

## ЭКОЛОГО-ЦЕНОТИЧЕСКИЕ СТРАТЕГИИ РЫХЛОДЕРНОВИННЫХ ЗЛАКОВ В АГРОФИТОЦЕНОЗАХ НА ОТВАЛАХ ЛЕСОСТЕПНОЙ ЗОНЫ КУЗБАССА

Т.Г. Ламанова\*, Н.В. Шеремет, В.М. Доронькин

Центральный сибирский ботанический сад СО РАН,  
630090, Новосибирск, ул. Золотодолинская, 101, Россия; [tlamanova@yandex.ru](mailto:tlamanova@yandex.ru), [nsheremet@yandex.ru](mailto:nsheremet@yandex.ru)

На основе 25-летних исследований выявлен тип эколого-ценологических стратегий рыхлодерновинных злаков *Dactylis glomerata* и *Arrhenatherum elatius* на вскрышных отвалах в лесостепи Кузнецкой котловины. В 1989–1990 гг. на производственных площадях спланированных отвалов разреза “Листвянский” были созданы семь агрофитоценозов. Посевы *D. glomerata* и *A. elatius* были проведены на четвертичных и пермских отложениях в составе травосмесей из злаковых и с участием бобовых видов. Определение эколого-ценологических стратегий видов основывалось главным образом на результатах выявления следующих показателей: надземная фитомасса, проективное покрытие, продолжительность жизни, диаметр дерновин, число генеративных побегов, онтогенетическая структура. Выявлено, что *D. glomerata* проявляет виолентные качества в злаковых травосмесях на почвогрунтах разного геологического возраста в течение начальных 14 лет. При этом в агрофитоценозах с участием бобовых: злаковой травосмеси с *Onobrychis arenaria*, в посеве *Trifolium pratense*, в клеверо-злаковой загущенной травосмеси с повышенной нормой высева семян – *D. glomerata* является пациентом экотопическим. Установлено, что *A. elatius* относится к виолентам в злаковых травосмесях на почвогрунтах разного геологического возраста в первые 4–5 лет после посева. В последующие годы в этих сообществах, а также во все годы в травосмеси с *Onobrychis arenaria*, – к пациентам фитоценотическим. Замечены следующие особенности. Оба вида сохранялись в составе всех сообществ весь срок наблюдения. Генеративные побеги *D. glomerata* формировались достаточно поздно, на 3-й, 4-й годы жизни, что гарантировало плодоношение побегов. В онтогенетической структуре и *D. glomerata*, и *A. elatius* на протяжении всего изучаемого периода отсутствовали сенильные особи (а для *A. elatius* также и субсенильные). В отдельные годы *A. elatius* давал большое количество генеративных побегов, порядка 100 на м<sup>2</sup>, а число особей за счет проростков достигало 800 на м<sup>2</sup>.

**Ключевые слова:** эколого-фитоценологическая стратегия, рыхлодерновинные злаки, агропопуляции, *Dactylis glomerata*, *Arrhenatherum elatius*, вскрышные отвалы, Кузнецкая котловина.

**Для цитирования:** Ламанова Т.Г., Шеремет Н.В., Доронькин В.М. 2022. Эколого-ценологические стратегии рыхлодерновинных злаков в агрофитоценозах на отвалах лесостепной зоны Кузбасса. *Раст. мир Азиатской России*. 15(3):218-229. DOI 10.15372/RMAR20220304

### ВВЕДЕНИЕ

Добыча угля открытым способом на территории Кузбасса привела к неблагоприятной экологической ситуации. Карьерно-отвалы занимают значительные территории, а рекультивация нарушенных земель идет низкими темпами. В этой связи весьма актуальны работы по восстановлению биологической продуктивности техногенных ландшафтов и изучению механизмов стабильного существования растительных сообществ на породных отвалах.

Задача выявления факторов стабильного существования техногенных экосистем привлекает пристальное внимание современной промышленной ботаники и функциональной экологии (Керженцев, 2006). Одним из основных таких факторов считается стратегия выживания популяций растений в условиях экологических стрессов. Совокуп-

ность стратегий популяции различных видов экосистемы может отражать устойчивость самой экосистемы к воздействию антропогенного влияния (Глухов и др., 2011).

В нашей стране примерами оценки состояния растительных сообществ путем выявления жизненных стратегий видов могут служить работы И.Ю. Усманова и др. (1991), Е.М. Олейниковой (2016), А.Б. Новаковского и А.Н. Панюкова (2018), за рубежом – R. Hunt et al. (2004), А.З. Глухова и др. (2011), R.J. Lewis et al. (2014), И.Н. Коваленко (2015). На территории юга Сибири изучение стратегий агропопуляций рыхлокустовых злаков на техногенных субстратах проводится впервые.

Цель работы – установить особенности эколого-фитоценологических стратегий агропопуляций рыхлодерновинных злаков на вскрышных отвалах в лесостепной зоне Кузбасса.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Объектами исследования являются стратегии агропопуляций *Dactylis glomerata* L. s.l. и *Arrhenatherum elatius* (L.) J. et C. Presl на спланированных вскрышных отвалах Кузбасса.

Исследования проводили на отвалах разреза “Листвянский” (Кемеровская обл.), расположенного в лесостепной части на юге Кузнецкой котловины. Участки находятся в 15 км к юго-западу от г. Новокузнецка. Подробная характеристика представлена в работе Т.Г. Ламановой и Н.В. Шеремет (2010). Здесь отметим следующее. Агрофитоценозы были созданы нами по предложению концерна Кузбассразрезугль в начале июля 1989 и 1990 гг. на производственных площадях качественно спланированных отвалов без внесения удобрений и разработки особых методов управления сукцессиями. Планировка поверхности отвалов проведена бульдозерами, затем обработана дисковым культиватором. Основой для проведения работ стал генофонд кормовых, лекарственных, пряно-ароматических, пищевых, редких и исчезающих видов растений, полученный в результате многолетних исследований сотрудниками интродукционных лабораторий ЦСБС СО РАН (г. Новосибирск). На отвалах прошли испытание около 200 видов растений. При создании злаковых травосмесей использовались семена злаков зональной флоры: *Festuca pratensis* Huders., *Bromopsis inermis* (Leys.) Holub, *Dactylis glomerata*, *Phleum pratense* L., *Agropyron cristatum* (L.) Beauv., интродуценты: *F. arundinaceae* Scrb., *Arrhenatherum elatius*. Семена *A. elatius* были взяты из интродукционной популяции из Западного Тянь-Шаня.

Климат территории континентальный. Сумма среднесуточных температур более 10 °С составляет 1800–1900 °С. Годовое количество осадков 450–600 мм. На месте отвалов ранее преобладали выщелоченные и оподзоленные черноземы (Трофимов, 1975). В результате проведения вскрышных работ образовались отвалы, различающиеся по относительному возрасту почвогрунтов. При неглубоком залегании угольных пластов отвалы сложены четвертичными отложениями, которые представлены лессовидными суглинками; при глубоком залегании – пермскими отложениями, образованными аргиллитами, алевролитами и песчаниками. Пермские отложения для проведения биологической рекультивации по механическому составу относятся к малопригодным (ГОСТ, 2002). Растительность в районе исследования имеет лесостепной характер, зональным типом в нем являлись разнотравно-овсяницево-суходольные луга (Куминова, 1950). В результате большого объема

вскрышных работ и распашки территории в настоящее время эти луга полностью исчезли.

Наши наблюдения охватывают период с 1990 по 2014 г. В ходе исследования применяли классические геоботанические методики (Полевая геоботаника, 1959–1976). Ежегодно, начиная со второго года жизни сообществ, с целью определения общей величины надземной фитомассы и доли участия отдельных видов в июле–начале августа в 1990–2004, 2013, 2014 гг. на площадках размером 0,5 м<sup>2</sup> в 4-кратной повторности проводили полевой отбор надземной фитомассы. Кроме того, для выявления структурных особенностей агрофитоценозов и жизненного состояния ценопопуляций в 1990–1993 и 1998, 1999, 2000, 2013 гг. в каждом агрофитоценозе закладывалось по 10 учетных площадок размером 1 м<sup>2</sup>, на которых определяли проективное покрытие, плотность, онтогенетический состав, число генеративных побегов всех видов, размеры дерновин у злаков, в том числе у *D. glomerata* и *A. elatius*. Ценность и оригинальность проводимых исследований заключается в регулярном долговременном проведении наблюдений за структурой сообществ и всеми ценопопуляциями растений, слагающими созданные фитоценозы.

Посевы *D. glomerata* и *A. elatius* были проведены в следующих условиях

– на четвертичных отложениях:

1) оба вида вошли в состав злаковой травосмеси;

2) оба вида внедрились в посевы *Festuca arundinacea*;

3) *D. glomerata* внедрилась в посевы *Medicago sativa*;

– на пермских отложениях:

4) оба вида вошли в состав злаковой травосмеси;

5) *D. glomerata* вошла в состав клеверо-злаковой травосмеси с повышенной нормой высева семян;

6) *A. elatius* вошел в состав злаковой травосмеси с *Onobrychis arenaria*, в которую позднее внедрялась *D. glomerata*;

7) *D. glomerata* внедрялась в посевы *Trifolium pratense*.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Тип стратегии – это способность популяции противостоять конкуренции и захватывать тот или иной объем гиперпространства ниш, переживать стрессы, вызываемые биотическими или абиотическими факторами, восстанавливаться после нарушений (Миркин, 1985).

Л.Г. Раменский (1971) предложил систему из трех типов – виолентов, пациентов и эксплерентов. Виоленты характеризуются способностью к энергичному захвату территории, полнотой использования ресурсов, мощным конкурентным подавлением соперников. Пациенты отличаются способностью к перенесению экстремальных условий среды, т.е. выносливостью. Эксплеренты не отличаются ни устойчивостью к стрессовым ситуациям, ни высокой конкурентной мощностью, но способны к быстрому захвату промежутков между более сильными растениями и при их смыкании также легко вытесняются. Т.А. Работнов (1984) для различения этих групп ввел в качестве критерия степень сближенности аутоэкологического и синэкологического оптимума. Под аутоэкологическим оптимумом понимают наилучший вариант условий среды, где вид дает максимальное развитие при отсутствии конкурентов, под синэкологическим – условия, где вид также дает максимальное развитие, но при наличии конкурентов.

Позднее три первичных типа экологоценотической стратегии, похожие на систему Л.Г. Раменского, предложил Дж. Грайм, который назвал эти типы К-конкурентами, S-стресс-толерантами и R-рудералами (Grime, 1979). Кроме того, он ввел четыре вторичных типа, переходных между первичными типами. Б.М. Миркин (1985) предложил “синтетическую” схему, объединяющую эти две системы и системы Э. Пианки и Р. Уиттекера К-, R-, L-стратегии (Пианка, 1981; Уиттекер, 1980).

Не всегда можно совершенно точно отнести вид определенному типу стратегии, поэтому были выявлены так называемые “вторичные типы стратегии”, например, экотопические ( $S_L$ ) и фитоценоотические ( $S_K$ ) пациенты. К первой группе относятся виды, способные выдерживать абиотический стресс при низких ресурсах среды, ко второй – те, которые испытывают и приспособлены выдерживать стресс со стороны конкурентов. Особенно это актуально для экотопов техногенных экосистем, так как в условиях антропогенно трансформированной среды часто имеют место переходные формы между разными типами стратегий или проявляются вторичные типы стратегий (Глухов и др., 2011).

Рассмотрим стратегии двух видов рыхлодерновинных злаков в агрофитоценозах, созданных на спланированных вскрышных отвалах в лесостепной зоне Кузнецкой котловины. К основным критериям стратегий популяции можно отнести продолжительность жизни, фитомассу, плотность, онтогенетическую структуру и показатели интенсивности роста (диаметр дерновин и число генеративных побегов).

*Dactylis glomerata* – многолетнее поликарпическое растение с вневлагалищным и внутривлагалищным типом возобновления побегов. Вегетативные побеги розеточные, генеративные – полурозеточные полициклические (Егорова, 1976). Корневая система мощная, глубиной до 1 м. Предпочитает плодородные, богатые азотом почвы, мощные и выщелоченные черноземы. Вид широко распространен в лесной, лесостепной и горных областях на суходольных, низинных и пойменных лугах. А.В. Куминова (1950) выделяет среди естественных луговых сообществ Кемеровской области разнотравно-ежовые луга, которые широко распространены в лесной зоне Салаира и Кузнецкого Алатау, меньше – в Кузнецкой котловине и лесостепных районах.

Л.А. Жукова (1995), исходя из длительности онтогенеза, относит *D. glomerata* к группе длительно живущих, у которых этот период, предположительно, составляет 15–30 и более лет. На вскрышных породных отвалах разреза “Листвянский” *D. glomerata* не только сохранилась в составе травостоя в течение 24–25 лет наблюдений, но и внедрилась в соседние агрофитоценозы. В травостое сеяных сенокосов на бедных неудобренных почвах вид присутствует не более 3–5 лет, а на плодородных почвах при регулярном внесении удобрений может существовать 10 лет и более. Короткий период жизни *D. glomerata* на зональных почвах Т.А. Работнов (1984) связывает с тем, что в условиях ослабленной конкуренции при создании сеяных лугов на бедных почвах уже на 2-й год развиваются генеративные побеги, что требует значительных затрат энергетического материала. В результате растения уходят под зиму ослабленными и отмирают зимой и ранней весной по сравнению с особями, выросшими на более плодородных почвах. На отвалах переход особей к формированию генеративных побегов совершается только на 3-й, а иногда и на 4-й годы жизни при таком уровне развития корневой системы и запаса пластических веществ, который гарантирует доведение этих побегов до фазы плодоношения и позволяет после этого остаться в хорошем жизненном состоянии (табл. 1, 2).

Виолентные или конкурентные качества, т.е. способность к энергичному захвату территории, полнота использования ресурсов, конкурентное подавление соперников, *D. glomerata* проявляет в злаковых травосмесях на почвогрунтах разного геологического возраста. По величине надземной фитомассы вид относится к основным доминантам, реже содоминантам в различных вариантах посевов, начиная со 2-го по 14-й годы жизни агро-

Таблица 1

**Некоторые показатели жизнеспособности агропопуляций *Dactylis glomerata***  
**в агрофитоценозах на спланированных вскрышных отвалах, сложенных четвертичными отложениями**  
 Some vitality indices of *Dactylis glomerata* populations  
 in agrophytocenoses on levelled open-cut spoil banks of Quaternary deposits

Год наблюдений (год жизни посева)	Проективное покрытие, %	Число особей на м <sup>2</sup>	Число генеративных побегов на м <sup>2</sup>	Диаметры дерновин, см
<i>Злаковая травосмесь</i>				
1990 (2-й)	0.1 ± 0.04	1.5 ± 0.6	–	0.1–5.0
1991 (3-й)	9.8 ± 3.7	11.8 ± 3.0	2.9 ± 2.0	0.3–8.0
1992 (4-й)	4.6 ± 1.2	4.0 ± 1.1	5.3 ± 1.2	0.5–15.0
1993 (5-й)	17.0 ± 9.2	16.6 ± 7.8	5.0 ± 2.2	0.7–11.0
1998 (10-й)	24.0 ± 8.4	13.5 ± 2.0	2.2 ± 0.9	0.2–21.0
2013 (25-й)	1.8 ± 1.0	2.3 ± 1.5	0.5 ± 0.2	0.5–20.0
<i>Посевы Medicago sativa</i>				
1992 (4-й)	1.0 ± 1.0	1.9 ± 1.0	0.2 ± 0.2	0.5–10.0
1998 (10-й)	20.1 ± 4.0	10.9 ± 2.5	4.9 ± 1.5	0.2–20.0
<i>Посевы Festuca arundinacea</i>				
1990 (2-й)	1.4 ± 1.1	6.4 ± 0.9	–	0.1–15.0
1991 (3-й)	0.6 ± 0.1	2.0 ± 0.6	0.1 ± 0.1	0.5–7.5
1992 (4-й)	14.6 ± 5.9	8.7 ± 2.7	11.2 ± 4.9	0.5–12.0
1998 (10-й)	3.0 ± 0.6	6.0 ± 0.7	1.4 ± 0.4	0.2–23.0
2013 (25-й)	0.9 ± 0.4	2.8 ± 0.5	0.5 ± 0.3	0.5–9.0

Примечание. Прочерк – показатель отсутствует.

Note. Dash means the indicator is missing.

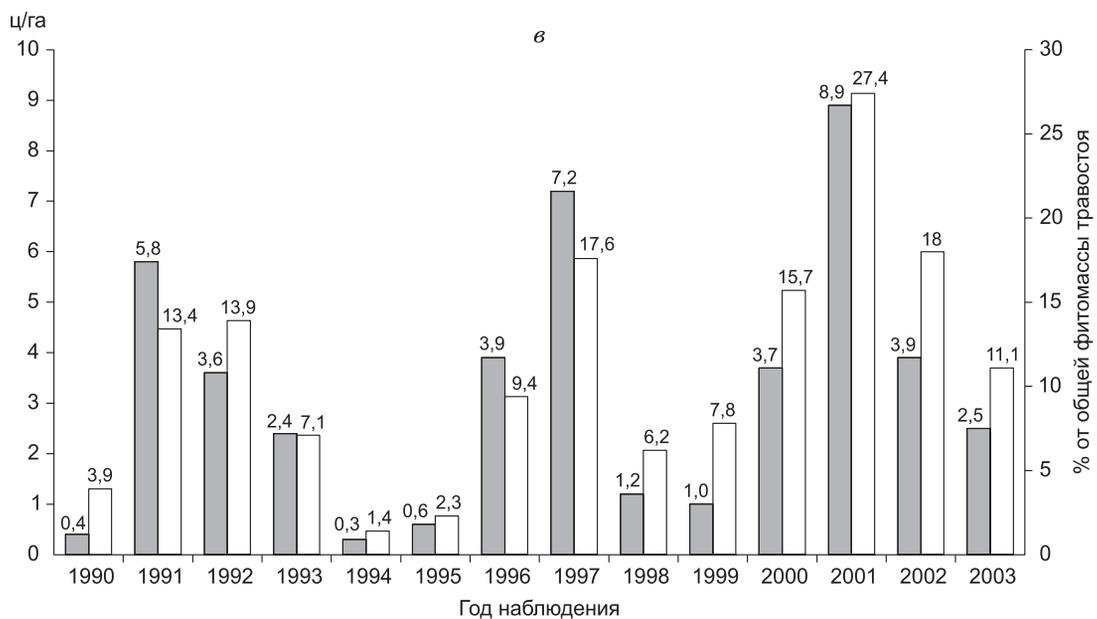
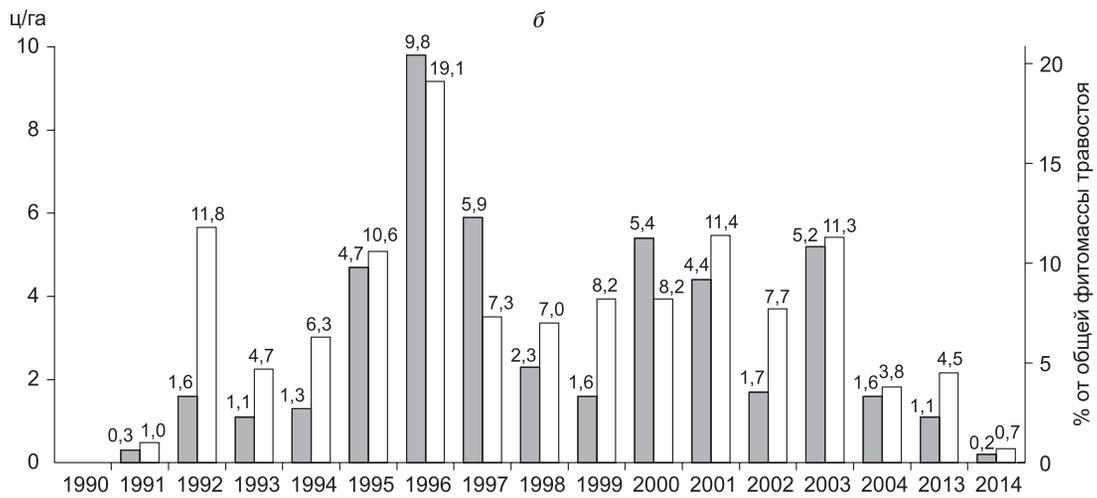
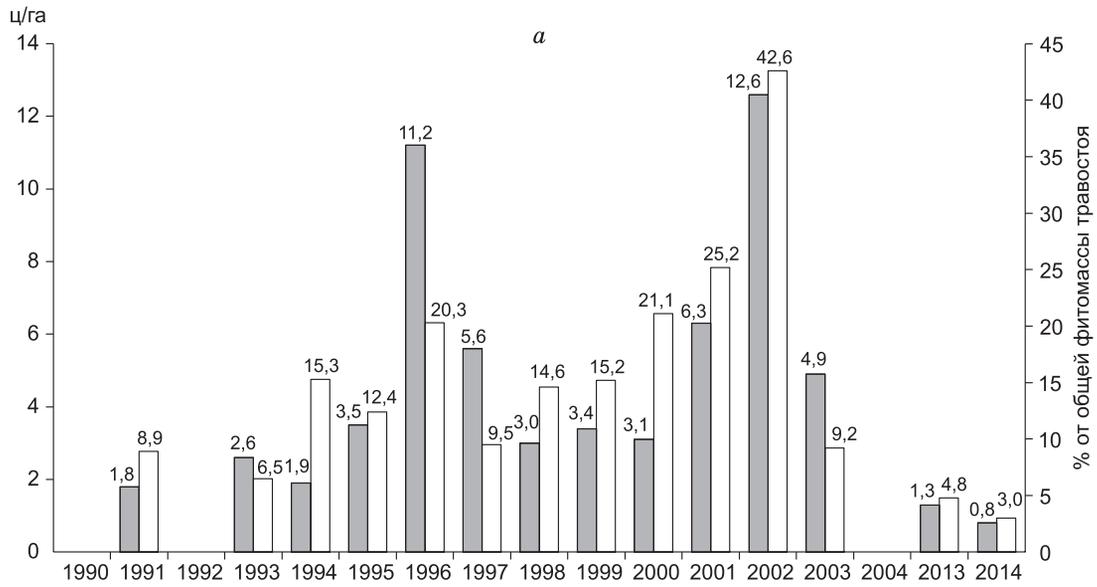
Таблица 2

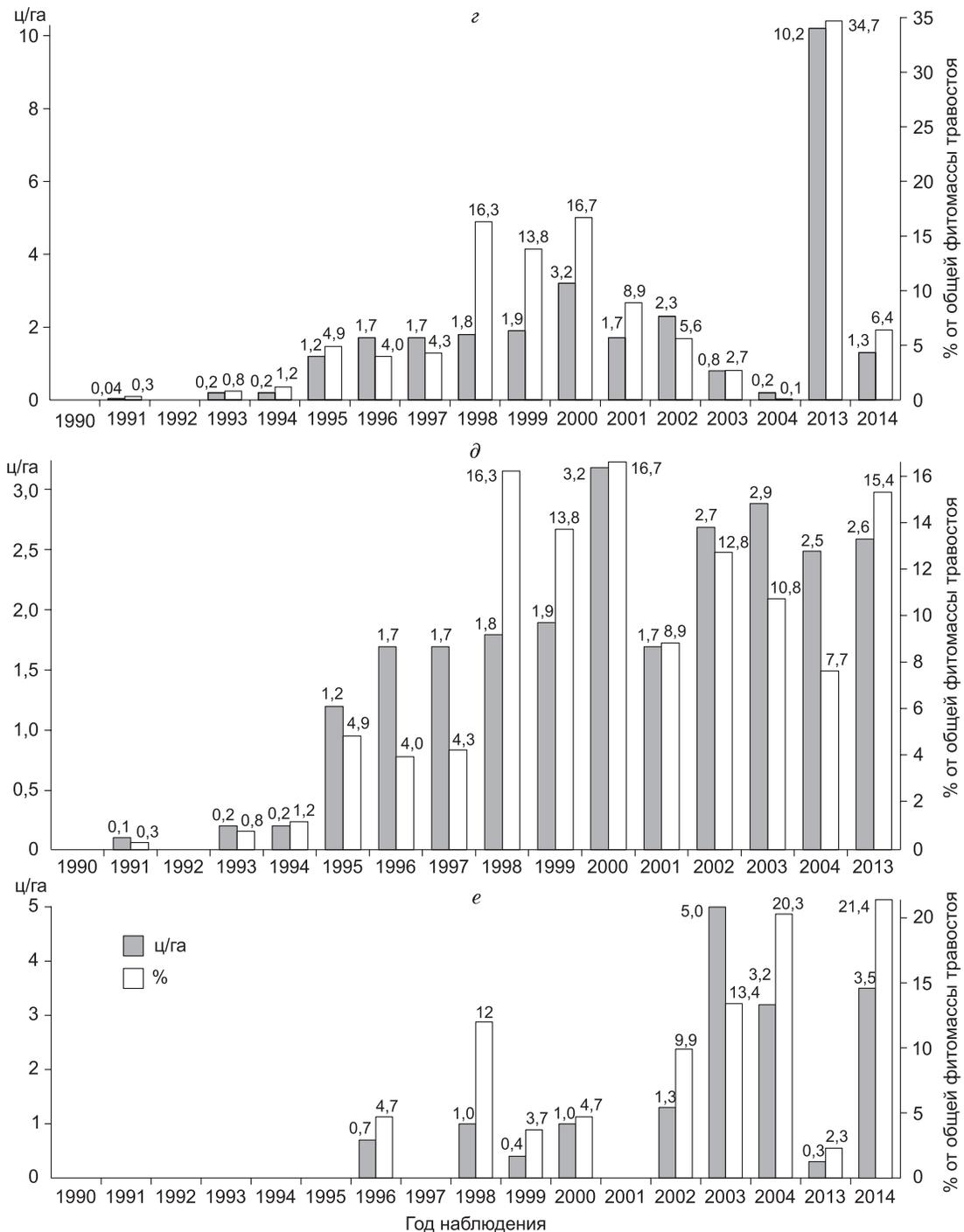
**Некоторые показатели жизнеспособности агропопуляций *Dactylis glomerata***  
**в агрофитоценозах на спланированных вскрышных отвалах, сложенных пермскими отложениями**  
 Some vitality indices of *Dactylis glomerata* populations  
 in agrophytocenoses on levelled open-cut spoil banks of Permian deposits

Год наблюдений (год жизни посева)	Проективное покрытие, %	Число особей на м <sup>2</sup>	Число генеративных побегов на м <sup>2</sup>	Диаметры дерновин, см
<i>Злаковая травосмесь</i>				
1990 (2-й)	0.02 ± 0.01	0.2 ± 0.2	–	0.1–2.5
1991 (3-й)	4.9 ± 1.8	2.7 ± 0.7	1.3 ± 1.3	0.3–20.0
1992 (4-й)	11.7 ± 3.3	4.3 ± 1.1	13.9 ± 5.2	0.3–25.0
1993 (5-й)	8.7 ± 2.9	4.0 ± 1.1	1.7 ± 0.8	0.7–12.0
1998 (10-й)	3.1 ± 0.8	6.4 ± 0.8	1.4 ± 0.4	0.2–26.0
<i>Клеверо-злаковая травосмесь с повышенной нормой высева семян</i>				
1991 (2-й)	1.3 ± 1.3	10.6 ± 7.7	–	0.1–5.0
1992 (3-й)	0.6 ± 0.3	8.2 ± 5.6	–	0.3–7.0
1993 (4-й)	0.4 ± 0.3	1.3 ± 0.6	–	0.5–2.0
1999 (10-й)	9.5 ± 2.8	7.2 ± 1.2	0.9 ± 0.4	0.2–17.0
<i>Злаковая травосмесь с Onobrychis arenaria</i>				
2000 (13-й)	1.0 ± 0.4	1.9 ± 0.6	3.1 ± 1.1	0.2–30.0
2013 (24-й)	11.8 ± 6.0	2.3 ± 0.9	2.1 ± 1.3	0.3–25.0
<i>Посевы Trifolium pratense</i>				
2000 (13-й)	4.5 ± 2.6	3.0 ± 1.4	2.8 ± 2.0	0.5–16.0
2013 (24-й)	10.9 ± 4.7	3.6 ± 0.8	4.6 ± 1.4	1.0–30.0

Примечание. Прочерк – показатель отсутствует.

Note. Dash means the indicator is missing.





**Рис. 1.** Динамика воздушно-сухой надземной фитомассы *Dactylis glomerata* в агрофитоценозах на вскрышных отвалах разреза “Листвянский”.

*а* – злаковая травосмесь на четвертичных отложениях, *б* – посевы *Festuca arundinacea*, *в* – злаковая травосмесь на пермских отложениях, *г* – злаковая травосмесь с *Onobrychis arenaria*, *д* – клеверо-злаковая травосмесь с повышенной нормой высева семян, *е* – посевы *Trifolium pratense*.

**Fig. 1.** The dynamic of dry above-ground phytomass of *Dactylis glomerata* for agrophytocoenoses on open-cut spoil banks of “Listvyanskiy” coal mine.

*a* – grass mixture on Quaternary deposits, *б* – *Festuca arundinacea* sowing, *в* – grass mixture on Permian deposits, *г* – grass mixture with *Onobrychis arenaria*, *д* – clover-grass mixture with increased seeding rate, *е* – *Trifolium pratense* sowing. X-axis – observation year; Y-axis left – cwt/ha, right – % of the total phytomass.

фитоценозов (рис. 1, а–в). Введение в состав травосмесей видов бобовых, благодаря которым улучшается обеспеченность азотом, с увеличением возраста посевов благоприятно сказывается на жизненном состоянии *D. glomerata*. На 24–25-м годах жизни агрофитоценозов с участием бобовых на пермских отложениях (клеверо-злаковая травосмесь с повышенной нормой высева семян, злаковая травосмесь с *Onobrychis arenaria*, посевы *Trifolium pratense*) долевое участие вида превышает 15–34 % (см. рис. 1, з–е).

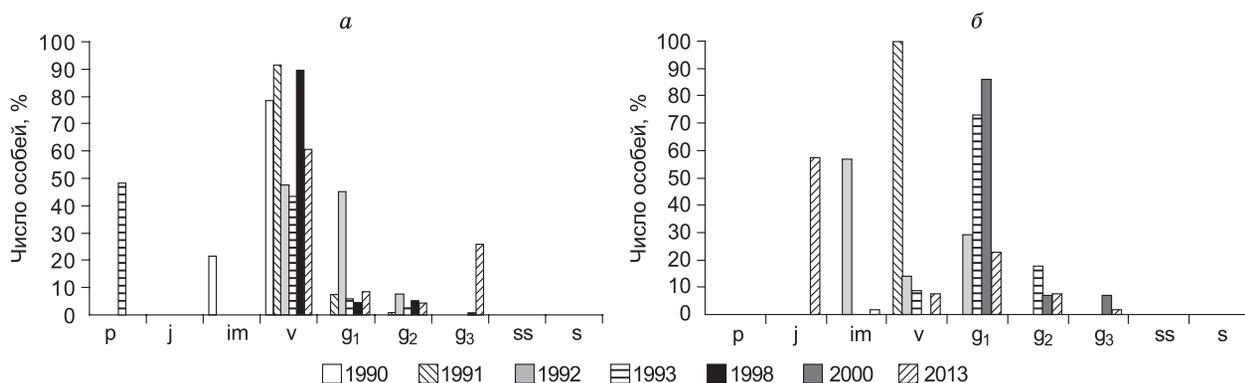
Максимальная фитомасса (12.6 ц/га) и доля участия *D. glomerata* в видовом составе травостоя (42.9 %) за весь период наблюдений отмечена на отвалах, сложенных четвертичными карбонатными суглинками, в злаковой травосмеси в 2002 г. (14-й год жизни агрофитоценоза). На отвалах, сложенных пермскими отложениями, – в злаковой травосмеси с *Onobrychis arenaria* (10.2 ц/га и 34.7 % соответственно) в 2013 г. (24-й год жизни агрофитоценоза).

Анализ изменений размаха диаметров дерновин во времени в разных агрофитоценозах показал, что жизненность *D. glomerata* повышается с увеличением возраста посевов, кроме того, в оптимальные годы растут проективное покрытие, плотность особей и число генеративных побегов (см. табл. 1, 2). Плотность за время наблюдений во всех изучаемых агрофитоценозах изменяется от  $0.2 \pm 0.2$  до  $16.6 \pm 7.8$  экз./м<sup>2</sup>, проективное покрытие – от  $0.02 \pm 0.01$  до  $24.0 \pm 8.4$  % соответственно.

На отвалах, сложенных четвертичными карбонатными суглинками, данные показатели выше.

Онтогенетические спектры агропопуляций ежи сборной на отвалах разреза “Листвянский”, начиная с 3-го года жизни агрофитоценозов, нормальные, дефинитивные, неполноценные, левосторонние, максимум приходится на группы взрослых вегетативных или молодых генеративных растений (рис. 2). С увеличением возраста агрофитоценозов спектры постепенно смещаются вправо. В их структуре на протяжении всего изучаемого периода отсутствуют сенильные растения. Неполноценность ценопопуляций сеянных ценозов, которая сохранялась вплоть до выпадения видов, отмечена и на типичных почвах Белорусского Полесья (Дайнеко, Матвеев, 1985).

Таким образом, на вскрышных отвалах разреза “Листвянский” на протяжении 14 лет *D. glomerata* имела сближенные аутоэкологический и синэкологический оптимумы и мало различающиеся фундаментальную и реализованную ниши. Виолентные или конкурентные качества *D. glomerata* проявляет в злаковых травосмесях, созданных на почвогрунтах разного геологического возраста. Пациентом или стресс-толерантом экологическим, отличающимся выносливостью к неблагоприятным условиям существования, *D. glomerata* является на пермских отложениях в злаковой травосмеси с *Onobrychis arenaria*, посеве *Trifolium pratense* и клеверо-злаковой загущенной травосмеси с повышенной нормой высева семян. Как многие луго-



**Рис. 2.** Онтогенетические спектры агропопуляций *Dactylis glomerata* (а) и *Arrhenatherum elatius* (б) в агрофитоценозах на вскрышных отвалах разреза “Листвянский”.

а – злаковая травосмесь на четвертичных отложениях, б – злаковая травосмесь с *Onobrychis arenaria*. Возрастные состояния особей: j – ювенильное, im – имматурное, v – виргинильное, g<sub>1</sub> – молодое генеративное, g<sub>2</sub> – средневозрастное генеративное, g<sub>3</sub> – стареющее генеративное, ss – субсенильное; s – сенильное.

**Fig. 2.** Ontogenetic spectra for populations of *Dactylis glomerata* (a) and *Arrhenatherum elatius* (b) in agrophytocoenoses on open-cut spoil banks of “Listvyanskiy” coal mine.

а – grass mixture on Quaternary deposits, б – grass mixture with *Onobrychis arenaria*; X-axis – plants age-states: j – juvenile, im – immature, v – virginal, g<sub>1</sub> – young generative, g<sub>2</sub> – middle-aged generative, g<sub>3</sub> – old generative, ss – subsenile, s – senile; y-axis – number of plants of the age-state, % of total number.

вые растения, вид обладает свойством пластичности стратегии и проявляет свои виолентные качества при снижении нагрузки и улучшении фитоценотических условий.

*Arrhenatherum elatius* – райграс высокий, или французский, является характерным представителем луговых сообществ, распространенных на территории Европы. Кормовой злак, имеющий большое хозяйственное значение как восстановитель плодородия почв (Ларин, 1950). Встречается на лугах, лесных полянах, в разреженных лесах. Общее распространение: Кавказ, Средняя Азия, юг Скандинавии, Средняя и Атлантическая Европа, Средиземноморье, Малая Азия, Иран (Флора европейской части СССР, 1974). Б.А. Быков (1962) характеризует этот вид как доминант борова-райграсового луга. В естественных растительных сообществах на территории Западной Сибири не зарегистрирован.

Л.А. Жукова (1995) относит райграс высокий к группе одно-малолетников с длительностью полного онтогенеза в составе посевов многолетних трав 1–4 года. В травосмесях на зональных почвах вид присутствует не более 5 лет, наибольшую фитомассу дает на 2-й год жизни, с 3-го года урожай начинает падать (Справочник..., 1985). На вскрышных отвалах в лесостепной зоне Кузнецкой котловины *A. elatius* сохраняется в посевах более 24–25 лет. В первые годы жизни (4–5 лет), имея высокую надземную фитомассу, вид становится основным доминантом во всех изучаемых сообществах (рис. 3). В дальнейшем доминирование в этих сообществах переходит к *Bromoposis inermis*, *D. glomerata*, *F. arundinacea*, но в оптимальные годы *A. elatius* вновь проявляет свои виолентные качества. Так, в злаковой травосмеси на четвертичных отложениях райграс вновь доминирует на 15-й год жизни посева (см. рис. 3, а). В злаковой травосмеси с участием бобовых (*Onobrychis arenaria*) ценоотическая значимость *A. elatius* ниже, чем в посевах злаков. Связано это с тем, что другие злаки более успешно усваивают азот, получившийся в результате жизнедеятельности бобовых, и захватывают территорию.

Максимальная фитомасса и доля участия *A. elatius* в видовом составе травостоя отмечены в злаковых травосмесях: на четвертичных отложениях (30.3 ц/га и 57.2 % соответственно) на 15-м году жизни агрофитоценоза (2003 г.); на пермских отложениях (14.0 ц/га и 54.8 %) на 3-м году жизни агрофитоценоза (1992 г.).

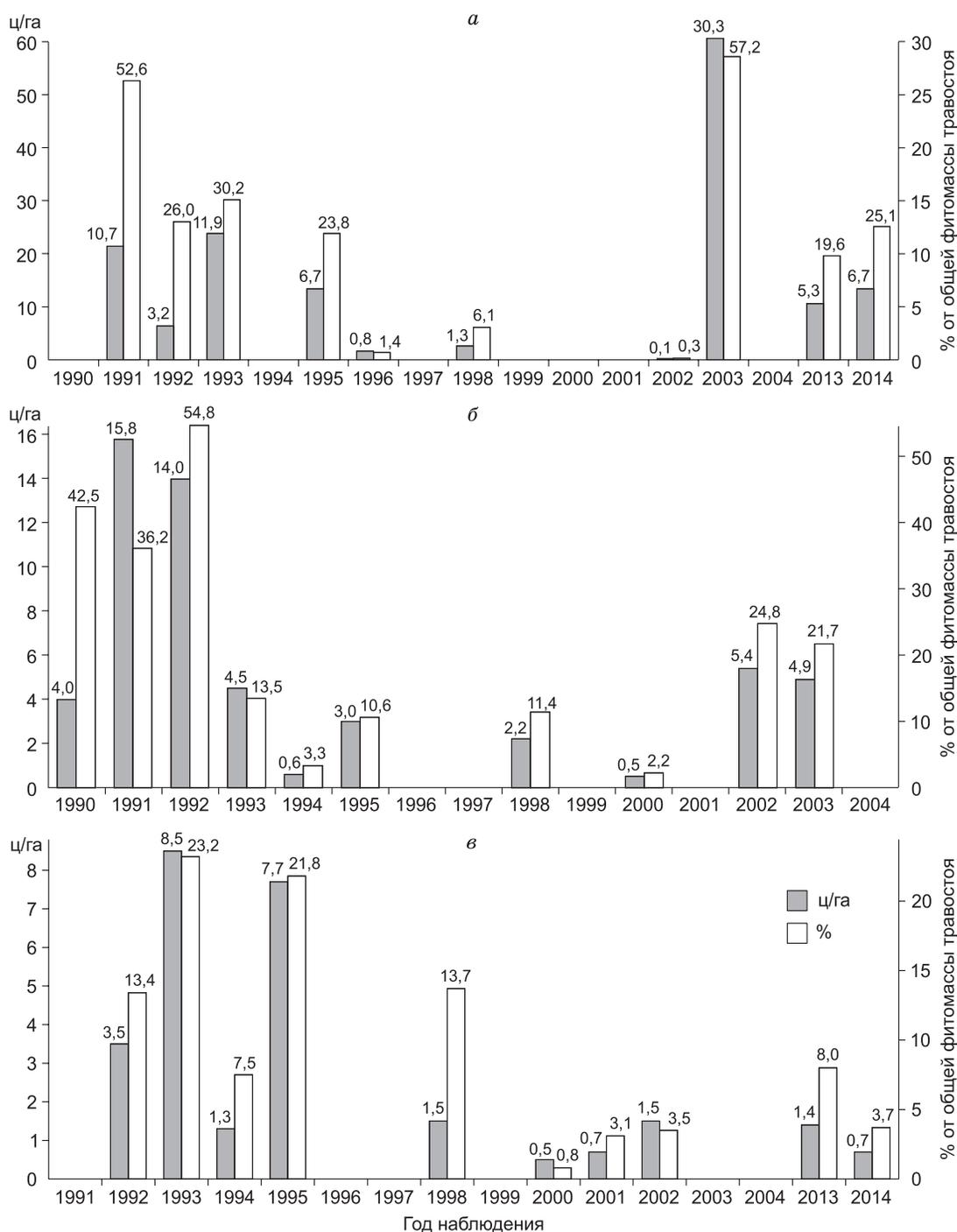
На 2-м году жизни искусственно созданных сообществ на отвалах разреза “Листвянский” *A. elatius* переходит в генеративное состояние. На 3–4-й годы жизни посевов при малых размерах

дерновин отмечается большое количество генеративных побегов, максимальное число которых на м<sup>2</sup> равнялось 102.7 (см. табл. 3). Созревшие семена опадают возле материнских растений, и за счет большого числа проростков резко возрастает плотность особей, в некоторых случаях достигая 700–800 экз./м<sup>2</sup>. Начиная с 5-го года, число генеративных побегов резко уменьшается и больше не достигает столь высоких показателей.

Размерные спектры у многолетников представляют довольно динамичные характеристики. По данным И.В. Ларина (1950), *A. elatius* образует широкие и рыхлые дерновины. На отвалах в лесостепной зоне Кузнецкой котловины этот вид мощных дерновин не образует (см. табл. 3). Наиболее гетерогенными по диаметру дерновин и числу генеративных побегов оказались посевы злаков на отвалах, сложенных пермскими отложениями, где присутствуют растения с самым высоким уровнем жизнестойкости и мелкие особи. Последние, по мнению целого ряда авторов, удерживают территорию и поддерживают генетическое разнообразие популяций (Шмальгаузен, 1968; Злобин, 1989; Жукова, 1995).

Онтогенетические спектры агропопуляций *A. elatius* во всех изучаемых агрофитоценозах на отвалах разреза “Листвянский” нормальные, дефинитивные, неполночленные левосторонние с постепенным смещением вправо (см. рис. 2). За весь период наблюдений в злаковой травосмеси с *Onobrychis arenaria* нами не были обнаружены проростки и ювенильные растения райграса. Однако это не свидетельствует об их отсутствии, так как проростки появляются при создании благоприятных условий для прорастания семян, но большая часть их быстро погибает. Райграс уже на 2-й год жизни переходит во взрослое вегетативное и генеративное состояние, образуются семена. О том, что происходит семенное возобновление *A. elatius*, свидетельствует и высокий процент иматурных особей этого вида, отмеченный на 3-й год жизни в злаковой травосмеси с *Onobrychis arenaria*. Отсутствие в агрофитоценозах во все годы наблюдений особей субсенильных и сенильных состояний является элементом общей стратегии выживания растений в техногенных экотопах.

Таким образом, на вскрышных отвалах разреза “Листвянский” аутоэкологический и синэкологический оптимумы *A. elatius* в злаковых травосмесях совпадают на начальных этапах развития агрофитоценозов. В первые 4–5 лет в злаковых травосмесях, сформированных на отвалах пород разного геологического возраста, *A. elatius* является виолентом. В последующие годы в этих сообществах, а также в травосмеси злаков с *Onobrychis*



**Рис. 3.** Динамика воздушно-сухой надземной фитомассы *Arrhenatherum elatius* в агрофитоценозах на вскрышных отвалах разреза “Листвянский”.

*а* – злаковая травосмесь на четвертичных отложениях, *б* – злаковая травосмесь на пермских отложениях, *в* – злаковая травосмесь с *Onobrychis arenaria*.

**Fig. 3.** The dynamic of dry above-ground phytomass of *Arrhenatherum elatius* agrophytocoenoses on open-cut spoil banks of “Listvyanskiy” coal mine

*а* – grass mixture on Quaternary deposits, *б* – grass mixture on Permian deposits, *в* – grass mixture with *Onobrychis arenaria*. X-axis – observation year; Y-axis left – cwt/ha, right – % of the total phytomass.

Таблица 3

**Некоторые показатели жизнеспособности агропопуляций *Arrhenatherum elatius*  
в агрофитоценозах на спланированных вскрышных отвалах**

Some vitality indices of *Arrhenatherum elatius* populations  
in agrophytocenoses on levelled open-cut spoil banks of Permian deposits

Год наблюдений (год жизни посева)	Проективное покрытие, %	Число особей на м <sup>2</sup>	Число генеративных побегов на м <sup>2</sup>	Диаметры дерновин, см
<b>Четвертичные отложения</b>				
<i>Злаковая травосмесь</i>				
1990 (2-й)	22.9 ± 6.3	42.3 ± 6.3	5.0 ± 3.2	0.2–14.5
1991 (3-й)	28.7 ± 7.5	122.2 ± 46.0	77.9 ± 54.7	0.2–16.5
1992 (4-й)	17.5 ± 5.5	259.8 ± 146.9	64.2 ± 21.2	0.5–17.0
1993 (5-й)	20.0 ± 7.1	596.3 ± 114.2	4.6 ± 3.4	3.0–10.0
1998 (10-й)	0.06 ± 0.04	1.1 ± 0.7	1.7 ± 1.3	3.0–8.0
2013 (24-й)	15.6 ± 7.6	80.6 ± 24.2	28.1 ± 11.0	0.1–11.0
<i>Посевы Festuca arundinacea</i>				
2013 (24-й)	3.9 ± 1.6	25.9 ± 11.9	23.4 ± 7.8	0.5–15.0
<b>Пермские отложения</b>				
<i>Злаковая травосмесь</i>				
1990 (2-й)	40.4 ± 6.6	12.5 ± 7.6	28.0 ± 8.9	0.4–22.0
1991 (3-й)	29.5 ± 9.9	83.4 ± 53.7	47.0 ± 39.8	0.2–20.0
1992 (4-й)	19.8 ± 4.5	621.6 ± 228.8	102.7 ± 21.3	1.0–12.0
1993 (5-й)	2.7 ± 1.7	1.6 ± 0.8	4.5 ± 2.7	2.0–10.0
1998 (10-й)	6.8 ± 3.6	7.1 ± 2.4	3.2 ± 1.2	0.2–18.0
<i>Злаковая травосмесь с Onobrychis arenaria</i>				
1991 (2-й)	0.03 ± 0.03	0.2 ± 0.2	–	2.0–2.5
1992 (3-й)	0.06 ± 0.03	0.7 ± 0.3	0.5 ± 0.3	0.5–4.0
1993 (4-й)	0.25 ± 0.13	1.1 ± 0.9	2.3 ± 1.4	1.0–6.0
2000 (11-й)	0.4 ± 0.1	1.4 ± 0.4	2.5 ± 1.0	0.2–15.0
2013 (24-й)	15.2 ± 8.4	15.2 ± 8.4	21.1 ± 15.7	4.0–15.0

*Примечание.* Прочерк – показатель отсутствует.

*Note.* Dash means the indicator is missing.

*arenaria*, – пациентом фитоценоотическим, у которых гиперобъемы актуальной и фундаментальной ниш не совпадают и которые переживают стресс под влиянием виолентов. Проявляя в основном пациентные качества, вид достаточно стабилен, устойчив и способен длительное время присутствовать в составе агрофитоценозов, становясь в оптимальные годы виолентом.

### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Изучение особенностей эколого-фитоценоотических стратегий агропопуляций рыхлодерновинных злаков ежи сборной *Dactylis glomerata* L. s.l. и райграса высокого *Arrhenatherum elatius* (L.) J. et C. Presl проводилось в течение 25 лет в растительных сообществах, созданных на спланированных вскрышных отвалах разреза “Листвянский”, расположенных в лесостепной зоне Кузбасса.

В новых для себя экологических условиях оба вида относятся к группе длительноживущих. На

протяжении всего периода наблюдений оба вида сохраняются в составе агрофитоценозов на отвалах, сложенных как четвертичными, так и пермскими отложениями, которые по ГОСТу (ГОСТ, 2002) относят к малопродуктивным для рекультивации.

Виолентные качества *D. glomerata* проявляет в злаковых травосмесях, созданных на почвогрунтах разного геологического возраста. В агрофитоценозах с участием бобовых на пермских отложениях (злаковой травосмеси с *Onobrychis arenaria*, посева *Trifolium pratense*, клеверо-злаковой травосмеси с повышенной нормой высева семян) ежа сборная чаще всего пациент экотопический, который выносив к неблагоприятным условиям произрастания.

*A. elatius* является виолентом в злаковых травосмесях в первые 4–5 лет их жизни, сформированных на отвалах пород разного геологического возраста. В дальнейшем в этих сообществах, а также в травосмеси злаков с *Onobrychis arenaria* от-

носится к пациентам фитоценоотическим, переживающим стресс под влиянием виолентов.

Включение ежи сборной и райграса высокого в состав злаковых и бобово-злаковых травосмесей на породах разного геологического возраста является перспективным для рекультивации земель, нарушенных при открытом способе добычи угля в Кузбассе.

**Благодарности.** Исследование выполнено в рамках государственного задания Центрального сибирского ботанического сада СО РАН (проект № АААА-А21-121011290024-5).

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

- Быков Б.А. 1962.** Доминанты растительного покрова Советского Союза. Алма-Ата. 313 с. [Bykov B.A. 1962. Dominants of the vegetation cover of the Soviet Union. Alma-Ata. 313 p. (in Russian)]
- Глухов А.З., Хорхота А.И., Прохорова С.И., Агурова И.В. 2011.** Стратегии популяций растений в техногенных экосистемах. *Промышленная ботаника*. 11:3-13. [Glukhov A.Z., Khorkhota A.I., Prokhorova S.I., Agurova I.V. 2011. Plant Population strategies in technogenic ecosystems. *Promyshlennaya Botanika = Industrial Botany*. 11:3-13. (in Russian)]
- ГОСТ 17.5.3.05-84. 2002.** Рекультивация земель. Охрана природы, земли. М. С. 56-59. [GOST 17.5.3.05-84. 2002. Nature protection, Land reclamation. General requirements for lands to be backfilled. Moscow. 56-59. (in Russian)]
- Дайнеко Н.М., Матвеев А.Р. 1985.** Некоторые особенности динамики сеяных ценозов. В: Динамика ценопопуляций растений. М. 126-144. [Dayneko N.M., Matveyev A.R. 1985. Some features of the dynamics of sown cenoses. In: Dynamics of Plant Coenopopulations. Moscow. 126-144. (in Russian)]
- Егорова В.Н. 1976.** Ежа сборная. *Биологическая флора Московской области*. 3:76-89. [Yegorova V.N. 1976. Dactylis glomerata. *Biologicheskaya Flora Moskovskoy Oblasti = Biological Flora of the Moscow Region*. 3:76-89. (in Russian)]
- Жукова Л.А. 1995.** Популяционная жизнь луговых растений. Йошкар-Ола. 224 с. [Zhukova L.A. 1995. Population life of meadow plants. Yoshkar-Ola. 224 p. (in Russian)]
- Злобин Ю.А. 1989.** Принципы и методы изучения ценоотических популяций растений. Казань. 147 с. [Zlobin Yu.A. 1989. Principles and methods of studying coenotic plant populations. Kazan. 147 p. (in Russian)]
- Керженцев А.С. 2006.** Функциональная экология. М. 259 с. [Kerzhentsev A.S. 2006. Functional ecology. Moscow. 259 p. (in Russian)]
- Коваленко И.Н. 2015.** Эколого-ценоотические стратегии и их разнообразие на примере травянисто-кустарникового яруса лесных экосистем. *Наука и мир*. 5-3:21:74-76. [Kovalenko I.N. 2015. Ecological-cenotic strategies and their diversity in the instance of the herbaceous-shrub layer of forest ecosystems. *Nauka i Mir = Science and Peace*. 5-3:21:74-76. (in Russian)]
- Куминова А.В. 1950.** Растительность Кемеровской области. Новосибирск. 167 с. [Kuminova A.V. 1950. Vegetation of the Kemerovo region. Novosibirsk. 167 p. (in Russian)]
- Ламанова Т.Г., Шеремет Н.В. 2010.** Агрофитоценозы на отвалах в Южной части Кузнецкой котловины. Новосибирск. 226 с. [Lamanova T.G., Sheremet N.V. 2010. Agrophytocoenoses on the spoil banks in the southern part of the Kuznetsk Basin. Novosibirsk. 224 p. (in Russian)]
- Ларин И.В. 1950.** Кормовые растения сенокосов и пастбищ СССР. Т. 1. М.; Л. 688 с. [Larin I.V. 1950. Forage plants of hayfields and pastures of the USSR. V. 1. Moscow, Leningrad. 688 p. (in Russian)]
- Миркин Б.М. 1985.** Теоретические основы современной фитоценологии. М. 136 с. [Mirkin V.M. 1985. Theoretical foundations of modern phytocenology. Moscow. 136 p. (in Russian)]
- Новаковский А.Б., Панюков А.Н. 2018.** Анализ сукцессионной динамики сеяного луга при помощи системы жизненных стратегий Раменского-Грайма. *Экология*. 2:110-118. [Novakovskiy A.B., Panyukov A.N. 2018. Analysis of the successional dynamics of a sown meadow using the system of life strategies of Ramensky-Grim. *Ekologiya = Ecology*. 2:110-118. (in Russian)]
- Олейникова Е.М. 2016.** Реализация адаптивного потенциала у растений (на примере стержнекорневых трав). *Современные проблемы науки и образования*. 1:57. [Oleynikova E.M. 2016. Implementation of the adaptive potential in plants (in the instance of taproot grasses. *Sovremennyye Problemy Nauki i Obrazovaniya = Modern Problems of Science and Education*. 1:57. (in Russian)]
- Пианка Э. 1981.** Эволюционная экология. М. 400 с. [Pianka E. 1981. Evolutionary ecology. Moscow. 400 p. (in Russian)]
- Полевая геоботаника. 1959–1976.** Под общ. ред. Е.М. Лавренко, А.А. Корчагина Л. Т. I–V. [Lavrenko E.M., Korchagina A.A. (Eds.). 1959–1976. Field Geobotany. V.–I–V. Leningrad (in Russian)]
- Работнов Т.А. 1984.** Луговоеведение. 2-е изд. М. 320 с. [Rabotnov T.A. 1984. Meadow science. 2nd ed. Moscow. 320 p. (in Russian)]
- Раменский Л.Г. 1971.** Избранные работы. Проблемы и методы изучения растительного покрова. Л. 334 с. [Ramenskiy L.G. 1971. Selected works. Problems and methods of studying the vegetation cover. Leningrad. 334 p. (in Russian)]
- Справочник по кормопроизводству. 1985.** Под ред. М.А. Смурыгина. М. 413 с. [Smurygin M.A. (Ed.).

1985. Handbook of fodder production. Moscow. 413 p. (in Russian)]
- Трофимов С.С.** 1975. Экология почв и почвенные ресурсы Кемеровской области. Новосибирск. 299 с. [Trofimov S.S. 1975. Soil ecology and soil resources of the Kemerovo region. Novosibirsk. 299 p. (in Russian)]
- Уиттекер Р.** 1980. Сообщества и экосистемы. М. 327 с. [Uittekер R. 1980. Communities and Ecosystems. Moscow. 327 p. (in Russian)]
- Усманов И.Ю., Мартынова А.В., Усманова Н.Н., Янтурин С.И.** 1991. Адаптивные стратегии растений на солончаках южного Урала. Распределение ресурсов в ценопопуляциях. *Экология*. 1:9-16. [Usmanov I.Yu., Martynova A.V., Usmanova N.N., Yanturin S.I. 1991. Adaptive strategies of plants in solonchaks of the southern Urals. Distribution of resources in cenopopulations). *Ekologiya = Ecology*. 1:9-16. (in Russian)]
- Флора европейской части СССР.** 1974. Под ред. А.А. Федорова. Т. 1. Л. 404 с. [Fedorov A.A. (Ed.). 1974. Flora of the European part of the USSR. V. 1. Leningrad: 404 p. (in Russian)]
- Шмальгаузен И.И.** 1968. Факторы эволюции. М. 451 с. [Shmalhauzen I.I. 1968. Factors of evolution. Moscow. 451 p. (in Russian)]
- Grime J.P.** 1979. Plant strategies and vegetation processes. N.Y., 222 p.
- Hunt R., Hodgson J.G., Thompson K., Bunger P.** 2004. A new practical tool for deriving a functional signature for herbaceous vegetation. *Appl. Veg. Sci.* 7:163-170. DOI 10.1111/j.1654-109X.2004.tb00607.x
- Lewis R.J., Pakeman R.J., Angus S., Marrs R.H.** 2014. Using compositional and functional indicators for biodiversity conservation monitoring of semi-natural grasslands in Scotland. *Biol. Conserv.* 175:82-93. DOI 10.1016/j.biocon.2014.04.018

## ECOLOGICAL-CENOTIC STRATEGIES OF LAXICAESPITOSE GRASSES IN AGROPHYTOCENOSES ON SPOIL DUMPS IN THE FOREST-STEPPE ZONE OF KUZBASS

Tatiana. G. Lamanova\*, Natalia V. Sheremet, Vladimir M. Doronkin

Central Siberian Botanical Garden, SB RAS, Novosibirsk, Russia; tlamanova@yandex.ru

On the basis of 25 years of observations (1990–2014), the types of ecological-cenotic strategies have been determined for laxicaespitose grasses *Arrhenatherum elatius* and *Dactylis glomerata* on spoil banks in the Kuznetsk Basin. In 1989–1990, seven agrophytocenoses were created on levelled open-cut spoil banks of “Listvyanskiy” coal mine. Seeding of *D. glomerata* and *A. elatius* was carried out on Quaternary and Perm deposits as a part of mixtures of grasses or grasses with legumes. Determining ecological-cenotic strategies was based mainly on revealing the following aspects: above-ground phytomass, projective cover, lifespan, hummock size, number of generative shoots, ontogenetic spectrum. *D. glomerata* acts as a violent species in the grass mixtures on deposits of different geological age for the initial 14 years. But *D. glomerata* is an ecotopic patient species in the grass mixture with *Onobrychis arenaria*, in sowing with *Trifolium pratense*, and in the thickened clover-grass mixture (with a higher seeding rate). *A. elatius* acts as violent species in the grass mixtures on deposits of different geological age for the initial 4–5 years after seeding. During the subsequent years in the grass mixtures, as well as for all years in the mixture with *Onobrychis arenaria*, *A. elatius* acts as a phytocenotic patient species. The following features were also noticed. Both species, *D. glomerata* and *A. elatius*, persisted in all communities for all years of observation. The generative shoots of *D. glomerata* were emerging rather late, for the 3–4 years of life, which guaranteed fruiting of the shoots. For both species, the ontogenetic spectra lacked the senile individuals (and for *A. elatius* even the subsenile ones). In particular years, *A. elatius* was producing large quantities of generative shoots, about 100 per m<sup>2</sup>; and the numbers of individuals per m<sup>2</sup> were reaching 800 on account of seedlings.

**Key words:** ecological-cenotic strategies, laxicaespitose grasses, agropopulations, *Dactylis glomerata*, *Arrhenatherum elatius*, open-cut spoil banks, Kuznetsk Basin.

**For citation:** Lamanova T.G., Sheremet N.V., Doronkin V.M. 2022. Ecological-cenotic strategies of laxicaespitose grasses in agrophytocenoses on spoil dumps in the forest-steppe zone of Kuzbass. *Rastitel'nyy Mir Aziatskoy Rossii = Flora and Vegetation of Asian Russia*. 15(3):218-229. DOI 10.15372/RMAR20220304

### ORCID ID

T.G. Lamanova 0000-0001-6691-3732

N.V. Sheremet 0000-0003-2973-3008

V.M. Doronkin 0000-0001-6344-7588

**Конфликт интересов.** Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

**Conflict of interest.** The authors declare no conflict of interest.

Поступила в редакцию / Received by the editors 03.02.2022

Принята к публикации / Accepted for publication 20.04.2022