УДК 581.522.5:582.542.1

ДИНАМИКА ДЕМОГРАФИЧЕСКИХ ХАРАКТЕРИСТИК ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ *AGROSTIS DILUTA* KURCZ. В ДОЛИНЕ СРЕДНЕЙ ЛЕНЫ

© 2013 В.Е. Кардашевская, Н.Н. Егорова

Северо-Восточный федеральный университет имени М.К. Аммосова, г. Якутск

Поступила в редакцию 17.05.2013

Рассмотрена динамика демографических характеристик ценопопуляций *Agrostis diluta* Kurcz. в долине Средней Лены. Установлено наличие разных типов онтогенетического спектра, проведена классификация по «дельта-омега» и выявлен волнообразно-флуктуационный тип динамики ценопопуляций.

Ключевые слова: *ценопопуляция, A. diluta, онтогенетический спектр, интегральные индексы, «дельта-омега»*

В Центральной Якутии возрастает хозяйственное использование дикорастущих злаков в качестве кормовой базы. В семействе злаковых (*Poaceae* Barnh.) род *Agrostis* L. – один из наиболее крупных и широко распространенных родов, отличающийся высокой полиморфностью и сложностью морфологической дифференциации таксономически близких видов. Критическое изучение и уточнение видового состава и секций рода на территории Евразии провела Е.А. Курченко [1]. На основании таксономически значимых биоморфологических, анатомических, популяционно-онтогенетических признаков автор описала 2 новых вида – *A. diluta* Kurcz. и *A. breviramea* Kurcz. Главными диагностическими признаками *A. diluta* (полевицы светлой), хорошо отличающими от близкородственного вида *A. gigantea* Roth, являются рыхлокустовая жизненная форма, небольшие размерные признаки генеративных и вегетативных побегов, листовых пластинок, соцветий, меньшее число веточек (в том числе малоколосковых и коротких одноколосковых) в нижнем узле соцветия [1, 2]. Вид отнесен к секции *Vilfa* (Adans.) Roem. et Schult [2, 3] и занимает переходное положение между столонообразующим *A. stolonifera* L. и длиннокорневищным *A. gigantea* [2, 5]. На основании присутствия у *A. diluta* хорошо развитых пучков волосков на каллусе нижних цветковых чешуй, как у *A. gigantea*, *A. diluta* включен в агрегат *A.* aggr. *gigantea* [3, 4]. *A. diluta* введен в новую сводку «Конспект флоры Сибири» [6]. Вид широко распространен в европейской части России, на Кавказе, в Сибири и на российском Дальнем Востоке [2, 4, 6].

При проведении ценопопуляционных исследований полевиц Центральной Якутии потребовалось уточнение таксономического статуса видов *Agrostis*. Изучение собственных сборов из района исследований совместно с монографом рода *Agrostis* Е.И. Курченко выявило, что принимаемый ранее за один вид *A. gigantea* оказался агрегатом, включающим 3 разных вида – *A. diluta*, *A. tenuis* Sibth. и *A. gigantea*. Ранее *A. diluta* и *A. tenuis* не были указаны во флоре Якутии [7, 8]. Ревизия гербарных образцов рода *Agrostis* из фондов Гербариев Северо-Восточного федерального университета и ИБПК СО РАН (г. Якутск) также установила наличие двух новых видов *A. diluta* и *A. tenuis*. Таким образом, принимаемый ранее за один вид *A. gigantea*, дифференцирован на три вида: *A. gigantea* и два новых для флоры Якутии – *A. diluta* и *A. tenuis*. Структура и состояние ценопопуляций (ЦП) видов рода *Agrostis*, в том числе *A. diluta*, в Якутии ранее не изучалась. Е.И. Курченко [9, 10] провела изучение динамики ценопопуляционных структур *A. tenuis* и *A. canina* L.

Цель работы: изучение демографических признаков ЦП *A. diluta* и их динамики в течение ряда лет в долине Средней Лены.

Материалы и методы исследования. Объектами исследования были природные ЦП *A. diluta* в долине Средней Лены. В работе использованы материалы, собранные в Намском районе Республики Саха (Якутия) (долина Энсиэли) в 2007-2012 гг. в единые сроки – с 20 июля по 10 августа, в фенофазы «конец цветения-плодоношение» *A. diluta* – в момент наиболее

Кардашевская Вилюра Егоровна, кандидат биологических наук, доцент кафедры ботаники и мерзлотного лесоведения. E-mail: kardashevskaya_v@inbox.ru
Егорова Нюргуяна Назаровна, аспирантка. E-mail: nurne@mail.ru

полного развития ЦП вида. Всего было исследовано 9 ЦП *A. diluta*. ЦП вида больше приурочены к средней пойме, на высокой пойме их меньше. Характеристика фитоценотической обстановки ЦП проведена по общепринятым геоботаническим методам, экотопическая характеристика – по региональным экологическим шкалам на основании геоботанических описаний [11]. Изучение ЦП провели по общепринятым популяционно-онтогенетическим методам [12-16]. За счетную единицу принята особь. Плотность и онтогенетический спектр ЦП устанавливали на основе учета 10 площадок размером 0,25 м^2. При определении онтогенетического состава учитывали следующие состояния: проростки (p), ювенильные (j), имматурные (im), виргинильные (v), молодые генеративные (g1), средневозрастные генеративные (g2), старые генеративные (g3) и субсенильные (ss). При выделении онтогенетических состояний использовали критерии, предложенные Е.И. Курченко [1, 17] для рыхлокустовых злаков рода *Agrostis* (на примере *A. gigantea* Roth, *A. tenuis* Sibth). На основе изучения онтогенетических групп построили онтогенетические и базовый спектры.

При анализе структуры и динамики ЦП рассчитывали следующие характеристики: индекс возрастности (дельта, Δ) [13], индексы восстановления (Iв) и замещения (Iз) [18, 19], индекс старения (Iс) [20], эффективная плотность и индекс эффективности (омега, ω) [21]. Оценку состояния ЦП проводили по классификации Т.А. Работнова [12], А.А. Уранова и О.В. Смирновой [22] на основе критерия абсолютного максимума и по классификации «дельта-омега» Л.А. Животовского [21], основанной на совместном использовании индексов возрастности и эффективности.

Результаты исследований и их обсуждение. Фитоценотический ареал вида узкий и приурочен в основном к пойменным луговым сообществам, в которых вид является доминантом или содоминантом. В долине р. Лены выделено 9 луговых сообществ с участием *A. diluta*. Среднепойменные сообщества характе-ризуются более густым, сомкнутым травостоем (общее проективное покрытие – 100%), обилием полевицы светлой (проективное покрытие – 30-70%) и более высоким видовым разнообразием (включают 17-47 видов) по сравнению с сообществами высокой поймы. В одном и том же сообществе в разные годы обильными бывают разные виды, причем видовой состав незначительно меняется, так как часть видов, вероятно, находится в покоящемся состоянии. Во многих сообществах присутствуют синантропные виды, наиболее активно внедряется *Plantago media* L. Расчеты по региональным экологическим шкалам [11] установили приуроченность сообществ с участием *A. diluta* к влажнолуговым (ступени 64,4-74,1) и довольно богатым (ступени 10,6-12,8) почвам, выпас слабый (ступени 3,3-3,9 по шкале пастбищной дигрессии). Таким образом, диапазон экологических условий обитания вида довольно узкий.

Гидротермический коэффициент (ГТК), рассчитанный на период май-июль (весеннее прорастание-плодоношение), высокий в 2007 г. и 2009 г. (9,5 и 8,2 соответственно), средний в 2008 и 2010 гг. (7,6 и 6,0) и снижается в 2011-2012 гг. (5,8 и 4,9). Режим использования – выпас, рекреация и в ЦП 5 – сенокос. Пастбищная нагрузка и рекреационное воздействие на ЦП по годам не изменялись, за исключением ЦП 2 в 2012 г., когда резко усилилась рекреационная нагрузка, что отразилось в значительном снижении числа генеративных особей в связи с переходом их во временно нецветущие и субсенильные состояния.

В работе популяционный мониторинг представлен по следующим демографическим характеристикам: плотность (физическая численность), эффективная плотность, тип онтогенетических спектров и интегральные показатели (Iв, Iз, Iс, Δ и ω). Плотность особей в ЦП разная и по годам меняется. В ЦП 1 и 2, исследованных в течение 6 лет, особенно резкие различия имеются в численности особей прегенеративной фракции. Как более объективный показатель нагрузки на энергетические ресурсы среды Л.А. Животовский [20] ввел новую популяционную характеристику – эффективную плотность популяции. На рис. 1 видно, что плотность четко реагирует на изменение ГТК: в годы с обильными осадками (2007-2010 гг.) в целом наблюдается увеличение числа особей прегенеративной фракции (p, j, im) (рис. 2), тогда как эффективная плотность в эти годы с повышенными осадками остается почти неизменной. В 2010 г. и последующие годы эффективная плотность снижается за счет старения ЦП, так как особи g2 переходят в состояние g3 или ss, а g3 – в ss. Это связано с тем, что величина эффективной плотности в основном обусловлена численностью особей генеративной фракции, но понижается при резком увеличении прегенеративной и постгенеративной фракций.

В других ЦП, исследованных в течение трех лет (2010-2012 гг.), проявляется та же закономерность хода динамических процессов. Соотношение особей разных онтогенетических состояний зависит от обилия осадков. В 2009-2010 гг. ГТК был повышенный, что отразилось на хорошем прорастании семян и в 2010 г. плотность во всех ЦП достигла максимального значения по сравнению с последующими засушливыми годами (2011-2012 гг.) (табл. 1). В 2011 г. наблюдается постепенное снижение, а в 2012 г. – резкое уменьшение особей прегенеративной фракции.

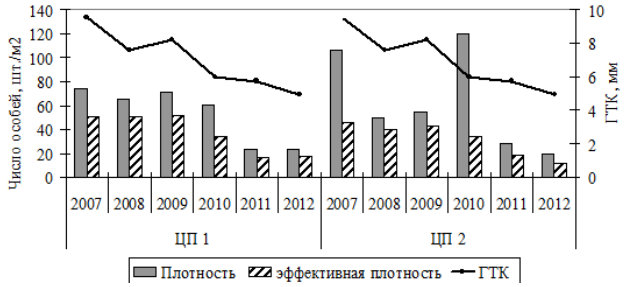

Рис. 1. Зависимость плотности особей *A.diluta* от ГТК в период вегетации

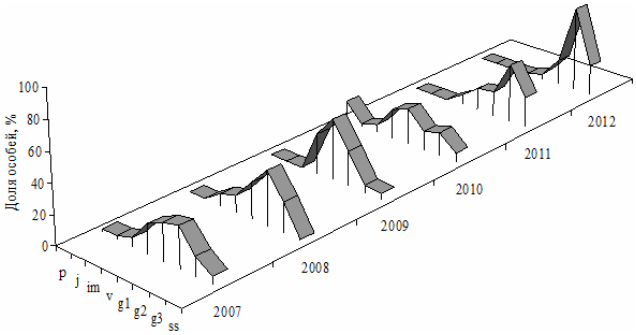

Рис. 2. Динамика онтогенетического спектра ЦП 1 *A.diluta* в 2007-2012 гг.

Рассмотрим подробнее следующую важнейшую характеристику ЦП – онтогенетические спектры, так как они диагностируют современное состояние и дают оценку перспектив развития в будущем. Левосторонний спектр был представлен в двух ЦП (ЦП 2 и 6) в 2007 и 2010 гг. с высоким ГТК. ЦП 2 входит в состав разнотравно-млечниково-полевицевого сообщества, расположенного в ложбинной части средней поймы, в которой весной скапливаются талые воды, летом дольше сохраняется влажность почвы. Общее проективное покрытие (ОПП) травостоя составляет 65%, проективное покрытие (ПП) *A. diluta* – 45%, задернованность почвы – 55%, уровень увлажнения высокий – ступень 73,8, используется слабо как пастбище. ЦП 6 в составе разнотравно-лапчатково-полевицевого сообщества находится в равнинной части средней поймы с неровным микрорельефом, ОПП=100%, ПП=60%, характеризуется самым высоким уровнем увлажнения (ступень 74,1) по сравнению с остальными изученными ЦП и в годы исследований почти не подвергалось антропогенной нагрузке.

Таблица 1. Динамика демографических показателей ЦП *A. diluta* в 2010-2012 гг.

№ ЦП	Год	Плотность, шт./м^2		Тип спектра*	Iв*	Iс*	Дельта (Δ)	Омега (ω)	Тип ЦП по «дельта-омега»
		физическая	эффективная						
4	2010	26	20,4	Б	0,05	0,06	0,58	0,79	зрелая
	2011	26,4	15,7	П	0,17	0,47	0,72	0,60	старая
	2012	22,0	14,5	П	0	0,35	0,78	0,66	стареющая
5	2010	33,6	17,3	Б	1,26	0,05	0,29	0,51	молодая
	2011	27,2	10,7	Б	1,65	0,03	0,26	0,39	молодая
	2012	13,6	7,6	П	0,17	0,57	0,76	0,56	старая
6	2010	102,8	41,2	Л	1,59	0,02	0,20	0,40	молодая
	2011	42,0	23,6	Б	0,81	0,02	0,32	0,56	молодая
	2012	14,2	11,2	П	0,03	0,08	0,66	0,79	стареющая
8	2010	32,0	23,2	П	0,12	0,05	0,54	0,73	зрелая
	2011	20,0	12,4	П	0,15	0,38	0,69	0,62	стареющая
	2012	25,2	16,9	П	0	0,33	0,75	0,67	стареющая
9	2010	46,4	27,8	Б	0,58	0,12	0,41	0,60	переходная
	2011	56,8	20,1	Б	2,50	0,22	0,28	0,345	молодая
	2012	42,0	17,8	Б	0,39	0,28	0,47	0,42	переходная
12	2010	31,2	20,9	Б	0,17	0,28	0,62	0,67	стареющая
	2011	29,2	18,9	Б	0,23	0,26	0,58	0,65	стареющая
	2012	19,5	12,4	П	0,02	0,40	0,77	0,64	стареющая
13	2010	46,4	30,4	Ц	0,58	0,03	0,36	0,66	переходная
	2011	21,2	15,4	П	0,03	0,23	0,69	0,73	стареющая
	2012	24,4	16,3	П	0	0,33	0,78	0,67	стареющая

* *Примечание:* Б – бимодальный спектр, П – правосторонний, Л – левосторонний, Ц – центрированный; Iв – индекс восстановления, Iс – индекс старения; дельта – индекс возрастности, омега – индекс эффективности

В ЦП 2 в 2007 г. абсолютный максимум находился на имматурных особях (27,8% от общего числа особей), а в 2010 г. – на проростках (29,2%). Индекс восстановления ЦП 2 составлял 1,97 и 2,19 против 0,08-0,18 в другие годы, индекс возрастности был минимальным в 2007 и 2010 гг. – 0,18-0,16 против 0,45-0,75 в остальные годы наблюдений. В ЦП 6 левосторонний спектр был представлен в 2010 г. с максимумом на im группе, причем прегенеративная фракция составляла 2/3 всей ЦП (66,5%) и поэтому Iв высокий.

Анализ показывает, что левосторонний спектр характерен в благоприятные по влаго-

обеспеченности годы для ЦП с низкими ОПП, ПП, эффективной плотностью и со слабой антропогенной нагрузкой. Проростки появляются в течение вегетационного периода, занимают свободную территорию и приживаются при достаточно высокой влажности почвы и слабом антропогенном воздействии. В левостороннем спектре *A. diluta* абсолютный максимум может приходиться на любую из онтогенетических групп прегенеративной фракции. Индексы возрастности и эффективности низкие в пределах 0,20-0,32 и 0,35-0,56 соответственно (табл.) Все ЦП с левосторонним спектром по классификации «дельта-омега» Л.А. Животовского (2001) относятся к молодым (табл.).

Бимодальный спектр имели большинство изученных ЦП (7 из 9), но в разные годы. В 2009 г. только одна ЦП 2 была двухвершинной с максимумами на g1 (30,7%) и g3 (26,3%) особях. В 2010 г. бимодальный спектр был представлен в пяти ЦП (ЦП 1, 4, 5, 9 и 12), в 2011 г. – в четырех ЦП (ЦП 5, 6, 9 и 12), в 2012 г. – только в ЦП 9. Таким образом, ЦП 9 имела бимодальный спектр в течение трех лет (2010-2012 гг.), ЦП 5 и 12 – в течение двух лет. ЦП 1 находится в разнотравно-подорожниково-полевицевом сообществе, ЦП 4 – разнотравно-полынно-полевицевом, ЦП 5 – овсяницево-полевицевом, ЦП 9 – разнотравно-злаковом и ЦП 12 – полевицево-разнотравном сообществе. Эти ЦП произрастают в средней и высокой пойме, в сообществах вместе с *A. diluta* содоминируют виды разнотравья, ОПП в пределах 60-100%, ПП вида – 25-70%. ЦП 5 располагается в сообществе, однократно скашиваемом в августе (после плодоношения *A. diluta*). В ЦП 5 в 2010 г. преобладали виргинильные особи (46,4%), что определило высокий Iв и низкий Δ (табл. 1). Следует отметить, что ЦП 5 отличается от остальных ЦП низкой эффективной плотностью.

Сочетания максимумов довольно разнообразны: в ЦП 4 и 12 максимумы приходятся на g1 (30,8%) и g3 (40,0%), в ЦП 5 – в 2010 г. преобладают v (46,4%) и g3 (17,9%), в 2011 г. – j (36,8%) и g3 (23,5%), в ЦП 6 – j (24,8%) и g2 (23,8%), в ЦП 9 – в 2010 г. – v (19,0%) и g3 (24,1%), в 2011 г. – v (21,1%) и ss (18,3%), в 2012 г. – p (24,8%) и g3 (37,1%). При сочетании максимумов особей прегенеративной (p, j, v) и генеративной (g2, g3) фракций индекс восстановления и индекс возрастности ЦП достигают 0,39-1,65 и 0,27-0,56 соответственно. Это свидетельствует о хорошем пополнении ЦП молодыми особями. По классификации «дельта-омега» такие ЦП являются в основном молодыми, реже переходными (табл. 1). Если абсолютные максимумы сдвинуты на более поздние онтогенетические состояния (g1 и g3), то происходит снижение индекса восстановления до 0,05-0,51 и подъем индекса возрастности до 0,47-0,79, что характеризует ЦП как зрелые или стареющие. Таким образом, ЦП с бимодальным спектром находятся на разных этапах развития. Первый максимум может приходиться на любую из онтогенетических групп прегенеративной фракции, второй – на g2, g3 и ss. Бимодальные онтогенетические спектры ЦП свидетельствуют о завершении одной волны популяционного потока и начале следующей [13].

Центрированный спектр был представлен в трех ЦП. В течение трех лет (2007-2009 гг.) ЦП 1 характеризуется преобладанием генеративных особей и максимумами в онтогенетическом спектре на группе g2 (23,5-36,4%) и g1 (23,5-40,8%) растений (рис. 2). Индекс восстановления и индекс возрастности варьируют в пределах 0,24-0,43 и 0,33-0,46 соответственно. В ЦП 2 центрированный спектр наблюдался в 2008 г. с максимумами на g2 (34,5%) и g1 (33,1%) особях, индекс восстановления был низким 0,10, индекс возрастности – 0,49. В ЦП 13 в 2010 г. доля g1 и g2 одинакова – 21,6%. ЦП *A. diluta* с центрированными спектрами по классификации «дельта-омега» оказались зреющими, переходными и зрелыми.

Правосторонний спектр, для которого характерен устойчивый подъем в старой генеративной и постгенеративной фракций, имели в 2011 г. пять ЦП, а в 2012 г. все ЦП, за исключением ЦП 9 (табл. 1). Эти годы по сравнению с предыдущими отличались минимальным ГТК. Особенно в 2012 г. (ГТК=4,93) в онтогенетических спектрах ЦП наблюдается резкое преобладание g3 (56,4-67,2%). Сравнение правосторонних онтогенетических спектров показывает, что в 2011 г. характерно отсутствие особей трех групп особей – p, j и im, тогда как в 2012 г. часто выпадает вся прегенеративная фракция (от p до v) и даже g2. Это отражается на интегральных показателях: уменьшается индекс восстановления до 0-0,17 и увеличивается индекс возрастности до 0,58-0,78. Согласно классификации «дельта-омега» правосторонние ЦП *A. diluta* в эти годы характеризуются как стареющие (85,7%), редко как старые и переходные.

Таким образом, онтогенетическая структура ЦП *A. diluta* представлена разными типами спектров и меняется по годам. Все исследованные ценопопуляции *A. diluta* с разными типами спектров в период наблюдений являются нормальными неполночленными. Вместе с тем в 2012 г. ЦП 4, 12 и 13 приближаются к регрессивному типу за счет элиминации прегенеративной фракции и выпадения g1-g2. Сохраняются только g3 (их доля резко повышается до 56,4-67,2%) и ss (32,8-40,0%) особи. Видимо, в засушливые годы эти группы пополняются за счет молодых v, g1 и g2 особей.

Анализ онтогенетических спектров *A. diluta* показал, что во всех изученных ЦП наиболее устойчивой группой являются g3 особи, часто доминирующие. Они встречаются во все годы во всех ЦП. Следующая группа обычная почти во всех ЦП – группа ss особей. Менее постоянны в онтогенетических спектрах g1 и g2. Во всех ЦП, но в разные годы встречаются v особи. Непостоянно и в меньшем количестве в исследованных ЦП на протяжении трех-шести лет наблюдений присутствует прегенеративная фракция – p, j и im особи. Все это отразилось на базовом онтогенетическом спектре *A. diluta* в пойменных лугах Средней Лены. Базовый спектр правосторонний и в нем представлены особи всех онтогенетических состояний за исключением сенильного (рис. 3). Абсолютный максимум приходится на старые генеративные особи. Зона базового спектра широкая. Как было указано выше, *A. diluta* имеет узкую экологическую и фитоценотическую амплитуду, следовательно, установленный в результате многолетних исследований базовый спектр вида близок к характерному. Таким образом, в пойменных лугах Средней Лены в годы исследований распределение особей *A. diluta* по онтогенетическим состояниям довольно динамично и в онтогенетическом спектре колебания выражены как в левой, так и в правой части спектра.

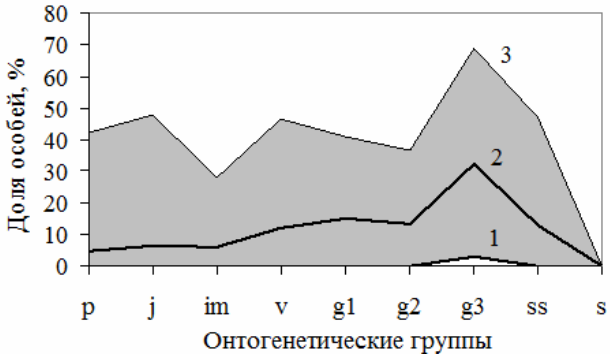

Рис. 3. Базовый онтогенетический спектр *A. diluta*: 1 – минимум, 2 – базовый спектр, 3 – максимум

Рассмотрим динамику онтогенетического состава в конкретных ЦП *A. diluta* на протяжении 3-6 лет. В ЦП 1 и 2 наблюдения проводили в течение 6 лет (рис. 1 и 4), в остальных ЦП – 3 года (табл. 1). Необходимо отметить, что самоподдержание полевицы светлой происходит исключительно семенным пу-тем. Вид имеет высокую семенную продуктивность ($РСП_{особи}$=619-5405) и высокую всхожесть семян, например, после 2 лет хра-нения энергия прорастания семян равна 92,5%, лабораторная всхожесть – 96,0%, после 6 лет – соответственно 78,5% и 80,5%. В ЦП 1 в 2007 г. (первый год наблюдения) спектр был центрированный с преобладанием g2, также были многочисленны v и g1, поэтому Δ=0,37, что говорит об относительной молодости ЦП 1, но ω=0,68. Поэтому ЦП 1 в начале мониторинга характеризуется как переходная (рис. 4). В 2008 г. уменьшается чис-ленность v особей, переходящих в состояние g1, увеличивается число g2 и g3 за счет перехода в эти состояния особей g1 и g2. Центрированность спектра сохраняется, индексы возрастают (Δ=0,46, ω=0,78) и ЦП 1 характеризуется как зрелая (рис. 4). В 2009 г. неполночленность усиливается, так как полностью выпадает младшая группа (p, j и im), становится больше v, g1 и g2, меньше g3 и появляются малочисленные ss. В результате тип спектра не изменяется, но индекс возрастности понижается до 0,33 и ЦП 1 становится зреющей, т.е. происходит некоторое омоложение ЦП. В 2010 г., как видно из рис. 2, начинается малая волна возобновления – происходит пополнение ЦП семенными особями, появляется подрост (p+j+im), составляющий 13,7% от общего числа особей. Спектр приобретает бимодальный вид, Iв=0,5, индексы Δ и ω понижаются и поэтому ЦП 1 в 2010 г. переходит в статус молодой. Омоложение связано с благоприятным для *A. diluta* вегетационным сезоном предыдущего 2009 г. (обилие осадков, высокий ГТК – 8,2), когда наблюдалась не только высокая семенная продуктивность, но и выход многих угнетенных особей из покоя. Однако в последующие засуш-ливые годы (2011-2012 гг., ГТК соответственно 5,8 и 4,9) в спектре онтогенетических состояний происходят резкие изменения: элиминации прегенеративной фракции и быстрое увеличение доли g3 и ss, особенно в 2012 г. Последнее связано с преждевременным старением v и g1 особей: происходит пропуск одного (g1 или g2) или нескольких онтогенетических состояний (g1, g2) либо целого генеративного периода (g1-g3). Это проявление временной поливариантности [19]. В соответствии с классификацией «дельта-омега» молодая ЦП 1 в 2011 г. резко становится стареющей (Δ=0,61-0,71, ω=0,72-0,75) и сохраняется в этом состоянии в 2012 г. Таким образом, в ЦП 1 за 6 лет исследований наблю-дается одна малая волна возобновления. Видимо, предыдущая волна возобновления произошла 2-3 года назад. Однако погодные условия повлияли на приживаемость подроста.

В ЦП 2 в начале мониторинга (2007 г.) превалирует прегенеративная фракция (66,9%, причем подрост p+j+im составляет значительную часть фракции – 48,1%), генеративной фракции почти в 2 раза меньше (32,8%), спектр левосторонний. Показатели индексов (Δ=0,18, ω=0,43) характеризуют ее как молодую (рис. 4).

Рис. 4. Динамика ЦП 1 и 2 *A. diluta* по классификации «дельта-омега» в 2007-2012 гг.: по оси абсцисс – индекс эффективности (ω), по оси ординат – индекс возрастности (Δ)

Следовательно, достаточное увлажнению (ГТК=9,5), хорошая семенная продуктивность (РСП=870-4898) и высокая всхожесть семян определили возникновение малой волны возобновления в 2007 г. Однако через год из-за массовой гибели подроста не наблюдается резкого увеличения v группы. Осадков, влияющих на ход онтогенеза, в 2008 г. было меньше (ГТК=7,6). Онтогенез продолжали взрослые особи: v пополнили генеративную фракцию, одна часть g1 перешла в g2, а другая часть – в g3. Не изменилась доля ss. Спектр центрированный, индексы возрастности и эффективности увеличились значительно (Δ=0,49, ω=0,84) и ЦП 2 переходит из молодой в зрелую. В благоприятном 2009 г. ЦП 2 остается зрелой (Δ=0,45, ω=0,77), но с бимодальным спектром. В 2010 г., как и в ЦП 1, наблюдается волна возобновления, абсолютный максимум перемещается на проростки, происходит значительное омоложение и ЦП 2 становится молодой (Δ=0,16, ω=0,27). В сухие 2011 и 2012 гг. происходят такие же процессы старения, как и в ЦП 1, но более сильные, поэтому, как видно на рис. 4, ЦП 2 очень близка к типу «старая». Таким образом, В ЦП 2 в течение 6 лет наблюдались две малые волны возобновления. Однако под воздействием климатических условий происходит элиминация прегенеративной фракции, нарушается переход в следующие онтогенетические состояния. Погодичное изменение условий влияет на состав ценопопуляций.

В настоящее время различают три типа динамики: сукцессионный, флуктуационный и волнообразно-флуктуационный [18]. В ЦП 1 и 2 происходит волнообразно-флуктуационный тип динамики, при котором совмещаются начало новой и конец старой волны и имеются перерывы в приживаемости подроста. В ЦП 4 в первый год исследования (2010 г.) преобладали особи генеративной фракции – 89,2%, спектр бимодальный с максимумами на g1 и g3. Индексы восстановления и старения низкие (табл. 1), так как отсутствовал подрост (p+j+im), а постгенеративная фракция (ss) составляла всего 6,2%. На следующий год в спектре произошли изменения: g1 и g2 перешли в g3, а особи g3 пополнили группу ss. В результате изменения соотношения спектр становится правосторонним и ЦП 4 характеризуется как старая (Ic=0,47 – максимальный за все годы наблюдений среди всех ЦП) (табл. 1). В 2012 г. ЦП состоит лишь из старых особей (g3 и ss) и характеризуется как стареющая, но близкая к старой. Таким образом, в течение трех лет в ЦП 4 наблюдается флуктуационный процесс без малой волны возобновления.

В ЦП 5 в 2010 г. преобладали молодые особи (58,3%), онтогенетический спектр бимодальный (максимумы на v и g3) и ЦП характеризуется как молодая (табл.). В 2011 г. спектр и тип ЦП не меняются, наблюдается лишь перемещение максимума от v на j особи. В 2012 г. структура и состояние ЦП 5 резко изменилось: на фоне недостатка увлажнения произошло сильное вытаптывание территории сообщества, что привело к элиминации молодых растений, переходу значительной части генеративной фракции в субсенильное состояние, в результате доля ss особей увеличилась до 58,8%. Спектр стал правосторонним, а ЦП – старой. Тип динамики волнообразно-флуктуационный.

В ЦП 6 в 2010 г. превалировали прегенеративные особи (66,5%), спектр был левосторонним с максимумом на im группе и ЦП характеризовалась как молодая. В 2011 г. тип ЦП не меняется, но спектр становится двухвершинным с максимумами на j и g2. В 2012 г. ЦП 6 переходит к стареющему типу с правосторонним спектром: показатели индексов Δ и ω увеличиваются за счет снижения числа прегенеративных растений и увеличения доли особей генеративной

фракции. Тип динамики волнообразно-флуктуационный.

ЦП 8 течение трех лет не меняет тип спектра – правосторонний с абсолютным максимумом на g3. Однако, если в 2010 г. ЦП 8 характеризуется как зрелая, то в последующие годы происходит постепенное увеличение Δ (от о,54 до 0,75) и ценопопуляция переходит к стареющему типу (табл.). Тип динамики – собственно флуктуационный.

ЦП 9 также на протяжении трех лет наблюдений не меняла бимодальный тип спектра (табл. 1). В 2010 г. существенно высокие доли особей как прегенеративной (35,3%), так и генеративной (53,4%) фракций, определили значения Δ=0,41 и ω=0,60 и согласно этому ЦП 9 была переходной. В 2011 г. почти в 2 раза увеличивается доля молодых растений (63,4%), поэтому характерны высокое значение Iв и низкие значения индексов Δ и ω. В связи с этим ЦП 9 переходит в статус молодой. В засушливый 2012 г. часть особей v и g1 групп, пропуская последовательные онтогенетические состояния (g1 и g2), переходят в группу g3 и ЦП 9 вновь становится переходной. В отличие от остальных ЦП 9 в разнотравно-злаковом пойменном лугу характеризуется низкими показателями ОПП травостоя (55-60%), задернованности (50-55%), а ПП вида составляет всего 25-30%. Эти фитоценотические особенности влияют на демографические показатели. В ЦП 9 в течение трех лет исследований наблюдались ежегодные малые волны возобновления, не исключая самый сухой 2012 г. Доля подроста (p+j+im) составляла в эти годы от 16,4 до 42,3% от общего числа особей. Тип динамики – волнообразно-флуктуационный.

ЦП 12 как была стареющей в начале мониторинга, так и остается в таком состоянии в течение трех лет. Однако соотношение групп в онтогенетическом составе заметно меняется: доля g3 увеличивается от 33,3% до 56,4%, доля ss – от 28,2% до 40,0%, Это обуславливает изменение онтогенетического спектра от бимодального к правостороннему, возрастание Δ, т.е. постепенное старение ЦП. Однако ω остается на одном уровне, вследствие этого ЦП 12 не меняет свой тип (табл. 1). Тип динамики – собственно флуктуационный.

Исходная ЦП 13 в 2010 г. характеризуется как переходная с центрированным спектром, в котором 1/3 состава представлена прегенеративной фракцией (im =14,7%, v=20,7%) и почти 2/3 (61,2%) – генеративной. В 2011 г. уменьшается доля молодых и увеличивается доля генеративных особей, абсолютный максимум перемещается на g3, спектр становится четко правосторонним, а ЦП согласно увеличению Δ и ω приобретает тип стареющей (табл. 1). Тип динамики – собственно флуктуационный.

Выводы: многолетние исследования *A. diluta* в долине Средней Лены показали разнообразную картину динамики демографических характеристик вида (плотность, тип онтогенетических спектров, интегральные индексы восстановления, замещения, старения, возрастности и эффективности), которые меняются довольно существенно в зависимости, во-первых, от гидротермических условий предшествующего и текущего вегетационных периодов, во-вторых, от ценотических факторов (общего проективного покрытия травостоя, степени задернованности почвы, проективного покрытия вида) и, в-третьих, от антропогенного пресса. Пополнение ЦП за счет приживаемости молодых особей прегенеративной фракции зависит от условий увлажнения. Высокая элиминация молодых особей наблюдалась в засушливый 2012 г. Многолетними наблюдениями установлены пропуски одного или нескольких онтогенетических состояний – временная поливариантность онтогенеза. Наблюдаются следующие варианты пропусков: v, минуя g1 и g2, переходит в g3; возможен пропуск всего генеративного периода при переходе v в ss, что наблюдали в особенно сухой 2012 г.; переход g1 в g3 или ss.

Характер динамики онтогенетической структуры ЦП *A. diluta* при наблюдении в течение 6 лет выявлен как волнообразно-флуктуационный (ЦП 1 и 2) с совмещением начала новой и конца старой малой волны возобновления, с перерывами в приживаемости подроста, при трехлетнем наблюдении – как волнообразно-флуктуационный и собственно флуктуационный. О начале малой волны возобновления можно судить не только по левостороннему, но и по бимодальному спектру.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ:

1. *Курченко, Е.И.* Род полевица (*Agrostis* L., сем. Poaceae) России и сопредельных стран. Морфология, систематика и эволюционные отношения. – М.: «Прометей», 2010. 516 с.
2. *Курченко, Е.И.* Критические заметки о полевицах группы *Agrostis stolonifera*: новый вид *A.diluta* (Poaceae) // Бот. журн. 2002. Т. 87, №5. С. 115-121.
3. *Цвелев, Н.Н.* Заметки о роде полевица (*Agrosris* L., Poaceae) в восточной Европе // Новости систематики высших растений. 2011. Т.42. С. 40-48.
4. *Пробатова, Н.С.* Род *Agrostis* L. // Флора российского Дальнего Востока. Дополнения и изменения к изданию «Сосудистые растения советского Дальнего Востока». Т. 1-8. – Владивосток: Дальнаука, 2006. 455 с.
5. *Цвелев, Н.Н.* Обзор родов *Deschampia, Agrostis, Calamagrostis* (Poaceae – Poeae) и система злаков флоры России / *Н.Н, Цвелев, Н.С. Пробатова* // Комаровские чтения. 2012. Вып. 59. С. 7-75.
6. Конспект флоры Сибири: Сосудистые растения / Сост. *Л.И. Малышев, Г.А. Пешкова, К.С. Байков* и др. – Новосибирск: Наука, 2005. 362 с.

7. Конспект флоры Якутии: Сосудистые растения / сост. *Л.В. Кузнецова, В.И. Захарова* и др. – Новосибирск: Наука, 2012. 272 с.
8. *Захарова, В.И.* Разнообразие растительного мира Якутии / *В.И. Захарова* и др. – Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2005. 328 с.
9. *Курченко, Е.И.* Онтогенез и разногодичная изменчивость состава популяций тонкой полевицы (*Agrostis tenuis* Sibth.) // Возрастной состав популяций цветковых растений в связи с их онтогенезом. – М.: МГПИ, 1974. С. 70-87.
10. *Курченко, Е.И.* Онтогенез и разногодичные особенности ценопопуляционной структуры полевицы собачьей // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1979. Т. 84. Вып. 4. С. 44-54.
11. *Троева, Е.И.* Экологические шкалы флоры и микобиоты Якутии / *Е.И. Троева, А.А. Зверев, А.Ю. Королюк* и др. // Флора Якутии: Географический и экологический аспекты. – Новосибирск: Наука, 2010. С. 114-150.
12. *Работнов, Т.А.* Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Тр. Бот. ин-та АН СССР. Сер. 3: Геоботаника. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1950. Вып. 6. С.179-196.
13. *Уранов, А.А.* Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергии волновых процессов // Биол. науки. 1975. № 2. С. 111-123.
14. *Смирнова, О.Б.* Ценопопуляции растений (основные понятия) / *О.В. Смирнова, Л.Б. Заугольнова, И.М. Ермакова* и др. – М.: Наука, 1976. 217 с.
15. *Серебрякова, Т.И.* Динамика ценопопуляций растений. – М.: Наука, 1985. 207 с.
16. *Заугольнова, Л.Б.* Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии) / *Л.Б. Заугольнова, Л.А. Жукова, А.С. Комаров* и др. – М.: Наука, 1988. 184 с.
17. *Курченко, Е.И.* Полевица гигантская (Agrostis gigantea Roth) // Диагнозы и ключи возрастных состояний злаков. – М., 1997. С. 89-91.
18. *Жукова, Л.А.* Динамика ценопопуляций луговых растений в естественных фитоценозах // Динамика ценопопуляций травянистых растений: Сб. научн. тр. – Киев: Наукова думка, 1987. С. 9-18.
19. *Жукова, Л.А.* Популяционная жизнь луговых растений. – Йошкар-Ола, 1995. 224 с.
20. *Глотов, Н.В.* Об оценке параметров возрастной структуры популяций растений // Жизнь популяций в гетерогенной среде. – Йошкар-Ола: Периодика Марий Эл, 1998. С. 146-149.
21. *Животовский, Л.А.* Онтогенетические состояния, эффективная плотность и классификация популяций // Экология. 2001. №1. С. 3-7.
22. *Уранов, А.А.* Классификация и основные черты развития популяций растений многолетних злаков растений / *А.А. Уранов, О.В. Смирнова* // Бюлл. МОИП, отд. биол. 1969. Т. 74, вып. 1. С. 119-134.

DYNAMICS OF DEMOGRAPHIC CHARACTERISTICS OF *AGROSTIS DILUTA* KURCZ. CENOPOPULATIONS IN THE VALLEY OF MIDDLE LENA

© 2013 V.E. Kardashevskaya, N.N. Egorova

North-East Federal University named after M.K. Ammosov, Yakutsk

Dynamics of demographic characteristics of *Agrostis diluta* Kurcz cenopopulations in the valley of Middle Lena is considered. Existence of different types of an ontogenetic spectrum is established, classification on “delta-omega” is carried out and wavy-fluctuation type of cenopopulations dynamics is revealed.

Key words: *cenopopulation, A. diluta, ontogenetic spectrum, integrated indexes, “delta-omega”*

Vilura Kardashevskaya, Candidate of Biology, Associate Professor at the Department of Botany and Frozen Forests Science. E-mail: kardashevskaya_v@inbox.ru

Nyurguyana Egorova, Post-graduate Student. E-mail: nurne@mail.ru