сопоставлять как стратегии видов растений, так и их отдельных популяций.

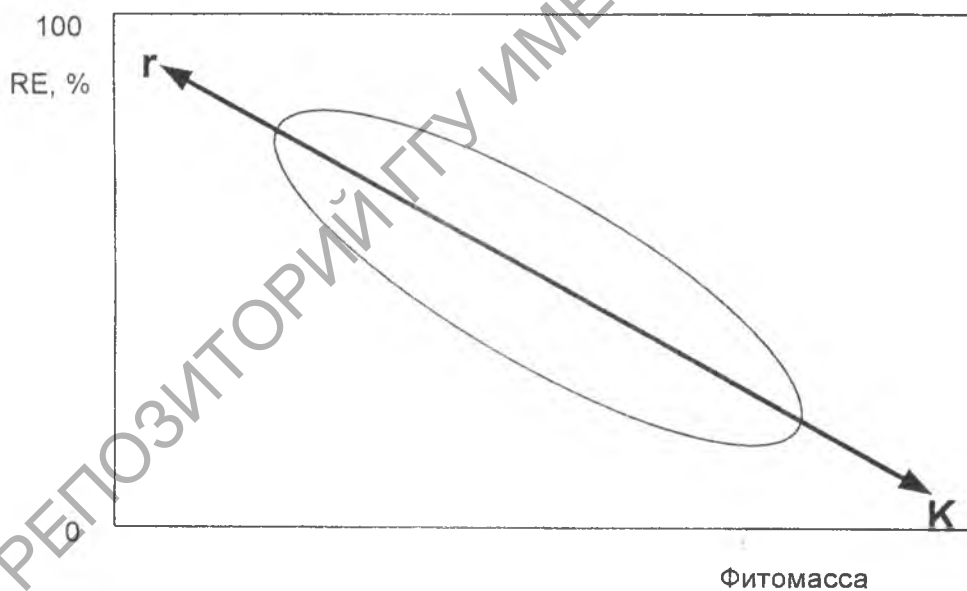


Рис. 1. Общее положение *r*- и *K*-стратегий в пространстве двух признаков: фитомассы растения и величины репродуктивного усилия (RE). *r* – крайние *r*-стратеги, *K* – крайние *K*-стратеги. Зона эллипса соответствует положению видов и популяций растений с промежуточными типами стратегии.

На основе разработанного метода нами была проведена оценка стратегии пяти популяций, расположенных вдоль пасквального градиента на лугу центральной поймы р. Псел (Сумская обл.), для двух видов бобовых трав: *Lotus corniculatus* и *Trifolium pratense*. На основе выборок в 35-40 особей у растений каждой популяции оценивался размер надземной фитомассы и величина репродуктивного усилия, вычисляемая для фазы полного цветения. Результаты представлены на рис. 2 и 3.

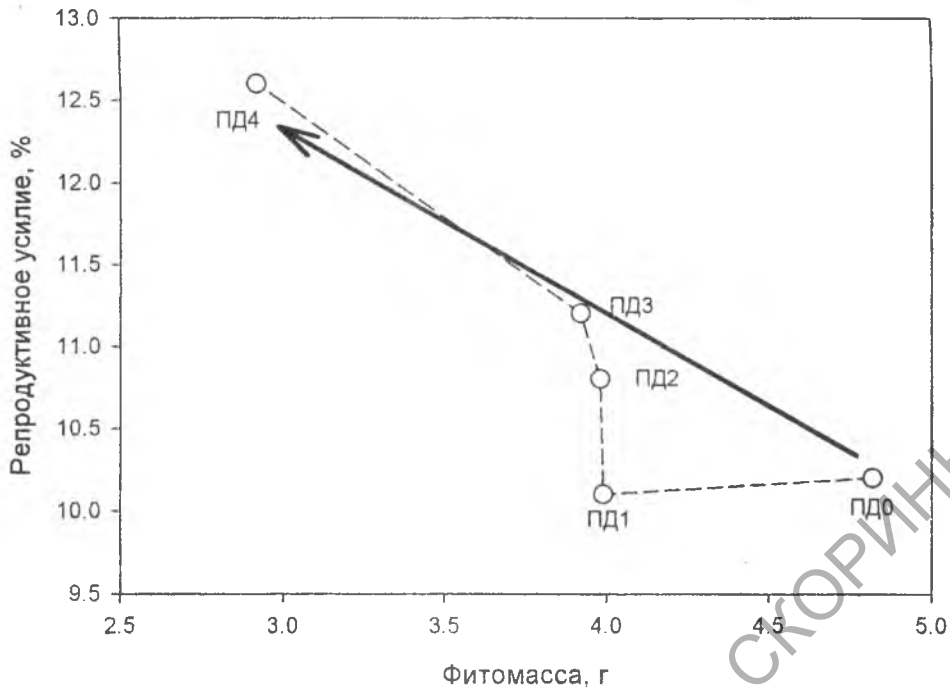


Рис. 2. Тренд жизненной стратегии популяций *Lotus corniculatus* на пасквальном градиенте. ПД0 – ПД4 – ступени пасквальной дигрессии от контрольного участка к выгону, тренд обозначен стрелкой.

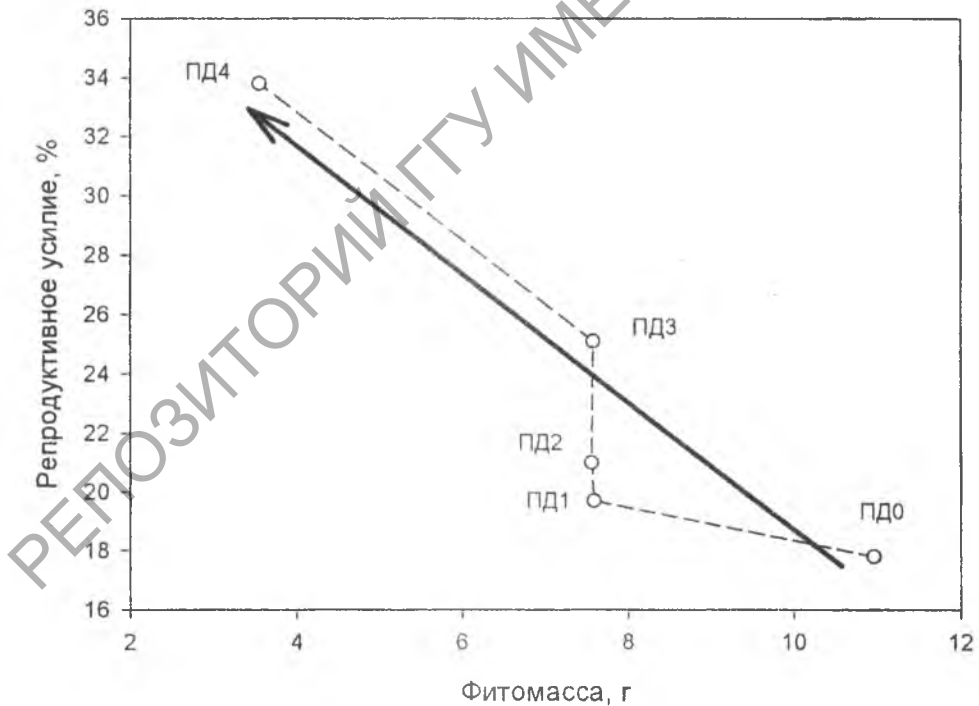


Рис. 3. Тренд жизненной стратегии популяций *Trifolium pratense* на пасквальном градиенте. ПД0 – ПД4 – ступени пасквальной дигрессии от контрольного участка к выгону, тренд обозначен стрелкой.

В обоих случаях оказалось, что по пасквальному градиенту тренд стратегии популяций закономерно ориентирован справа налево и вверх, т.е. популяции вырабатывают черты *r*-стратегов по мере нарастания пастбищных нагрузок на луговой фитоценоз. У изучаемых растений уменьшается их размер и возрастает вклад органических веществ в органы размножения.

Популяции одного вида могут отличаться между собой так сильно, что способны произрастать в существенно неодинаковых местообитаниях. То, что у одного и того же вида бо-

бового растения разные популяции могут осуществлять разные стратегии адаптации, является важным открытием в этой сфере. Оно показывает общее направление адаптации растений к условиям пастбищного пользования лугами.

Последние исследования [14] свидетельствуют, что в пределах одного вида отдельные популяции могут быть существенно отличными друг от друга по биолого-экологическим особенностям так, что при пересадках особи из одной популяции не приживаются в местообитаниях, характерных для другой популяции. Экспериментально показано, что такие различия могут возникать уже через 10 поколений, а иногда достаточно смены одного поколения, чтобы популяция приобрела новые свойства.

Безусловно, существует и дифференциация стратегий между особями одной и той же популяции. Е.Л.Любарским [6] описаны так называемые функциональные группы растений в фитопопуляции: 1 группа – растения, выполняющие функцию прироста фитомассы, 2 – резервная группа, обеспечивающая устойчивость популяции при неблагоприятных условиях, и 3 – группа, реализующая функцию вегетативного или генеративного размножения. Таким образом, варьирование стратегий жизни – это не только свойство видов растений, но свойство их популяций и даже групп особей.

Важной особенностью луговых фитоценозов является сочетание в них видов растений с разным типом размножения. Помимо растений с генеративным размножением в формировании травостоев участвуют виды, сочетающие генеративное размножение с вегетативным размножением и разрастанием. Б.М.Миркиным и Т.Г.Горской [7] было открыто важное явление, наблюдающееся в популяциях растений, сочетающих половое и вегетативное размножение. Оказалось, что в этом случае между генетами и ракетами существует выраженная обратная связь. В формировании популяций таких растений при этом наблюдается три периода: 1 – инициальный, когда популяция и запас фитомассы в ней формируется за счет генетов. Это фаза первичного заселения территории, 2 – равновесный, когда в популяции складывается равновесие между генетами и ракетами (в этот период доля генетов убывает, но это сразу же компенсируется нарастанием числа ракетов) и 3 – старения популяции, когда большая часть генетов из популяции выпала, а уровень вегетативного размножения затухает. В такой популяции преобладают стареющие ракетами. Это чисто популяционное явление наряду с учетом возрастной структуры популяций позволяет определять возрастность луговых фитоценозов в разных участках поймы.

В целом, популяционный подход и специфические фитопопуляционные методы исследования оказываются достаточно информативными при изучении фитоценозов пойменных лугов, дополняя методы классической геоботаники. Генезис луговых сообществ полнее раскрывается с учетом популяционных процессов. Установленная популяционная гетерогенность луговых растений и их способность к смене жизненной стратегии оказываются явлением универсальным. Они выгодны, так как обеспечивают выживание видов растений в достаточно широкой амплитуде типов местообитаний.

Abstract. The paper shows the genesis of flood-lands in the forest-steppe zone and emphasizes the incompleteness of the succession process of their formation. On the basis of the analysis of meadow plants populations the new method for the estimation of a destruction level of the meadow herbage, basing on comparison of vitality spectra of the grasses, leguminous and forbs populations, is offered. It was stated that the strategy of life of two species of leguminous grasses: *Lotus corniculatus* and *Trifolium pratense* naturally varies on pasture digression gradient. Thus the features *r*-strategist are developed in the populations.

Литература

1. Л. М. Бондарева, Структура популяций кормовых злаков на заливных лугах р. Сули за умов пасовищної дигресії, Укр. ботан. ж., 61, № 4 (2004), 21–29.

2. П. Л. Горчаковский, А. В. Абрамчук, *Пастбищная деградация пойменных лугов и ее оценка по доле участия синантропных видов*, Экология, № 5 (1983), 3–10.
3. Л. А. Жукова, *Популяционная жизнь луговых растений*, Йошкар-Ола, 1995.
4. Ю. А. Злобин, *Фитоценотический барьер*, *Материалы по динамике растит. покрова*, Владимир, 1968, 9–10.
5. Ю. А. Злобин, *Теория и практика оценки виталитетного состава ценопопуляций растений*, Ботан. журн., 74, № 6 (1989), 769–781.
6. Е. Л. Любарский, *Развитие популяционных исследований на кафедре ботаники Казанского университета*, Сб. “Структура и организация популяций”, Казань, 1985, 4–16.
7. Б. М. Миркин, Т. Г. Горская, *Теоретические аспекты анализа сукцессий в травомесях*, Биол. науки, № 1 (1989), 7–17.
8. Т. А. Работнов, *О флористической и ценотической неполночленности ценозов*, Докл. АН СССР, 130, Вып. 3 (1960), 671–673.
9. Т. А. Работнов, *Изучение ценотических популяций в целях выяснения стратегии жизни видов растений*, Бюлл. МОИП, Отд. биол., 80, Вып. 2 (1975), 5–17.
10. Н. В. Савченко, *Природные кормовые угодья России и их ресурсы*, Кормопроизводство, № 11 (1997), 6–9.
11. М. П. Шилов, *Состояние, использование, оптимизация и охрана естественных сенокосов и пастбищ Нечерноземной зоны России*, Продуктивность сенокосов и пастбищ, Новосибирск, Наука, 1986, 85–90.
12. G. P. Cheplick (ed.), *Population biology of grasses*, L., Cambridge Univ. Press, 1998.
13. E. R. Pianka, *On r- and K-selection*, Amer. Natural., 104, № 940 (1970), 592–597.
14. A. J. Shaw, *Heavy Metal Tolerance in Plants: Evolutionary Aspects*, Boca Raton: Florida, 1990.