

ЦЕНОТИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА И МЕХАНИЗМ СТАБИЛЬНОСТИ ЛЕСНЫХ ВЫСОКОТРАВНЫХ ЛУГОВ НА САЛАИРСКОМ КРЯЖЕ

Л.В. Волкова

Центральный сибирский ботанический сад СО РАН,
630090, Новосибирск, ул. Золотодолинская, 101, e-mail: wolkly@mail.ru

На лесных высокотравных лугах Салаирского кряжа роль доминанта травяного яруса играет эдификаторная синузия, образованная ценопопуляциями нескольких видов. Это преимущественно представители семейств *Apiaceae*, *Asteraceae*, *Ranunculaceae*. Видовой состав синузии варьирует в зависимости от эколого-ценотических условий местообитания. Формирование лабильной по составу эдификаторной синузии можно рассматривать как механизм устойчивости лесных лугов на Салаирском кряже.

Ключевые слова: лесные луга, ценопопуляция, онтогенетический состав, плотность, эдификаторная синузия, Салаирский кряж.

THE COENOTIC STRUCTURE AND THE MECHANISM OF STABILITY OF THE FOREST'S TALL-HERBACEOUS MEADOWS IN SALAIR RIDGE

L.V. Volkova

Central Siberian Botanical Garden, SB RAS,
630090, Novosibirsk, Zolotodolinskaya str., 101, e-mail: wolkly@mail.ru

The edifying synusia, which is formed by the cenopopulations of several species, is the dominant part of the herbaceous layer in the forest's tall-herbaceous meadows in Salair Ridge. This is the species mainly from the *Apiaceae*, *Asteraceae*, *Ranunculaceae* families. The synusia's species composition varies depending on the ecological and coenotic conditions of the habitat. The formation of the labile composition of the edifying synusia can be considered as a mechanism of stability of the forest's meadows in Salair Ridge.

Key words: forest's meadows, cenopopulation, ontogenetical structure, density, edifying synusia, Salair Ridge.

ВВЕДЕНИЕ

Лесные высокотравные луга – своеобразный тип луговых сообществ, в своем распространении ограниченные предгорьями и низкогорьями Западной и Средней Сибири. На Салаирском кряже, который представляет собой наиболее северный отрог Алтае-Саянской горной страны, лесные луга приурочены к подполюсу черневых лесов. Здесь они формируются на лесных опушках, по вырубкам и на полянах, которые возникают в результате естественного распада древостоя.

Исследователи черневых лесов как одну из специфических черт отмечают высокотравный облик этих сообществ (Крылов, 1891; Куминова, 1950, 1960; Шумилова, 1962; Ронгинская, Лашинский, 1987; Ронгинская, 1988; и др.). Для травяного яруса лесных лугов характерны высокая сомкнутость основной массы травостоя, средняя высота его составляет 1.5–2.0 м, а высота отдельных особей достигает 3–4 м. А.В. Ронгинской (1988) было показано, что по характеру распределения над- и подземной биомассы лесные высокотравные луга

значительно отличаются от лугов других луговых формаций. На Салаире при отсутствии антропогенного вмешательства эти сообщества длительное время (десятилетия) сохраняют основные черты структуры и своеобразный облик (Ронгинская, Лашинский, 1987; Ронгинская, 1988).

Имеющиеся в литературе немногочисленные сведения о структуре травостоев лесных лугов или биологии отдельных представителей травяного яруса не дают полной картины особенностей организации и причин устойчивости лесных лугов в черневых лесах. Одним из путей решения этих вопросов может быть изучение популяционной биологии всего комплекса наиболее характерных видов травяного яруса. В публикациях описаны исследования подобного плана для широколиственных лесов европейской части страны (Смирнова, 1987). В черневых лесах Сибири таких исследований не проводилось.

Цель настоящей работы – описать принципы организации и механизмы стабильности травяно-

го яруса на лесных лугах черного подпояса Салаирского кряжа.

Для этого в различных сообществах черневой тайги Салаира на протяжении ряда лет планомерно изучались онтогенез и структура ценопопуляций травянистых многолетников, наиболее типичных для высокотравных сообществ. К настоя-

щему моменту часть результатов этих исследований опубликована (Васильева, Лащинский, 1987; Волкова, 1989, 1993а,б, 2000а,б; и др.). В настоящей работе обобщены материалы по структуре ценопопуляций изученных видов. Для большинства видов подобные сведения приводятся впервые.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Лесные луга черного подпояса Салаира поддоминантны по составу. Основу травостоев составляют представители семейств *Apiaceae*, *Asteraceae*, *Ranunculaceae*. Изучена популяционная биология 12 видов, наиболее постоянных для травяного яруса лесных лугов: *Aconitum septentrionale* Koelle, *Aegopodium podagraria* L., *Angelica sylvestris* L., *Anthriscus sylvestris* (L.) Hoffm., *Bupleurum longifolium* L. subsp. *aureum* (Fisch. ex Hoffm.), *Cacalia hastata* L., *Cirsium helenioides* (L.) Hill, *Crepis sibirica* L., *Heracleum dissectum* Ledeb., *Pleurospermum uralense* Hoffm., *Saussurea latifolia* Ledeb., *Senecio nemorensis* L.

Наши исследования проводились в окрестностях когда-то существовавшего здесь поселка, и лесные луга на этой территории в прошлом использовались чаще всего как сенокосные угодья. При щадящем режиме сенокосения (нерегулярный сенокос, сенокосение вручную без использования техники) большинство видов, характерных для лесных лугов, сохраняются в травостоях. На момент исследований часть лесных лугов не использовалась под сенокосы не менее 4–7 лет, на других участках сенокосение и другие виды хозяйственной деятельности были прекращены не менее 10–16 лет. Лесные луга, сформировавшиеся на небольших полянах, как правило, не используются под сенокосы из-за их труднодоступности и незначительных размеров (200–300 м²).

Модельные участки для наших исследований были расположены на всех трех вариантах лесных лугов, которые получили условные названия “бывшие сенокосы” (участки № 1–4), “заповедные луга” (№ 5–7), “поляны” (№ 8–10) (см. табл. 2). “Бывшие сенокосы” и “заповедные луга” занимают более обширные площади, чем “поляны”, не менее 600–800 м² (до 1500 м²), поэтому отличаются от “поляны” не только историей формирования, но и по комплексу эколого-ценотических характеристик (лучший режим освещенности, ослабленное ценотическое воздействие окружающего леса, иной температурный режим и режим влажности воздуха и почвы).

В работе использовались стандартные, общепринятые методики изучения структуры видовых ценопопуляций (ЦП), рекомендованные для травянистых растений (Ценопопуляции растений..., 1976). Учет особей проводился на временных трансектах, где, по возможности, учитывались все вышеперечисленные виды. В качестве особи, как элемента ЦП, рассматривалась фитоценотическая счетная единица. В зависимости от особенностей морфоструктуры растений у разных видов в качестве такой единицы выступают морфологически целостная особь или компактный клон, обособленный парциальный куст или побег, или отделившаяся партикула.

При анализе плотности ЦП, кроме абсолютных показателей плотности, мы используем представление о классах плотности ЦП: высокий, средний, низкий. Границы классов плотности для каждого вида рассчитаны на основании данных о плотности ЦП соответствующих видов в широком спектре условий их произрастания в подпоясе черневых лесов Салаира (включая настоящие суходольные луга и лесные ценозы). Высокий и средний классы плотности ЦП соответствуют доминированию и/или содоминированию вида в ценозе. При плотности ЦП менее 0.01 особи/м² структура такой ЦП не анализировалась. Типы ЦП и онтогенетических спектров определялись согласно классификациям Т.А. Работнова (1969) и школы А.А. Уранова (Уранов, Смирнова, 1969; Заугольнова, 1976).

На 10 модельных участках обследовано 68 ЦП девяти из перечисленных выше видов (*A. podagraria*, *Ang. sylvestris*, *P. uralense*, *H. dissectum*, *Anth. sylvestris*, *C. sibirica*, *S. latifolia*, *S. nemorensis*, *C. hastata*). Данные о биологии и структуре ЦП *A. septentrionale*, *B. longifolium*, *C. helenioides* опубликованы ранее и обсуждаются в настоящей работе.

Изучение структуры ценопопуляций предварялось типовым геоботаническим описанием модельных участков. Названия растений приводятся по сводке “Сосудистые растения СССР” (Черепанов, 1981).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Изученные виды представлены разными жизненными формами: стержнекорневые, короткокорневищные, длиннокорневищный и столонооб-

разующие. В табл. 1 приведены некоторые основные биологические характеристики изучавшихся видов при их произрастании на лесных высоко-

**Некоторые биологические характеристики травянистых многолетников
на лесных высокоотравных лугах Салаирского кряжа**

Вид	Жизненная форма	Тип жизненного цикла	Онтогенез, лет	Тип побегов	Способ размножения
<i>Pleurospermum uralense</i>	Стержне-корневые	М	5–7	ПР	С
<i>Angelica sylvestris</i>		М	5–10	ПР	С
<i>Anthriscus sylvestris</i>		М+П(клоны)	5–10, 20–25 (клоны)	ПР	С, С + В
<i>Heracleum dissectum</i>		М+О	5–10, До 20 (олигокарпики)	ПР	С
<i>Aconitum septentrionale</i>		П	30–35	ПР	С
<i>Cirsium helenioides</i>	Коротко-корневищные	П	20–25	ПР	С + В
<i>Saussurea latifolia</i>		П	30–35	ПР	С + В
<i>Crepis sibirica</i>		П	20–25	ПР	С + В
<i>Vulpurum longifolium</i>		П	25–30	ПР	С + В
<i>Aegopodium podagraria</i>	Длинно-корневищное	П	50–100	ПР + подземные плагиотропные побеги (удлиненные корневища)	В + С
<i>Calcilia hastata</i>	Столонообразующие	ВМ (клубнеобразующий)	15–20	БР + столоны	С + В
<i>Senecio nemorensis</i>		ВМ	15–20	БР + столоны	С

Примечание. Тип жизненного цикла: М – монокарпик, О – олигокарпик, П – поликарпик, ВМ – вегетативный малолетник. Побегов: ПР – полурозеточные, БР – безрозеточные. Способ размножения: С – семенной, В – вегетативный; С + В – смешанный, преимущественно семенной, В + С – смешанный, преимущественно вегетативный.

травных лугах черного подпояса. Более детально особенности онтогенеза перечисленных видов описаны в ранее опубликованных работах и будут рассмотрены при анализе онтогенетического состава и плотности ЦП.

Графическим отражением онтогенетической структуры ЦП являются их онтогенетические спектры, или спектры онтогенетических состояний. Наиболее типичные онтогенетические спектры изученных ЦП представлены на рис. 1–3. У отдельных видов некоторые онтогенетические состояния морфологически плохо различимы, в таких случаях они объединялись в одну группу (постгенеративные особи *H. dissectum*, иматурные и виргинильные особи *C. helenioides*, ювенильные и иматурные особи *S. nemorensis*). У монокарпических видов генеративные особи представлены одной группой.

Онтогенетические спектры ЦП *стержнекорневых* видов левосторонние, максимум в спектрах приходится, как правило, на одну из групп прегенеративных особей (рис. 1). В онтогенетических спектрах типичных монокарпиков *P. uralense*, *Ang. sylvestris* соотношение онтогенетических групп нестабильно. Доля участия ювенильных особей варьирует от 10–20 до 80 %, эта группа может отсутствовать в составе ЦП (см. рис. 1, *P. uralense*, участок № 4). Более стабильны онтогенетические спектры ЦП *Anth. sylvestris* и *H. dissectum*.

В ЦП *Anth. sylvestris* доминируют ювенильные, реже иматурные особи, в ЦП *H. dissectum* – виргинильные (см. рис. 1). В ЦП *H. dissectum* регистрируются постгенеративные особи, доля участия которых может быть значительна (14–36 %). У обоих видов отмечены неполночленные ЦП (*Anth. sylvestris* на участке № 2, *H. dissectum* на участке № 3). Наиболее стабильны онтогенетические спектры ЦП *A. septentrionale*, которые имеют вид типичных левосторонних и полночленных (см. рис. 1).

Левосторонние онтогенетические спектры ЦП отражают молодое по возрастности состояние ЦП и характерны для видов, размножающихся преимущественно семенами или вегетативно – при условии глубокого омоложения вегетативного потомства. Для большинства рассматриваемых стержнекорневых видов единственный способ размножения – семенами. Исключение составляет *Anth. sylvestris*, у которого кроме семенного наблюдается также вегетативное размножение особей* (Волкова, 2000а). Неполночленность ЦП стержнекорневых видов может быть следствием нерегулярного их размножения в конкретных фитоценозах. Неполночленные по составу ЦП зарегистрированы на “бывших сенокосах”, т. е. на антропогенно нарушенных участках. В результате сенокосного использования лесных лугов в их составе увеличивается участие злаков и возрастает

* Способность к вегетативному размножению обнаружена также у *P. uralense* – в лесных ценозах подпояса сосновых лесов кряжа. Но в растительных сообществах черного подпояса она не реализуется (Волкова, 1993а).

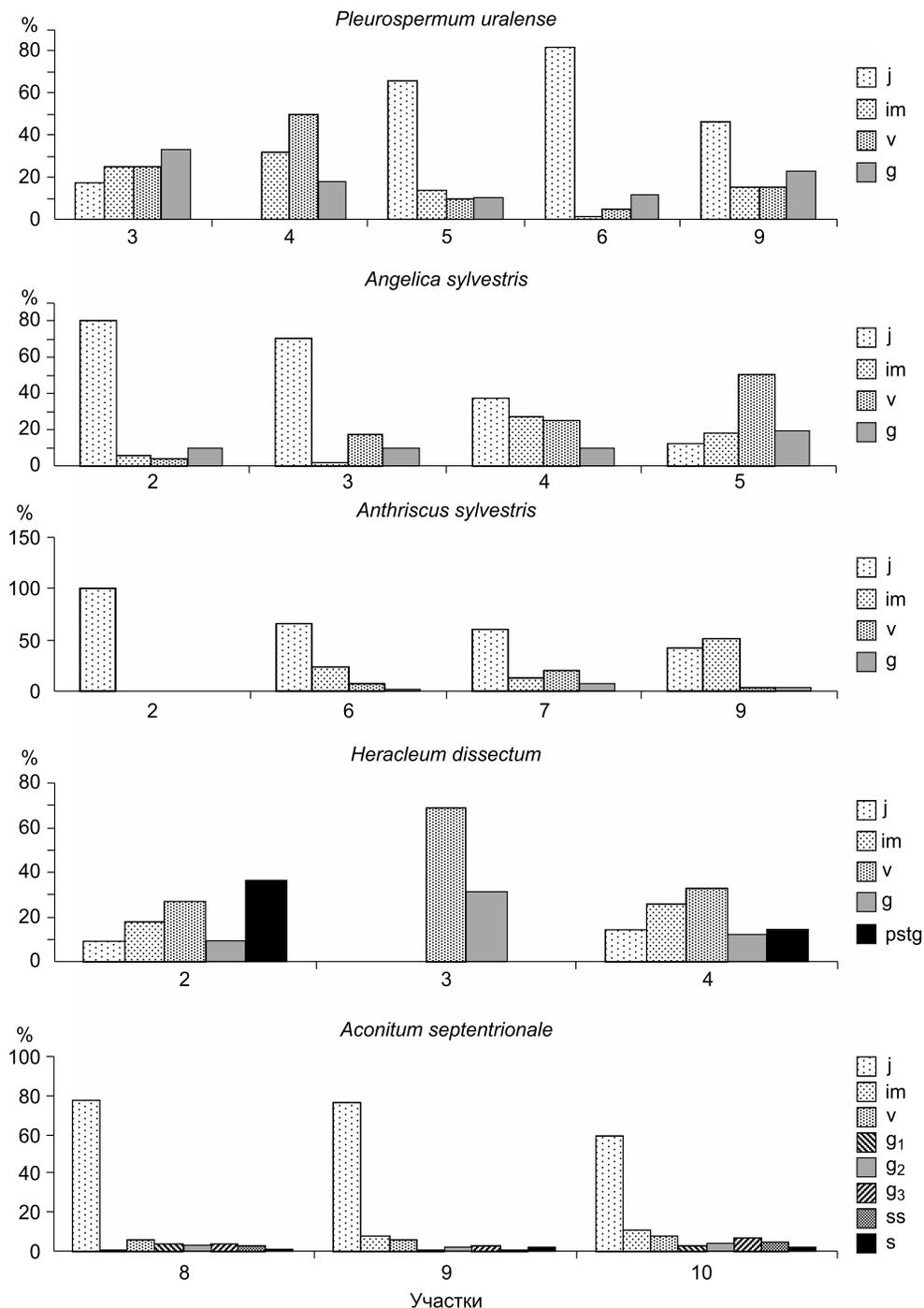


Рис. 1. Онтогенетические спектры ценопопуляций стержнекорневых видов.

Модельные участки: 1–4 – “бывшие сенокосы”, 5–7 – “заповедные луга”, 8–10 – “поляны”.

j, im, v, g, g₁, g₂, g₃, ss, s – индексы онтогенетических групп особей: ювенильные, имматурные, виргинильные, генеративные, молодые генеративные, средневозрастные генеративные, старые генеративные, субсенильные, сенильные.

В ЦП монокарпических видов генеративные особи представлены одной группой – g.

В ЦП *H. dissectum* субсенильные и сенильные особи объединены в одну группу постгенеративных особей – pstg.

задернованность верхних горизонтов почвы, что может быть неблагоприятно для семенного размножения видов.

Нестабильность онтогенетического состава ЦП типичных монокарпиков *P. uralense* и *Ang. sylvestris* может быть следствием волнообразного развития их ЦП. Волнообразный тип динамики

ЦП заключается в постоянном возникновении и развитии “волн возобновления” (Уранов, 1975, 1977). Развитие во времени отдельных когорт зачатков, или “малых волн возобновления”, вызывает смещение максимума в онтогенетических спектрах ЦП на разные онтогенетические группы. При регулярном возникновении “волн возобновления”

в ЦП сохраняется доминирование прегенеративных особей, и по типу возрастности такая ЦП относится к молодым. Нерегулярное возникновение “волн возобновления” обуславливает периодическое отсутствие отдельных онтогенетических групп в составе ЦП и нестабильность их состава. Существование ЦП монокарпических видов в значительной степени зависит от периодичности семенного размножения растений. Продолжительное отсутствие “волн возобновления” у видов, размножающихся исключительно семенами, может привести к исчезновению вида из травостоя.

Нами были изучены особенности плодношения представителей семейства Зонтичные, произрастающих на лесных лугах Салаира (Волкова, 1992, 19936). Для *P. uralense* и *Ang. sylvestris* характерны наиболее высокая потенциальная и реальная семенная продуктивность особей и погодичная стабильность этих показателей. При непродолжительном онтогенезе монокарпиков (см. табл. 1) темпы созревания растений и вступление их в репродуктивный период ускорены, что, в сочетании с высокой и стабильной семенной продуктивностью растений, можно рассматривать как один из механизмов, который компенсирует нерегулярность семенного размножения этих видов и обеспечивает существование их ЦП на лесных лугах.

Стабилизация онтогенетической структуры ЦП *Anth. sylvestris* происходит за счет смешанного способа размножения особей – семенами и вегетативно. На лесных высокотравных лугах Салаира более половины взрослых особей *Anth. sylvestris* (60 %) производят вегетативное потомство, остальная часть ЦП представлена монокарпическими особями (Волкова, 2000a). Для вегетативного размножения *Anth. sylvestris* характерно глубокое омоложение. Группы ювенильных и иматурных особей, развивающихся из семян, постоянно пополняются вегетативно возникшими особями. Вегетативное размножение *Anth. sylvestris* приводит к формированию компактных клонов, часто многочисленных (Кормовые растения..., 1956). Продолжительность существования таких клонов у *Anth. sylvestris* составляет, по-видимому, не менее 20–25 лет (Нухимовский, 1973). Клоновая форма существования повышает ценотическую устойчивость вида.

Ценопопуляция *Anth. sylvestris* на одном из участков представлена только ювенильными особями (см. рис. 1, участок № 2). Это особи первого года жизни. В этой ЦП присутствуют также всходы (табл. 2). Наличие на участке отмерших побегов генеративных особей прошлого года не позволяет считать ее инвазионной. На участке № 2 ЦП

Таблица 2

Плотность ценопопуляций травянистых многолетников на лесных высокотравных лугах Салаира, особей/м²

Вид	Группа особей	Лесные высокотравные луга в целом	“Бывшие сенокосы”*				“Заповедные луга”*			“Поляны”*		
			1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
<i>Pleurospermum uralense</i>	Взрослых	1.4–15.0	–	–	1.4	2.8	14.8	15.0	+	–	2.3	+
	Всходов	0–18.1			1.2	1.6	18.1	0.3			0	
<i>Angelica sylvestris</i>	Взрослых	7.6–22.2	+	14.4	12.8	22.2	13.4	+	7.6	+	–	+
	Всходов	4.5–44.2		16.8	4.5	44.2	21.0		13.8			
<i>Heraclеum dissectum</i>	Взрослых	0.5–4.2	+	2.2	0.8	4.2	+	0.5	+	+	+	+
	Всходов	0.2–4.6		4.6	0.7	0.3		0.2				
<i>Anthriscus sylvestris</i>	Взрослых	0.6–8.6	+	0.6	–	–	+	8.6	8.6	+	3.1	+
	Всходов	0.2–77.1		0.2				15.0	77.1		1.1	
<i>Saussurea latifolia</i>	Взрослых	0.1–5.7	2.2	1.1	0.1	3.2	2.4	1.3	1.0	1.1	+	5.7
	Всходов	0–0.8	0.1	0	0.1	0.5	0.7	0.1	0.8	0		0.3
<i>Crepis sibirica</i>	Взрослых	0.9–26.7	2.0	3.1	2.9	–	1.4	3.0	0.9	–	26.6	26.7
	Всходов	0–11.5	0.1	0	0		0.6	0	0		11.5	10.8
<i>Aegopodium podagraria</i>	Взрослых	15.7–54.8	+	–	43.2	–	–	–	54.8	+	15.7	+
	Всходов	0–0.2			0				0		0.2	
<i>Cacalia hastata</i>	Взрослых	0.7–2.8	1.3	0.8	0.7	–	2.8	1.3	1.1	2.8	0.8	1.1
	Всходов	0–0.4	0.2	0	0		0.4	0.3	0.4	0	0	0
<i>Senecio nemorensis</i>	Взрослых	0.1–3.3	0.1	0.4	–	–	0.8	3.3	–	–	–	0.4
	Всходов	0–0.5	0.1	0			0.1	0.4				0.5

Примечание. 1–10 – номера модельных участков; “+” – вид присутствует на участке единичными особями (плотность ЦП меньше 0.1 особей/м²); прочерк – вид отсутствует на участке.

Полужирный шрифт – показатели высокой и средней плотности ЦП; полужирный шрифт с подчеркиванием – максимальная плотность ЦП.

* Варианты лесных лугов, пояснения см. в тексте.

этого вида является примером зарождения новой “волны возобновления”.

Для видов рода *Heracleum* характерно существование в ЦП поликарпических особей наряду с монокарпическими (Кормовые растения..., 1956; Сацыперова, 1977). На лесных лугах Салаира более половины особей в ЦП *H. dissectum* (57 %) развиваются как поликарпики (Волкова, 2000а). Кратность цветения не превышает 2–3 раз, поэтому точнее называть такие особи олигокарпическими. В онтогенезе олигокарпических особей появляется непродолжительный постгенеративный период (см. рис. 1). Переход к олигокарпичности обеспечивает значительное увеличение продолжительности онтогенеза (см. табл. 1), т. е. возможность более длительного удержания территории в фитоценозе. В ЦП вида накапливаются виргинильные особи, что способствует стабилизации онтогенетической структуры ЦП.

Стабильный онтогенетический состав ЦП *A. septentrionale* является следствием значительной продолжительности онтогенеза особей, в том числе продолжительным генеративным периодом и регулярным семенным размножением особей. Динамические процессы в ЦП *A. septentrionale* стабилизированы за счет постоянного возникновения “волн возобновления”.

По характеру онтогенетических спектров ЦП стержнекорневых видов – молодые, нормального типа. Динамика ЦП имеет волновой характер. Стабильное существование ЦП обеспечивается за счет семенного размножения растений и поливариантности онтогенеза особей: поливариантность продолжительности онтогенеза (*H. dissectum*) и поливариантность размножения (*Anth. sylvestris*).

Онтогенетические спектры ЦП короткокорневищных видов более разнообразны (рис. 2). Для этой группы видов регистрируются и левосторонние онтогенетические спектры и спектры, центрированные на группах генеративных особей, и правосторонние спектры. Наряду с мономодальными (одновершинными) для короткокорневищных видов характерны полимодальные, чаще бимодальные онтогенетические спектры (см. рис. 2). Би- и полимодальные спектры отражают содоминирование в составе ЦП групп особей различных онтогенетических состояний. Один из максимумов в таких спектрах приходится на группу ювенильных или иматурных особей, дополнительный максимум формируется в генеративной или постгенеративной областях спектров (см. рис. 2). Формирование полимодальных онтогенетических спектров может быть следствием наложения и различного сочетания “малых волн возобновления”, а также результатом пополнения групп взрослых особей вегетативным потомством.

Вегетативное размножение изученных короткокорневищных видов неспециализированное, происходит по типу зрелой или старческой партикуляции корневищ. По способности к вегетативному размножению виды различаются как между собой, так и в зависимости от конкретных условий обитания.

Для *C. helenioides* вегетативное размножение, как правило, не характерно (Волкова, Ломоносова, 2001; Волкова, 2009б). Ежегодно растения образуют 1–2 надземных побега дициклического (озимого) типа, формируют одноосное, обычно неветвящееся корневище, нарастающее симподиально, и на протяжении всего онтогенеза существуют как единая особь. Вегетативное размножение *C. helenioides* зарегистрировано в ЦП вида на лесных лугах с незначительной антропогенной нарушенностью (Волкова, 2014). В этих условиях у растений активизируется способность к побегообразованию, происходит формирование разветвленного корневища с последующей его партикуляцией и появлением вегетативного потомства. В результате смешанного способа возобновления на участках недавно заповеданных сенокосов формируются молодые или зрелые ЦП вида (см. рис. 2, участки № 1–4). Исключительно семенное размножение *C. helenioides* на лесных лугах с длительными сроками заповедания (участки № 5–7) или в полевых местообитаниях (№ 8, 9) приводит к старению ЦП, их регрессивному развитию и возможному выпадению вида из травостоев (см. рис. 2).

Для ЦП *S. latifolia* характерны как мономодальные, так и полимодальные онтогенетические спектры (см. рис. 2). Среди ЦП с мономодальными спектрами зарегистрированы молодая (№ 6), зрелая (№ 2) и стареющие (№ 1, 8, 10) ЦП. Ценопопуляции с мономодальными онтогенетическими спектрами часто неполночленны, в отличие от ЦП с полимодальными спектрами (см. рис. 2); ЦП с полимодальными спектрами (участки № 4, 5, 7) по соотношению особей восходящей ($j + im + v + g_1$) и нисходящей ($g_3 + ss + s$) ветвей онтогенеза являются переходными от зрелых к стареющим. Большую часть обследованных ЦП *S. latifolia* следует рассматривать как стареющие. Для полевых местообитаний онтогенетические спектры неполночленны в области восходящей части онтогенеза (участки № 8, 10). Неполночленность этих ЦП – свидетельство нерегулярности семенного размножения вида в фитоценозе.

В отличие от *C. helenioides*, для *S. latifolia* характерно более активное побегообразование и формирование сильно разветвленного корневища. Отличительная особенность побегообразования у *S. latifolia* заключается еще и в том, что розеточная фаза у этого вида сохраняется только на начальных этапах онтогенеза. У взрослых особей и ре-

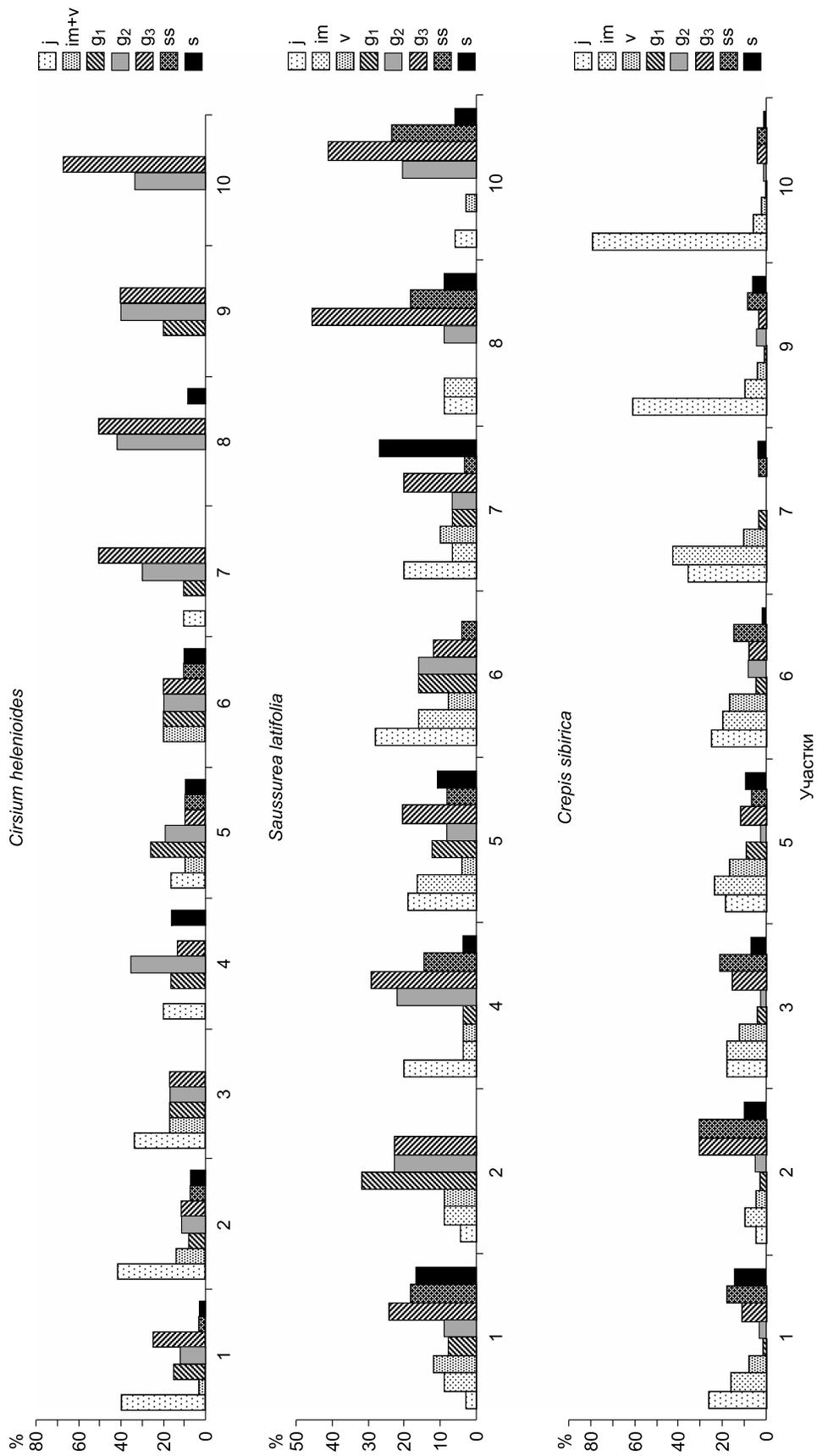


Рис. 2. Онтогенетические спектры ценопопуляций короткокорневищных видов: im + v – объединенная группа иммагурных и виргинильных особей. Остальные обозн. см. на рис. 1.

продуктивные, и вегетативные побеги удлиненные моноциклические (Волкова, 2009б). Это приводит к тому, что годовые приросты корневища незначительны, и оно длительное время остается компактным. Взрослая особь *S. latifolia* представляет собой компактный куст, в составе которого может насчитываться до 20–25 побегов (вегетативных и генеративных). Такой куст является ценогетически замкнутым образованием – внутри куста не происходит поселения других видов и образования собственных побегов, которые отмечаются, как правило, по периферии особи. Партикуляция корневища происходит в средневозрастном и старом генеративных состояниях и сопровождается незначительным омоложением дочернего потомства (Волкова, 2009б). Так, ЦП *S. latifolia* с полимодальными онтогенетическими спектрами формируются в результате смешанного размножения особей, и они наиболее стабильны. Такие ЦП обнаруживаются на лугах как недавно, так и длительно заповеданных. Накоплению в ЦП взрослых особей способствует также значительная продолжительность онтогенеза *S. latifolia* (см. табл. 1).

Ценопопуляции *C. sibirica* представлены в основном левосторонними онтогенетическими спектрами – моно- и бимодальными (см. рис. 2). ЦП с левосторонними мономодальными спектрами – типичные молодые (№ 5–7, 9, 10). Бимодальные или близкие к бимодальным спектры (№ 1, 3) отличаются от мономодальных более высокой долей участия генеративных и постгенеративных особей. Их можно рассматривать как переходные от молодых к зрелым. Зарегистрирована также ЦП *C. sibirica* стареющего типа, с правосторонним спектром (№ 2).

Взрослые особи *C. sibirica* при произрастании на лесных лугах формируют ди-трициклические побеги (Волкова, 2009б). Полициклическость побегов способствует вегетативному разрастанию особей. Вегетативное размножение начинается в генеративном периоде и приводит к появлению вегетативного потомства генеративных и постгенеративных онтогенетических состояний. Можно предположить, что в ЦП *C. sibirica* с мономодальными левосторонними спектрами семенное размножение происходит регулярно и играет ведущую роль в самоподдержании ценопопуляции. Для группы ЦП с бимодальными спектрами, по-видимому, характерен смешанный способ возобновления.

Похожие варианты онтогенетических спектров ЦП на лесных высокотравных лугах Салаира описаны для *B. longifolium* (Волкова, 1989). Для этого вида на лесных лугах также регистрируются и молодые, и зрелые, и стареющие ЦП. Сходство онтогенетических спектров ЦП этих двух видов объясняется сходством жизненной формы, типа

побегообразования и характера вегетативного размножения особей. В условиях лесных высокотравных лугов самоподдержание ЦП *B. longifolium* также осуществляется либо преимущественно семенным путем, либо смешанным.

Левосторонние онтогенетические спектры соответствуют молодым ЦП, ценопопуляции с центрированными спектрами – средневозрастным (зрелым) ЦП, правосторонние спектры отражают старение ЦП. Таким образом, для короткокорневищных видов характерно существование у одного и того же вида разновозрастных ЦП в сходных условиях обитания, что говорит о циклическом развитии ЦП (циклические сукцессии) (Ценопопуляции растений..., 1988, с. 112). Если волнообразный тип динамики ЦП, характерный для стержнекорневых видов, заключается в постоянном возникновении и развитии отдельных когорт зачатков, то при циклической динамике ЦП проходят стадии молодости, зрелости, старения – “большую волну развития” (Уранов, 1977) или “большой жизненный цикл ценопопуляции” (Работнов, 1969). Циклическая динамика развития ЦП приводит либо к прекращению ее существования на данной территории, либо к восстановлению в результате формирования новой “большой волны”. Примером возникновения и развития очередной “волны возобновления” могут служить ЦП *C. helenioides* на участках № 1, 3, у *S. latifolia* – ЦП на участках № 4, 7, у *C. sibirica* – на участках № 1, 3, 6. Примеры завершения “большой волны развития” – ЦП *C. helenioides* на участках № 9, 10 (см. рис. 2). Циклическое развитие ЦП *B. longifolium* было показано на материалах многолетних наблюдений за ЦП вида на одном из участков лесного луга (Волкова, 1989).

Изученные ЦП короткокорневищных видов относятся к нормальному типу, полночленным и неполночленным, разновозрастным по составу. Разнообразие онтогенетических спектров ЦП короткокорневищных видов связано со смешанным способом размножения особей и с различным соотношением роли семенного и вегетативного размножения в самоподдержании ЦП. У большинства видов нет четкой связи типа онтогенетического спектра с условиями местообитания (вариантами лесных лугов). Для онтогенеза короткокорневищных видов характерны морфологическая поливариантность (по размерам побегов и особей), динамическая (по продолжительности развития побегов и особей) и поливариантность размножения. Динамика ЦП имеет циклический характер, при котором каждая ЦП проходит повторяющиеся циклы развития от стадии молодости до зрелости и старения.

Онтогенетические спектры ЦП *длинокорневищного* вида *A. podagraria* левосторонние, одно-

вершинные, показывают, что в ЦП вида доминируют преимущественно виргинильные или имматурные особи (рис. 3). Суммарное участие генеративных особей варьирует от 4.5 до 30–35 %, отдельные группы генеративных особей могут отсутствовать (участок № 9). Доля постгенеративных особей во всех трех ЦП значительна – от 23 до 27 %. Изученные ЦП *A. podagraria* можно отнести к молодым ЦП с устойчивым доминированием прегенеративных особей, динамичным участием группы генеративных особей и относительно стабильным участием постгенеративных особей.

О.В. Смирнова (1987), изучавшая структуру ЦП *A. podagraria* на значительной части ареала вида, отметила способность особей переходить в квазисенильное состояние в условиях пониженной освещенности под пологом широколиственных лесов. Лесные луга черневого подпооя отличаются развитием высокого и густого травяного яруса, сомкнутость которого может достигать 90–100 %. Репродуктивные побеги генеративных особей *A. podagraria* выносят соцветия в верхние слои травяного яруса, а вегетативные побеги и парциальные кусты этого вида развиваются в толще густого травостоя в условиях дефицита освещенности. Вероятно, что в изученных нами ЦП *A. podagraria* часть постгенеративных особей квазисенильна. Локальные нарушения сомкнутости травяного яруса, например, вследствие отмирания взрослых особей видов высокотравья, могут вызывать реверсии квазисенильных особей в генеративные состояния, что объясняет нестабильность участия генеративных особей в ЦП *A. podagraria* на лесных лугах.

Семенное размножение *A. podagraria* в естественных ценозах подавлено, что отмечается на протяжении всего ареала вида (Шик, 1953; Смирнова, 1967, 1974). В наших исследованиях немногочисленные всходы *A. podagraria* зарегистрированы в ЦП вида, расположенной на поляне (см. табл. 2, ЦП № 9). Самоподдержание ЦП *A. podagraria* обеспечивается за счет вегетативного размножения посредством подземных плагиотропных корневищ (гипогеогенных побегов). Продолжительность жизни таких корневищ 2–3 года, скорость их нарастания может достигать 20–30 см за сезон (Рысина, 1973; Смирнова, 1974; Лавриченко, 1985). В условиях растительных сообществ подпооя черневых лесов Салаира вегетативное размножение *A. podagraria* начинается с наступлением генеративного периода (Волкова, 2000а). При этом отмечается омоложение дочернего потомства до виргинильного или имматурного онтогенетических состояний, а части особей вегетативного происхождения свойствен ювенильный облик (Волкова, 2009а). В отсутствие семенного размножения ЦП *A. podagraria* поддерживаются в молодом со-

стоянии за счет постоянного появления омоложенного вегетативного потомства. Динамические процессы в ЦП *A. podagraria*, согласно исследованиям О.В. Смирновой (1987), происходят на уровне локусов и имеют волновой характер.

Онтогенетические спектры ЦП *столонообразующих* видов преимущественно левосторонние (см. рис. 3), различия в спектрах связаны с особенностями формы роста и размножения особей.

Основной способ размножения *S. hastata* – семенами. Вегетативное размножение наблюдается лишь в определенных экотопах и является факультативным способом самоподдержания ЦП. У растений *S. hastata* в основании годичного ортотропного побега формируется почка, из нее отрастает короткий однолетний стolon длиной 2–3 см, который заканчивается клубневидным утолщением (Волкова, 2009б). Обычно каждый очередной годичный побег формирует единственный стolon. По завершении вегетации вместе с материнской особью отмирает и стolon. При этом молодой клубень отделяется и зимует в почве. Весной из него отрастает очередной ортотропный побег, в основании которого появляется новый стolon. Онтогенез особи складывается из череды ежегодно сменяющихся (замещающих) друг друга безрозеточных побегов, отрастающих из верхушечной почки перезимовавшего клубня. По мере развития особи размеры клубней и отрастающих из них годичных побегов увеличиваются на восходящей ветви онтогенеза, затем уменьшаются, отражая старение организма. Виды с таким типом онтогенеза Г.Н. Высоцкий (1915) предложил относить к вегетативным малолетникам, а В.Н. Ворошилов (1960) назвал такие виды “замещающими (возобновляющимися) малолетниками”.

В определенных условиях обитания у особенно мощно развитых генеративных особей *S. hastata* почки возобновления могут формироваться на клубнях текущего вегетационного сезона. Из таких почек в этот же сезон происходит отрастание ортотропных ассимилирующих побегов. Каждый побег формирует собственный стolon, завершающийся клубнем. Отмирание материнского побега по завершении вегетации приводит к образованию группы зимующих клубней, т. е. сопровождается вегетативным размножением. В этом случае отрастание очередных ортотропных побегов и их дальнейшее развитие приводят к образованию клонов, подобных клонам *Anth. sylvestris*. Клоны *S. hastata* на лесных лугах Салаира нередко насчитывают от 20 до 50 особей разных онтогенетических состояний (Волкова, 2009б). Наиболее крупные особи и клоны *S. hastata* регистрируются на лесных лугах, которые формируются на полянах, где, по-видимому, находится экологический оптимум вида. Н.Н. Лацинский (1989) считает,

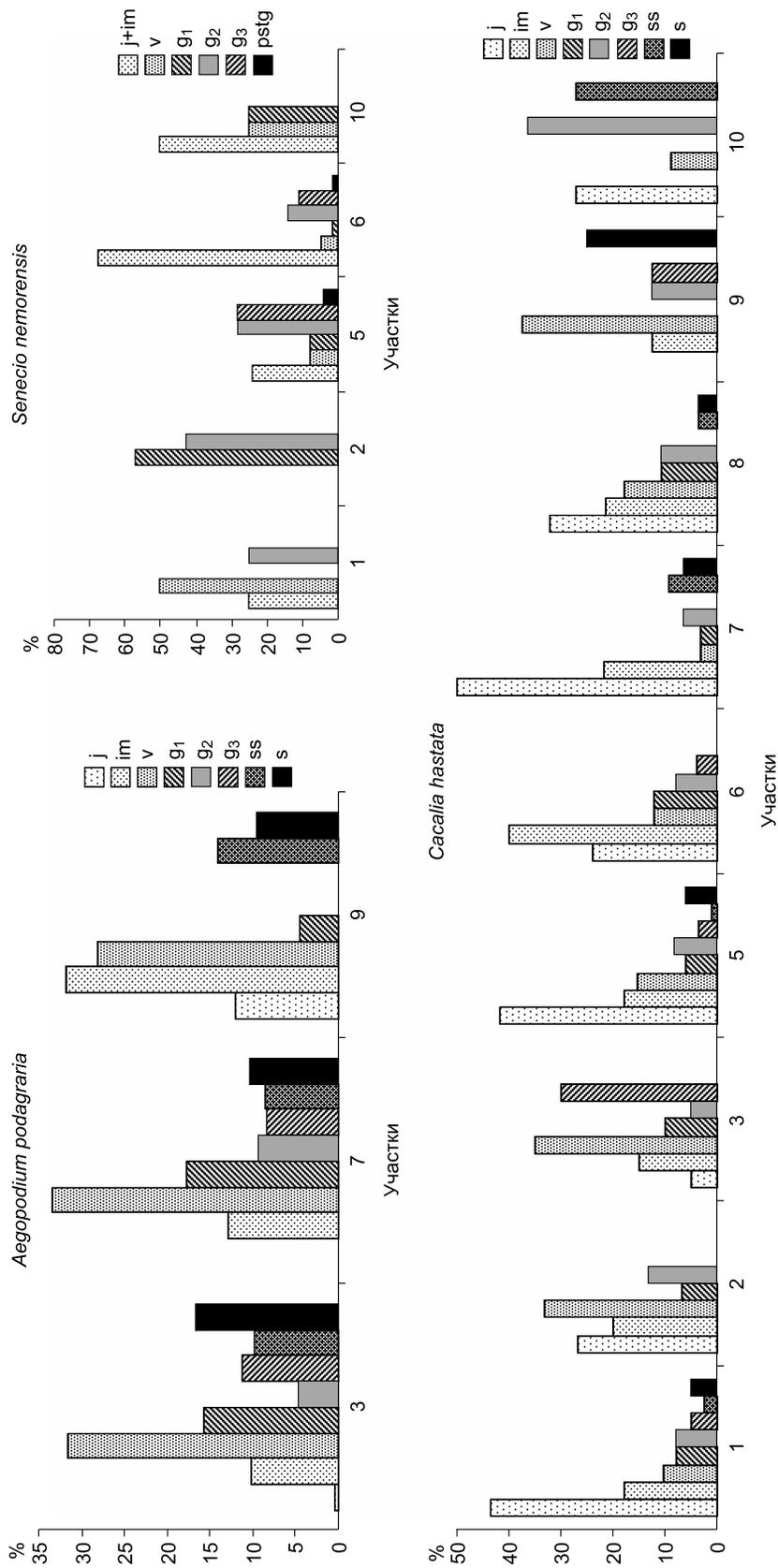


Рис. 3. Онтогенетические спектры ценопопуляций *Aegorodium podagraria* и столонообразующих видов: j + im – объединенная группа ювенильных и иматурных особей. Остальные обозн. см. на рис. 1.

что в условиях черневых лесов Салаира *C. hastata* можно рассматривать, скорее, как теневыносливый гигромезофит, чем типичный мезофит.

Таким образом, ЦП *C. hastata* представлены двумя группами: ЦП с левосторонними мономодальными онтогенетическими спектрами (см. рис. 3, № 1, 2, 5–8) и ЦП с бимодальными (или близкими к ним) спектрами (№ 3, 9, 10). В первой группе ЦП доминируют преимущественно ювенильные особи, реже имматурные или виргинильные. В ЦП с бимодальными спектрами наблюдается содоминирование прегенеративных и стареющих или старых особей. По соотношению групп особей ЦП № 3, 9 – молодые, ЦП № 10 – зрелая. Большая часть обследованных ЦП вида неполночленны.

Молодые ЦП *C. hastata* с левосторонними мономодальными онтогенетическими спектрами – это, вероятно, ЦП с преимущественно семенным способом размножения особей. Формирование бимодальных онтогенетических спектров ЦП *C. hastata* происходит в результате смешанного размножения растений и приурочено к наиболее увлажненным экотопам, к которым можно отнести полянные местообитания (Экология..., 1991). Семенное размножение *C. hastata* на лесных лугах, очевидно, затруднено – из девяти обследованных ЦП всходы обнаружены только в четырех (см. табл. 2). Непостоянное положение максимума в мономодальных спектрах, а также неполночленность большинства ЦП говорят о волнообразной динамике ЦП, подобной динамике стержнекорневых видов. Клоновая форма существования вида в ценозах повышает его конкурентную устойчивость.

Ценопопуляции *S. nemorensis* зарегистрированы только на пяти из десяти модельных участков. В трех из пяти обследованных ЦП доминируют прегенеративные особи. Это молодые ЦП, полночленная и неполночленные (см. рис. 3, ЦП № 1, 6, 10). В ЦП № 5 более 60 % состава формирует генеративная фракция, при этом значительно участие прегенеративных особей (около 30 %). Такую ЦП можно рассматривать как зрелую или переходную от молодой к зрелой. ЦП № 2 представлена всего двумя группами генеративных особей, среди которых доминируют молодые генеративные; это неполночленная ЦП зрелого типа (см. рис. 3). Постгенеративные особи в обследованных ЦП *S. nemorensis* отсутствуют или доля их невысока (1.5–4.0 %). Судя по разновозрастности изученных ЦП *S. nemorensis*, им свойственна циклическая динамика как для короткокорневищных видов.

Вид *S. nemorensis*, так же как и *C. hastata*, можно отнести к вегетативным малолетникам. Онтогенез этих двух видов во многом сходен (Волкова, 2009б). В отличие от *C. hastata*, подземные столоны

S. nemorensis не образуют клубней. Дистальный участок столона несет верхушечную почку и многочисленные боковые почки возобновления, корнеобразования здесь не происходит. Проксимальный участок несколько утолщен, здесь формируются придаточные корни и происходит отращивание очередных гипогеегенных побегов, более многочисленных, чем у *C. hastata*. В условиях растительных сообществ черневого подпояса в надземный ортотропный побег ежегодно реализуется лишь один, реже два перезимовавших подземных побега, остальные столоны погибают, не выходя на поверхность (Волкова, 2009б). На лесных лугах черневого подпояса растения *S. nemorensis* на протяжении всего онтогенеза остаются одно-двухпобеговыми, вегетативного размножения не происходит.

В растительных сообществах за пределами черневого подпояса, в подпоясе сосновых лесов кряжа, массовая гибель столонов у *S. nemorensis* менее выражена. Здесь мы наблюдаем формирование многопобеговых кустов *S. nemorensis* и вегетативное размножение таких особей в результате разрушения участков столонов (Волкова, 2009б). По комплексу экологических условий сообщества подпояса сосновых лесов Салаира являются более ксерофитными по сравнению с сообществами подпояса черневых лесов, что, вероятно, больше соответствует биологии *S. nemorensis*. Потенциальная способность этого вида к вегетативному разрастанию и размножению вегетативным путем может иметь значение в более сухих экотопах черневого подпояса или в относительно засушливые годы. В растительных сообществах черневого подпояса *S. nemorensis*, по-видимому, занимает экологическую нишу вида, менее требовательного к влагообеспеченности, чем это характерно для других представителей высокотравья. Отсутствие *S. nemorensis* на половине модельных участков лесных высокотравных лугов, благоприятных для произрастания большинства мезофитов, также может быть подтверждением несоответствия экологии местообитаний биологической природе вида.

Ценопопуляции *C. hastata* и *S. nemorensis* на лесных лугах преимущественно молодые, нормального типа, часто неполночленные. Семенное размножение видов затруднено, вегетативное размножение наблюдается как факультативный способ самоподдержания ЦП. Соотношение семенного и вегетативного размножения особей в ЦП *C. hastata* и *S. nemorensis* связано с особенностями экотопов. Динамика ЦП *C. hastata* соответствует волнообразному типу, динамика ЦП *S. nemorensis* – циклическому.

Онтогенетический состав ЦП травянистых многолетников, наиболее характерных для лесных высокотравных лугов, и динамический тип изу-

ченых ЦП во многом определяются жизненной формой видов, а также их экологическими особенностями, такими как бóльшая или меньшая теневыносливость, бóльшая или меньшая требовательность к влагообеспеченности. Большинство изученных видов демонстрируют поливариантность онтогенеза, в первую очередь, поливариантность размножения, а также морфологическую и динамическую поливариантность.

Кроме онтогенетического состава важным популяционным показателем состояния ЦП является их плотность. Данные о плотности ЦП некоторых из обсуждаемых видов опубликованы в предыдущих работах автора (Волкова, 1989, 2000б, 2001, 2014).

В ЦП *B. longifolium* на лесных высокотравных лугах плотность и взрослых особей, и всходов варьирует в широких пределах и может составлять от нескольких десятков до сотни особей на 1 м² (Волкова, 1989). Минимальная плотность ЦП *B. longifolium* (13.4–40.0 шт./м² взрослых особей) отмечается на лесных лугах, которые формируются на полянах небольшого размера. Максимальная плотность взрослых особей (105.6 шт./м²) и всходов (728.8 шт./ м²) были зарегистрированы в ЦП вида на участке лесного луга, заповеданного не менее 16 лет, по составу высокотравно-володушкового. Плотность всходов *B. longifolium* выше на луговых участках с длительными сроками заповедания по сравнению с недавно заповеданными лугами.

Хорошая освещенность открытых луговых пространств в сочетании с отсутствием хозяйственной деятельности благоприятны для семенного размножения *B. longifolium*. Среди обследованных на лесных лугах ЦП вида не зарегистрировано ни одной, где бы всходы отсутствовали. Семенное размножение этого растения на лесных лугах с длительными сроками заповедания обеспечивает виду на таких луговых участках роль содоминанта или доминанта травяного яруса.

Плотность ЦП *A. septentrionale* была изучена в высокотравных типах пихтовых и осиновых лесов, а также на лесных лугах черневого подпояса Салаира (Волкова, 2000б, 2001). Наиболее обилен он на лесных лугах, расположенных на небольших полянах, где формируются борцово-высокотравные и высокотравно-борцовые травостои. В таких ценозах плотность и взрослых особей, и всходов в ЦП *A. septentrionale* максимальна и относительно стабильна. *A. septentrionale* – один из наиболее теневыносливых представителей высокотравья. Это дает преимущество виду, по сравнению с более светолюбивыми мезофитами, и позволяет ему доминировать в травяном ярусе лесных лугов, расположенных на полянах.

Плотность ЦП *C. helenioides* на лесных лугах также значительно варьирует и зависит от исто-

рии формирования лугового участка (Волкова, 2014). Максимальная плотность и взрослых особей, и всходов регистрируется на лесных лугах со слабой антропогенной нарушенностью (участки нерегулярного сенокосного использования или недавно заповеданные сенокосы). На таких участках *C. helenioides* часто выступает в качестве доминанта или содоминанта травяного яруса. На длительно заповеданных лугах, а также на полянах, не затронутых хозяйственной деятельностью, плотность взрослых особей в ЦП *C. helenioides* значительно ниже, всходы отсутствуют или плотность их очень невелика. По мере увеличения сроков заповедания бывших сенокосных угодий происходит восстановление структуры высокотравных травостоев, и вид утрачивает свою доминирующую позицию. На лесных лугах черневого подпояса Салаира *C. helenioides* выступает как временный, сукцессионный, доминант начальных стадий восстановления слабонарушенных лесных лугов (Волкова, 2014).

Плотность ЦП еще девяти изученных видов – как для лесных лугов в целом, так и для луговых участков с разной историей формирования – показана в табл. 2. Она также дополнена данными геоботанических описаний модельных участков, отражая отсутствие или присутствие изучавшихся видов на конкретных участках.

У всех видов на лесных высокотравных лугах плотность и взрослых особей, и всходов крайне нестабильна и может различаться в десятки раз (см. табл. 2), как это было отмечено выше для *B. longifolium* и *C. helenioides*. Одной из причин нестабильности показателей плотности ЦП у одного и того же вида может быть нерегулярность процессов семенного размножения особей на лесных лугах.

На плотности ЦП также отражается история формирования фитоценозов, точнее, комплекс эколого-фитоценологических факторов, сложившихся на модельных участках на момент исследований. У одних видов максимальная плотность ЦП зарегистрирована, как и у *C. helenioides*, на “бывших сенокосах” (*Ang. sylvestris*, *H. dissectum*), у других, как и у *A. septentrionale*, – в полянных фитоценозах (*S. latifolia*, *C. sibirica*, *C. hastata*). У большинства видов максимальные показатели плотности ЦП, так же как у *B. longifolium*, отмечаются на “заповедных лугах” (см. табл. 2).

Максимальная плотность ЦП, по-видимому, свидетельствует о благоприятном для вида сочетании эколого-ценотических факторов местообитания. Для *C. helenioides*, *Ang. sylvestris*, *H. dissectum* это может быть ослабление конкурентных отношений между высокотравными видами на луговых участках, нарушенных сенокосением в недавнем прошлом. Для таких видов, как *B. longifolium*,

P. uralense, *A. podagraria*, *C. hastata*, *S. nemorensis*, благоприятны хороший режим освещенности, ослабленное ценотическое воздействие окружающего леса и длительное отсутствие антропогенной нагрузки – условия, которые складываются на длительно заповеданных, собственно полидоминантных высокотравных лугах. Своеобразный эколого-ценотический режим полевых местообитаний благоприятен для *A. septentrionale*, *S. latifolia*, *C. sibirica* и *C. hastata*. Вид *C. hastata* демонстрирует максимальную плотность ЦП как на полянах, так и на “заповедных лугах”, но на полянах семенное размножение этого вида, по-видимому, затруднено – во всех трех полевых ЦП всходы *C. hastata* отсутствовали (см. табл. 2).

Большинство ЦП, для которых зарегистрирована максимальная плотность, по своему онтогенетическому составу относятся к молодым. Исключением является ЦП *S. latifolia* (участок № 10), которая, как и большинство обследованных ЦП этого вида, относится к стареющим (см. рис. 2).

Абсолютные цифры плотности ЦП, приведенные в табл. 2, не дают представления о ценотической роли видов. Например, такие высокорослые растения, как *H. dissectum* или *C. helenioides*, играют существенную роль в сложении травяного яруса уже при плотности ЦП от 1–2 особей/м², а *B. longifolium* или *A. podagraria* – при плотности не менее 10–40 особей/м². Поэтому для каждого вида были определены классы плотности ЦП: высокий, средний, низкий. В табл. 2 показатели высокой и средней плотности ЦП отмечены полужирным шрифтом. При высокой и средней плотности ЦП вид, как правило, доминирует или содоминирует в травяном ярусе.

Способность доминировать в травостоях проявляют все изученные виды. У одних видов “область доминирования” смещена в сообщества “бывших сенокосов”, у других – в полевые фитоценозы. Большинство изученных видов способны содоминировать на всех трех вариантах лесных лугов, это преимущественно короткокорневищные травы, а также *A. podagraria* (см. табл. 2).

На “бывших сенокосах” в составе травостоев снижается участие столонообразующих и возрастает роль стержнекорневых видов, устойчивых к задернению. В полевых фитоценозах снижается участие светолюбивых стержнекорневых растений, в роли содоминантов выступают более теневыносливые и влаголюбивые виды (см. табл. 2).

Наиболее разнообразным составом содоминантов характеризуются “заповедные луга”, т. е. собственно полидоминантные лесные луга. Эти сообщества формируются как в результате демутации травостоев бывших сенокосных угодий, так и в результате увеличения размеров полей за счет естественного изреживания древостоя или антропо-

погенного вмешательства (вырубка). По мере демутации травостоев на бывших сенокосах группа содоминирующих стержнекорневых и короткокорневищных видов обогащается за счет столонообразующих мезофитов, которые присутствуют в травяном ярусе сенокосных участков в качестве ассектаторов с низкой плотностью ЦП. Увеличение размеров полей сопровождается изменением эколого-ценотической обстановки. Группа полевых содоминантов обогащается за счет более светолюбивых стержнекорневых видов, присутствующих в составе травостоя полей в роли ассектаторов.

Присутствие вида в травостое с низкой плотностью ЦП и даже отсутствие вида на участке может быть временным следствием волнообразного или циклического развития ЦП этих видов. Существование в травостоях потенциальных видов-содоминантов в качестве ассектаторов – это резерв, который обеспечивает формирование содоминирующей группы видов, наиболее соответствующих конкретной эколого-ценотической обстановке.

Анализируя группы содоминирующих видов лесных лугов, можно увидеть, что в большинстве случаев такие группы образованы представителями разных жизненных форм, что особенно характерно для “заповедных” лесных лугов (см. табл. 2). При сочетании в группе содоминирующих видов представителей разных жизненных форм снижается межвидовая конкуренция и происходит наиболее рациональное использование почвенных ресурсов. Мы не анализировали распределение, например, листовой поверхности изученных видов в надземной сфере, но, исходя из знаний о структуре и сезонном развитии побегов каждого вида (Волкова, 2000а, 2009б), можно предположить, что и в надземной сфере распределение ассимилирующих органов видов-содоминантов соответствует наиболее рациональному использованию ресурсов среды как в пространстве, так и во времени.

Группу видов-содоминантов на лесных высокотравных лугах следует рассматривать как внутриценотическое образование, целостную ценотическую подсистему, отчасти аналогичную “коллективному эдификатору” или “синэдификаторному комплексу” К.А. Куркина (1976). По его мнению, при синэдификаторном (синдоминантном) типе ценотической структуры виды-содоминанты «...биологически, аутоэкологически и ценотически сходны и вследствие этого вместе составляют как бы “коллективный эдификатор” (эдификаторную синузию), который в процессе многолетней динамики фитоценоза выступает как единое целое» (с. 167). Это отличает синэдификаторный тип ценотической структуры от полидоминантного или сменно-эдификаторного. При синэдификаторном типе ценотической структуры динамика каждого из содоминантов, по выражению К.А. Куркина,

экотоподинамична: при неблагоприятном изменении экотопа виды-содоминанты синхронно деградируют, при восстановлении исходных условий весь “синэдификаторный комплекс” демутирует, восстанавливая исходный режим ценотической замкнутости (Там же). В наших исследованиях виды, способные формировать эдификаторную синузию на лесных лугах, аутэкологически и ценотически близки, но не равноценны, как показал анализ их онтогенеза и структуры ценопопуляций. В меняющихся эколого-ценотических условиях экотопов эдификаторная синузия лесных лугов реагирует не деградацией или демутиацией всего синэдификаторного комплекса, а изменением его видового состава в соответствии с характером изменений среды. Поэтому “эдификаторная синузия” лесных высокотравных лугов является открытой, не фиксированной, подсистемой, что отличает ее от “коллективного эдификатора” К.А. Куркина.

Для черневых лесов Салаирского кряжа характерна мозаичная структура – участки лесных массивов чередуются с полянами, которые возникают в результате распада древостоев в ходе онтогенетического развития древесных пород (Иощенко, Лащинский, 1994). Естественная динамика

черневых лесов представляет собой циклическую смену “лесной” и “полянной” стадий (Иощенко, Лащинский, 1995; Лащинский, Иощенко, 1999). Полянные фитоценозы можно рассматривать и как элемент горизонтальной мозаики черневого леса, и как самостоятельный тип растительных сообществ (лесные луга), учитывая их длительно-производный характер (Ронгинская, 1988). Хозяйственная деятельность на полянах может способствовать увеличению их размеров (в результате вырубки) или олуговению травостоев (сенокосное использование). В отсутствие хозяйственной деятельности на полянах происходит постепенное восстановление древесного яруса. Иными словами, полянные фитоценозы подвержены как сукцессионной, так и антропогенной динамике (Ронгинская, Лащинский, 1987).

Формирование лабильной эдификаторной синузии, способной варьировать свой состав в соответствии с меняющимися условиями среды, позволяет длительное время сохранять своеобразный облик и структуру травостоев лесных высокотравных лугов и отражает адаптацию этих сообществ к естественной динамике растительности подпоояса черневых лесов Салаира.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Лесные луга черневого подпоояса Салаирского кряжа имеют синэдификаторный тип ценотической структуры. Доминирующую роль в травяном ярусе играет эдификаторная синузия – комплекс содоминирующих видов, близких по экологии и ценотическим потенциям. В состав такой синузии входят виды разных жизненных форм, что способствует оптимальному использованию ресурсов среды.

Анализ онтогенеза, онтогенетической структуры и динамики ценопопуляций травянистых многолетников флоры лесных лугов показал, что эдификаторная синузия на лесных лугах черневого подпоояса Салаирского кряжа образуется представителями семейств *Apiaceae*, *Asteraceae*, *Ranunculaceae*, такими как *Aconitum septentrionale* Koelle, *Aegopodium podagraria* L., *Angelica sylvestris* L., *Anthriscus sylvestris* (L.) Hoffm., *Bupleurum longifolium* L. subsp. *aureum* (Fisch. ex Hoffm.), *Cacalia hastata* L., *Cirsium helenioides* (L.) Hill, *Crepis sibirica* L., *Heraclium dissectum* Ledeb., *Pleurospermum*

uralense Hoffm., *Saussurea latifolia* Ledeb., *Senecio nemorensis* L.

Видовой состав эдификаторной синузии варьирует в соответствии с условиями экотопов, объединяя виды, аутэкологически и ценотически наиболее адаптированные к конкретной эколого-ценотической обстановке.

В зависимости от конкретных условий экотопа один и тот же вид может выступать как содоминант, в составе эдификаторной синузии или как ассектатор. Присутствуя в травостоях в качестве ассектаторов, представители изученных видов являются резервом для формирования эдификаторной синузии другого состава при изменении эколого-ценотической обстановки местообитания.

Способность эдификаторной синузии варьировать свой состав в изменяющихся условиях среды, по-видимому, и является тем механизмом, который обеспечивает длительное стабильное существование лесных лугов в черневом подпооясе Салаирского кряжа.

ЛИТЕРАТУРА

- Васильева Л.В., Лащинский Н.Н. Особенности онтогенеза *Bupleurum aureum* Fisch. в черневых лесах Салаира // Раст. ресурсы. 1987. Т. 23, вып. 3. С. 397–405.
- Волкова Л.В. Володушка золотистая (*Bupleurum aureum* Fisch.) как элемент “коллективного эдификатора” черневого крупнотравья: Дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск, 1989. 136 с.

- Волкова Л.В. Репродуктивная биология володушки золотистой на Салаире. Новосибирск, 1992. 30 с. Деп. в ВИНТИ 09.03.92, № 746-В92.

- Волкова Л.В. Влияние экологического и высотного градиента на структуру ценопопуляций реброплодника уральского на Салаирском кряже // Экология. 1993а. № 5. С. 16–23.

- Волкова Л.В.** Плодоношение зонтичных в черневых лесах Салаира // Сиб. биол. журн. 1993б. № 4. С. 65–69.
- Волкова Л.В.** Особенности биологии зонтичных в субнеморальных лесах юга Западной Сибири // Бот. журн. 2000а. Т. 85, № 12. С. 1–12.
- Волкова Л.В.** Ценопопуляции *Aconitum septentrionale* Koell в черневых лесах Салаирского кряжа // Флора и растительность Алтая. 2000б. Т. 5, вып. 1. С. 47–52.
- Волкова Л.В.** Возрастная структура и продуктивность ценопопуляций *Aconitum septentrionale* Koell в черневых лесах Салаирского кряжа (Западная Сибирь) // Раст. ресурсы. 2001. Т. 37, вып. 3. С. 34–40.
- Волкова Л.В.** Морфологическая специфичность некоторых видов зонтичных Западной Сибири на начальных этапах онтогенеза // Бот. журн. 2009а. Т. 94, № 2. С. 188–200.
- Волкова Л.В.** Особенности биологии доминантов травяного яруса в черневых лесах юга Западной Сибири // Бот. журн. 2009б. Т. 94, № 3. С. 368–382.
- Волкова Л.В.** Структура ценопопуляций *Cirsium helenioides* (Asteraceae) на крупнотравных лугах Салаирского кряжа // Раст. мир Азиатской России. 2014. № 4 (16). С. 66–70.
- Волкова Л.В., Ломоносова М.Н.** О двух видах рода *Cirsium* Hill. (Asteraceae) в Сибири // Turczaninowia. 2001. Вып. 4 (1–2). С. 73–78.
- Ворошилов В.Н.** Ритм развития у растений. М., 1960. 135 с.
- Высоцкий Г.Н.** Ергеня. Культурно-фитологический очерк. Петроград, 1915. 331 с.
- Заугольнова Л.Б.** Типы возрастных спектров нормальных ценопопуляций растений // Ценопопуляции растений. М., 1976. С. 81–91.
- Иощенко Е.Н., Лащинский Н.Н., мл.** Пространственно-возрастная структура древостоев как функция биологии древесных пород // Успехи экологической морфологии растений и ее влияние на смежные науки. М., 1994. С. 63–64
- Иощенко Е.Н., Лащинский Н.Н., мл.** Динамика состава и структуры осиново-пихтовых древостоев Салаирского кряжа // Экология популяций: структура и динамика. М., 1995. С. 370–376.
- Кормовые растения сенокосов и пастбищ СССР. Umbelliferae – Зонтичные.** М.; Л., 1956. Т. 3. С. 87–192.
- Крылов П.Н.** Липа на предгорьях Кузнецкого Алатау // Изв. Том. ун-та. 1891. Вып. 1. С. 3–40.
- Куминова А.В.** Растительность Кемеровской области. Новосибирск, 1950. 167 с.
- Куминова А.В.** Растительный покров Алтая. Новосибирск, 1960. 450 с.
- Куркин К.А.** Системные исследования динамики лугов. М., 1976. 284 с.
- Лавриченко Е.В.** Морфогенез вегетативных органов сныти обыкновенной (*Aegopodium podagraria* L.) // Изв. ТСХА. 1985. Вып. 5. С. 44–53.
- Лащинский Н.Н.** Ценофлора осиновых лесов Салаира. Новосибирск, 1989. 31 с. Деп. в ВИНТИ 07.02.89, № 1289-B89.
- Лащинский Н.Н., Иощенко Е.Н.** Экосистемы старовозрастной сибирской черневой тайги и их устойчивость // Методы оценки состояния и устойчивости лесных экосистем. Красноярск, 1999. С. 102–103.
- Нухимовский Е.Л.** О соотношении понятий “партикуляция” и “вегетативное размножение” // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1973. Т. 78, № 5. С. 107–120.
- Работнов Т.А.** Некоторые вопросы изучения ценологических популяций // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1969. Т. 74, вып. 1. С. 141–149.
- Ронгинская А.В.** Динамические процессы в луговых фитоценозах. Новосибирск, 1988. 160 с.
- Ронгинская А.В., Лащинский Н.Н.** Сукцессионная и антропогенная динамика крупнотравных полянных сообществ Салаира // Геоботанические исследования в Западной и Средней Сибири. Новосибирск, 1987. С. 104–111.
- Рысина Г.П.** Ранние этапы онтогенеза лесных травянистых растений Подмосковья. М., 1973. 216 с.
- Сацыперова И.Ф.** Особенности онтогенеза у видов рода *Heracleum* L. флоры СССР // Раст. ресурсы. 1977. Т. 13, вып. 3. С. 435–449.
- Смирнова О.В.** Онтогенез и возрастные группы осоки волосистой (*Carex pilosa* Scop.) и сныти обыкновенной (*Aegopodium podagraria* L.) // Онтогенез и возрастные состояния популяций цветковых растений. М., 1967. С. 100–114.
- Смирнова О.В.** Особенности вегетативного размножения травянистых растений дубрав в связи с вопросом самоподдержания популяций // Возрастной состав популяций цветковых растений в связи с их онтогенезом. М., 1974. С. 168–195.
- Смирнова О.В.** Структура травяного покрова широколиственных лесов. М., 1987. 207 с.
- Уранов А.А.** Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов // Биол. науки. 1975. № 2. С. 7–34.
- Уранов А.А.** Вопросы изучения структуры фитоценозов и видовых ценопопуляций // Ценопопуляции растений. Развитие и взаимоотношения. М., 1977. С. 8–20.
- Уранов А.А., Смирнова О.В.** Классификация и основные черты развития популяций многолетних растений // Бюл. МОИП. Отд. биологии. 1969. Т. 74, вып. 2. С. 119–134.
- Ценопопуляции растений (основные понятия и структура)** / Под ред. А.А. Уранова. М., 1976. 217 с.
- Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии)** / Л.Б. Заугольнова, Л.А. Жукова, А.С. Комаров и др. М., 1988. С. 102–114.
- Черепанов С.К.** Сосудистые растения СССР. Л., 1981. 510 с.
- Шик М.М.** Сезонное развитие травяного покрова дубравы. М., 1953. Т. 23, вып. 2. С. 159–205.
- Шумилова Л.В.** Ботаническая география Сибири. Томск, 1962. 440 с.
- Экология сообществ черневых лесов Салаира.** Новосибирск, 1991. 72 с.