

ЭНДОГЕННЫЕ (БИОМОРФОЛОГИЧЕСКИЕ СВОЙСТВА РАСТЕНИЙ) И ЭКЗОГЕННЫЕ (ПРИРОДНЫЕ И АНТРОПОГЕННЫЕ) ФАКТОРЫ В ОРГАНИЗАЦИИ И ДИНАМИКЕ РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ (НА ПРИМЕРЕ ПОЙМЕННЫХ ЛУГОВ СРЕДНЕЙ ОКИ)

© 2012 В.Н. Егорова

Московский педагогический государственный университет, г. Москва

Поступила 15.03.2012

В данной статье рассмотрены динамика флоры и растительности пойменной экосистемы реки Оки и взаимосвязь влияния эндогенных и экзогенных факторов и механизмов в ходе природных и антропогенных сукцессий.

Ключевые слова: пойменная экосистема, динамика, структура, ценопопуляции, оптимальные возрастные спектры, сукцессии.

Проведен длительный (1965 – 2010 гг.) мониторинг флоры и растительности пойменной экосистемы Средней Оки (Дединовское расширение, Московская область). В первой половине двадцатого столетия по нашим и литературным данным в условиях преимущественного влияния природных факторов и целостности пойменного ландшафта динамика качественных и количественных параметров структуры флоры и растительности осуществлялась на флуктуационном уровне [1, 2 и др.]. В этот период в пределах пойменной экосистемы в качестве доминантов функционировало 25 видов из 10 семейств, которые характеризовались 13 жизненными формами (ЖФ). В группу содоминантов входило 32 вида из 14 семейств. Все виды содоминантов характеризовались 10 ЖФ. Среди доминантов виды, размножающиеся преимущественно вегетативным путем составляли 40.0 %, семенным – 32.0 %, смешанным – 28.0 %; содоминантов (соответственно) – 36.1 %, 41.7 %, 22.3 %. В ненарушенных и слабонарушенных пойменных сообществах в структуре флоры наиболее многочисленно представлены виды, размножающиеся семенным (39.4 % от общего числа видов флоры) и смешанным (40.6 %) способами. Виды, размножающиеся преимущественно вегетативным путем составляли 20.0 % в структуре флоры. В течение данного периода сохранялись структурно-функциональные свойства, характерные для пойменных растительных сообществ – полидоминантность, сменодоминантность, относительная доля доминантов и содоминантов, когда виды либо сохраняют свое положение в ценозах, либо переходят из группы доминантов в группу содоминантов и наоборот. Достаточно стабильно сохраняется фитоценотическая обстановка растительных сообществ (общее проективное покрытие, высота растений, их жизненное состояние, характер подстилки и пр.). Фитоценотическая обстановка сообществ, в структуре которых относительная доля доминантов составляет 5,0 – 13,8 %, содоминантов – 2,9 – 4,9 % обуславливает стабильное функционирование всех видов и их количест-

венное соотношение в структуре сообществ. В этих условиях ни один вид, независимо от ЖФ и способов размножения (семенного, преимущественно вегетативного или смешанного), не достигает положения преимущественного доминанта и содоминанта, а виды в составе сообществ на том или ином уровне реализуют присущие им биоморфологические свойства и функционируют при разной численности ЦП. В результате формируются и стабильно функционируют полидоминантные, сменодоминантные пойменные растительные сообщества с богатым флористическим (28-49 видов на 100 кв.м. на разных частях поймы) составом. Количественная перегруппировка обилия видов, обуславливающая сменодоминантность пойменных сообществ, имеет флуктуационный характер и связана в пойменных местообитаниях главным образом с режимами поемности и аллювиальности.

В условиях интенсивного антропогенного прессы динамика растительных сообществ сопровождается количественными и качественными изменениями основных параметров их структуры. С 1960 -1963 гг. по 1997– 2010 гг., существенно сократилось число видов в различных частях поймы. В прирусловой части поймы: – а) при всех способах использования растительности в 1,2 раза, б) при внесении высоких доз минеральных удобрений и пастбищном использовании растительности в 2,5 раза, в) при внесении высоких доз минеральных удобрений и сенокосном использовании растительности в 1,9 раза. Соответственно – в переходной части поймы – в 1,2, 2,5, 1, 8 раза; в центральной части поймы – в 1,2, 2, 5, 1, 4 раза; в притеррасной части поймы – в 2,3, 4,3, 3,0 раза.

В структуре пойменных ценозов существенно снизилась фитоценотическая роль большинства видов, сохранившихся во флоре к 1997 – 2010 гг. В различных частях поймы в качестве доминантов функционировало 4 вида (в 6.3 раза меньше, по сравнению с 1940 – 1960 гг.), содоминантов – 12 видов (в 3 раза меньше, по сравнению с 1940 – 1960 гг.). Доминанты характеризовались длиннокорневищной (2 вида), длиннокорневищной-плотнoderновеной (1), рыхлокустовой (1) ЖФ; содоминанты – длиннокорневищной (1 вид), рыхлокусто-

вой (5), плотнодерновинной (1), длиннокорневищной-плотнотерновинной (2), длиннокорневищной-рыхлокустовой (1), ползучей (1) ЖФ. Относительная доля доминантов составляла 62,7 – 85,5 % от общей биомассы, содоминантов – 9,2 – 9,7 %, относительная доля остальных видов в ряду сообществ не превышала 13,0 – 20,0 %. Флористическая насыщенность сократилась до 14 – 29 видов на 100 кв.м. Выпадают или снижают численность до критического состояния виды не зависимо от ЖФ, способность возобновления и самоподдержания ЦП. Фитоценотическая обстановка, формирующаяся в ходе антропогенных сукцессий, выступает элиминирующим фактором, ограничивая для многих видов возможность реализации присущих им биоморфологических свойств. Динамика флоры и растительности приобретают однонаправленный и необратимый характер.

С целью выявления соотношения влияния эндогенных и экзогенных факторов на динамику природных сообществ, факторов и механизмов их естественных и антропогенных сукцессий были про-

анализированы биоморфологические свойства злаков основных ценозообразователей пойменных сообществ и уровень их реализации в различных условиях. Фитоценотическая роль изученных 11 видов злаков в эколого-антропогенных рядах менялась от доминантов до сопутствующих видов, онтогенетическое развитие особей видов осуществлялось при разном уровне их жизненного состояния. Во всех изученных сообществах, независимо от уровня жизненного состояния и численности ЦП, особи видов полностью завершали онтогенетическое развитие, хотя и при разной продолжительности большого жизненного цикла и длительности жизни побегов. Изученные виды характеризовались ЖФ: рыхлокустовой (*Agrostis gigantea*, *Alopecurus pratensis*, *Dactylis glomerata*, *Festuca pratensis*, *Phleum pratense*, *Poa palustris*); длиннокорневищно-рыхлокустовой (*Poa trivialis*); длиннокорневищно-плотнотерновинной (*Festuca rubra*, *Poa poratensis*); длиннокорневищной (*Bromopsis inermis*, *Elytrigia repens*).

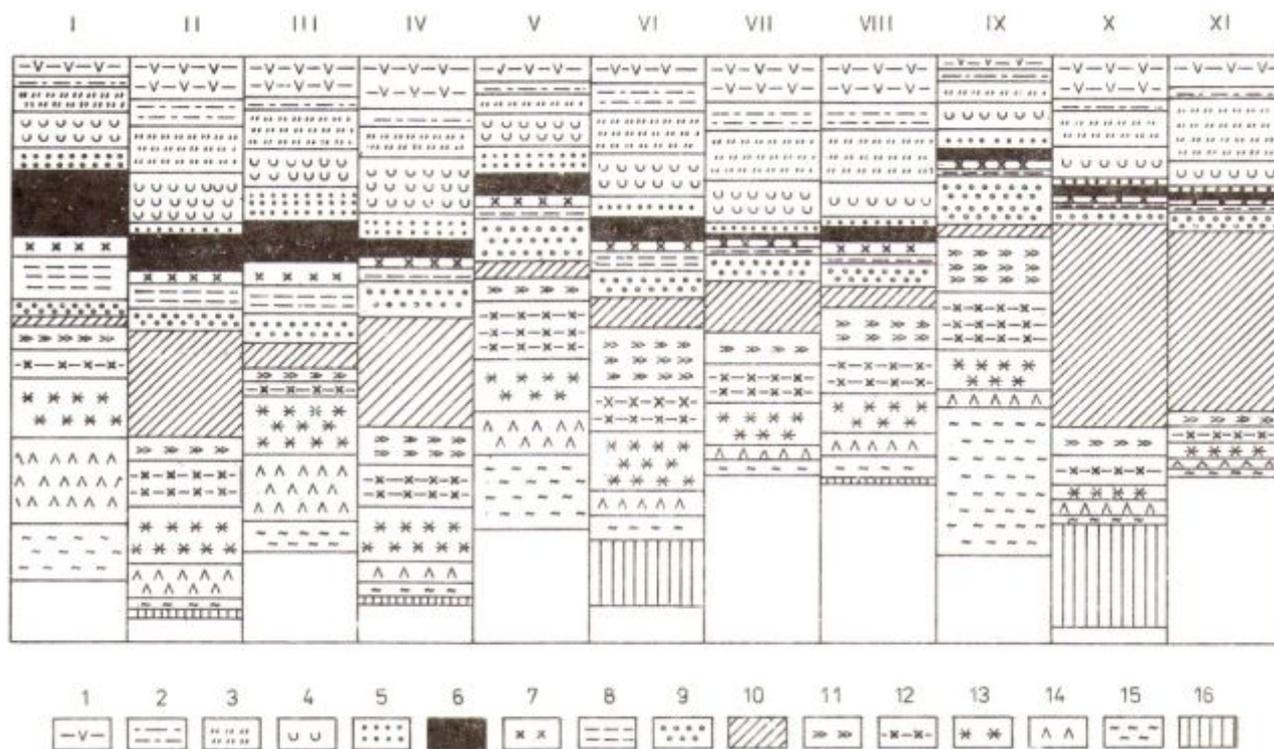


Рис. 1. Соотношение количественных и качественных характеристик признаков и свойств особей, ценопопуляций, консорциев злаков. Условные обозначения: 1 - продолжительность большого жизненного цикла особей; 2 - продолжительность онтогенеза побегов; 3 - размер дерновин или число парциальных кустов; 4 - общее число побегов на особь; 5 - % генеративных; 6 - потенциальная семенная продуктивность; 7 - реальная семенная продуктивность; 8 - условно-реальная семенная продуктивность; 9 - % плодообразования; 10 - абсолютный вес семян; 11 - время созревания семян; 12 - энергичность осыпания; 13 - способ размножения; 14 - число семян на 0,25 м²; 15 - число проростков на 0,25 м²; 16 - число личинок галлиц на генеративный побег.

Масштаб. Продолжительность онтогенеза: особей – 2 года – 1мм; побегов – 1 год – 1мм; размер растения: 1см – 1 мм, 1 парциальный куст – 1 мм; число побегов: 30 побегов - 1см; % генеративных: 10 % - 1 мм; семенная продуктивность для всех элементов: 100 шт. – 1мм; время созревания семян, энергичность их осыпания и способ размножения: 1 балл – 2 мм; число личинок галлиц на генеративный побег: 50 шт – 1 см.

I – *Agrostis gigantea*; II – *Dactylis glomerata*; III – *Phleum pratense*; IV – *Festuca pratensis*; V – *Poa palustris*; VI – *Alopecurus pratensis* L.; VII – *Festuca rubra*; VIII – *Poa pratensis*; IX – *Poa trivialis*; X – *Bromus inermis*, XI – *Agropyron repens*.

Виды разных ЖФ характеризовались способами размножения – семенным (рыхлокустовые злаки), смешанным (семенным и вегетативным – длиннокорневищно-рыхло-плотнокустовые злаки), преимущественно вегетативным (длиннокорневищные злаки). Для характеристики семенного размножения изучали потенциальную, условно-реальную, реальную семенную продуктивность, плодообразование, потенциальный запас семян ЦП видов, динамику проростков в сообществах. Для выяснения роли насекомых в семенном возобновлении злаков были проведены исследования структуры консорций их генеративной сферы. Были получены качественные и количественные характеристики комплекса фитоценотически значимых биоморфологических свойств особей, ЦП, консорций, которые позволили рассмотреть в определенной взаимосвязи и взаимообусловленности закономерности их формирования. Во всех случаях использовали средние данные за период исследования, полученные в сообществах, в которых каждый из анализируемых видов функционировал как доминант или содоминант. Количественные и качественные характеристики особей приведены для их средневозрастного генеративного состояния. Растения в этом возрастном состоянии наиболее полно проявляют присущие им свойства, имеют законченное структурное выражение и, таким образом, наиболее полно отражают наследственные свойства.

Сравнительный анализ показал, что у каждого вида в процессе эволюционного становления биоморфологические свойства формируются во взаимосвязи и взаимообусловленности. Для каждого вида был выявлен свой индивидуальный коррелятивный ряд комплекса биоморфологических свойств (рис. 1). Было установлено, что уровень репродуктивной способности растений непосредственно и прямолинейно не связан со способом размножения, хотя некоторые тенденции в этом отношении и наблюдаются. Структура консорций также в определенной степени взаимосвязана с биоморфологическими свойствами растений. Это дает основание считать, что коадаптация растений и их фитофагов осуществляется в процессе сопряженной эволюции и обеспечивает функционирование растений и животных в природных биоценозах. Эволюционное становление видов, коадаптация растений и фитофагов, формирование биоценозов идут параллельно [3 и др.].

Полученные материалы позволили определить общие и специфические черты функционирования ЦП видов и рассмотреть представление об оптимальных возрастных спектрах, структура которых обусловлена биоморфологическими свойствами растений, сформированными в процессе эволюционного становления (эндогенными факторами). Биоценоз в этой ситуации выступает как среда, обеспечивающая оптимальную (наиболее полную) реализацию присущих растениям биоморфологиче-

ских свойств. Равновесное состояние между пополнением ЦП в процессе размножения и отмиранием особей в конце онтогенеза направлено на стабильность их функционирования. В этом случае отсутствует нарушение непрерывности самоподдержания ЦП, закономерного, характерного для каждого вида, хода онтогенетического развития, что обеспечивает в структуре ЦП определенный уровень, обусловленный свойствами вида, участия особей каждого возрастного состояния и предупреждает их скопление в каком-либо возрастном состоянии. В данной ситуации организация ЦП видов будет определяться преимущественно биоморфологическими (внутренними, эндогенными) свойствами растений, сформированными в процессе эволюционного становления, а, следовательно, будет наиболее благоприятной, оптимальной.

В этой связи для каждого вида оптимальным мы рассматриваем такой возрастной спектр ЦП, когда в основу определения относительной доли особей каждого возрастного состояния положены биоморфологические свойства, достаточно полная реализация которых в ценозах обеспечивает равновесное состояние между поступлением молодых растений, развившихся из диаспор и отмиранием в результате старения, а также характерную для каждой биоморфы последовательность перехода особей из одного возрастного состояния в следующее с учетом элиминации в тех возрастных состояниях (проростки, ювенильные растения), в которых активный процесс отмирания наблюдается не только в критических ситуациях для развития растений. При расчете оптимального возрастного спектра относительная доля каждого возрастного состояния определяется следующей зависимостью: $P = t/T$ или $P = n \cdot t/T$, где P – относительная доля каждого возрастного состояния в оптимальном возрастном спектре; T – продолжительность большого жизненного цикла; t – продолжительность возрастного состояния; n – число партикул, возникающие в процессе деградации семенной особи или число особей клона каждого возрастного состояния. Первая зависимость применима для биоморф, у которых в течение всего онтогенеза либо отсутствует партикуляция семенных растений, либо она не приводит к их фитоценотической разобщенности. В этом случае при ценопопуляционных исследованиях в качестве счетной единицы используется особь, развившаяся из зародыша семени. При определении оптимального возрастного спектра для биоморф, у которых с процессом партикуляции и вегетативного размножения связано формирование новых, в разной степени омоложенных, физически и фитоценотически обособленных структур применима вторая зависимость. Эти структуры (омоложенные партикулы, особи клона и др.) как и особи семенного происхождения выступают в качестве единиц счета при ценопопуляционных исследованиях в природных сообществах. В наших исследованиях мы рассчи-

тали оптимальные возрастные спектры для 11 видов злаков. При их расчете использовали данные продолжительности пребывания особей в каждом возрастном состоянии, полученные в ценозах, где они занимают доминирующее положение, характеризуются хорошей жизненностью, осуществляют закономерный для каждого вида переход из одного возрастного состояния в следующее, полностью завершают онтогенетическое развитие. При расчете эмпирических возрастных спектров видов использованы фитоценотические параметры (число осо-

бей каждого возрастного состояния на единицу площади), которые получены в пойменных сообществах, где фитоценотическое положение каждого вида менялось от доминирующего до сопутствующего (рис. 2).

Сопоставление оптимальных и эмпирических возрастных спектров достаточно четко демонстрирует уровень реализации биоморфологических свойств растений в различной эколого-фитоценотической обстановке.

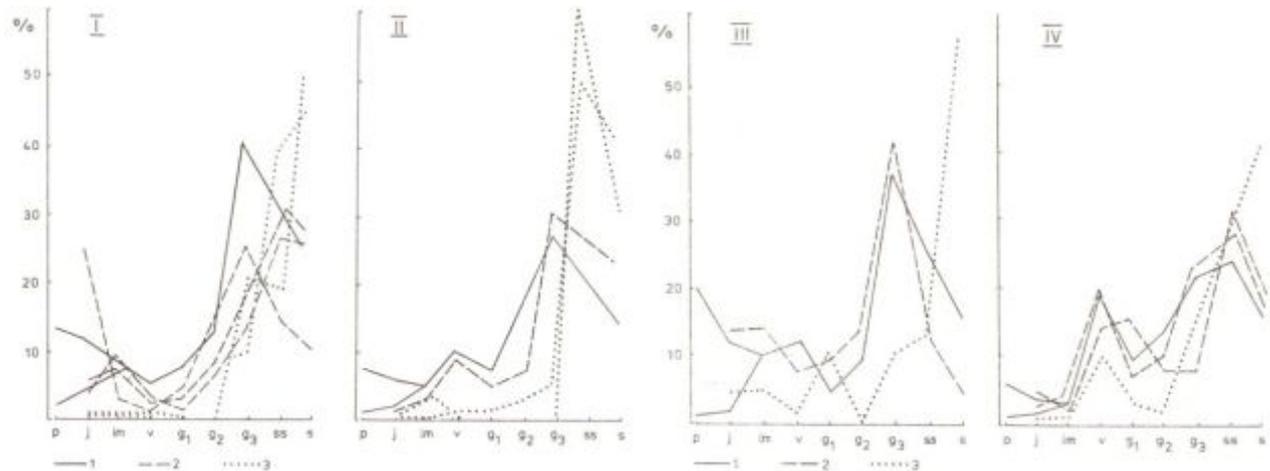


Рис. 2. Соотношение эмпирических и оптимальных возрастных спектров злаков, характеризующихся различными жизненными формами. 1- оптимальные возрастные спектры, 2 – эмпирические возрастные спектры, полученные в ценозах, где виды входят в группу доминантов или содоминантов; 3 – эмпирические возрастные спектры, полученные в ценозах, где виды входят в сопутствующую группу.

I - *Dactylis glomerata* L., II - *Bromus inermis* Leys., III - *Poa trivialis* L., IV - *Poa pratensis* L.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Егорова В. Н. Динамика видового состава и спектров жизненных форм флоры поймы реки Оки в ходе естественных и антропогенных сукцессий // Бот. журн. 2004. Т. 89, № 6. С. 957-973.
2. Егорова В. Н. Динамика видового состава и таксономической структуры флоры поймы реки Оки (Дединовское

расширение) в ходе естественных и антропогенных сукцессий // Бот. журн. 2007. Т. 92, № 5. С. 702-722.

3. Егорова В. Н., Мамаева Х. П., Фирсов С. Н. Структура консорциев генеративной сферы злаков и возобновление их ценопопуляций в пойменных ценозах реки Оки // Бот. журн. 2001. Т. 86, № 7. С. 26-38.

ENDOGENOUS (BIO MORPHOLOGICAL PROPERTIES OF PLANTS) AND EXOGENOUS (NATURAL AND ANTHROPOGENIC) FACTORS IN THE ORGANISATION AND DYNAMICS OF PLANT COMMUNITIES (ON THE CASE OF FLOODLAND MEADOWS OF OKA)

© 2012 Egorova V.N.

Moscow State Pedagogical University, Moscow

This article examines the dynamics of the flora and vegetation of the flood land ecosystems of the River Oka and the relationship between the influence of endogenous and exogenous factors and mechanisms in the natural and anthropogenic successions.

Key words: flood land ecosystem, dynamics, structure, cenopopulations, the spectrum of optimal age, succession.