Основные типы адаптивных стратегий стержнекорневых трав

Адаптивная (эколого-ценотическая) стратегия – совокупность биологических свойств, которые определяют способность вида господствовать или занимать подчиненное положение в фитоценозах или их структурно-функциональных подразделениях: синузиях, ярусах, микрогруппировках [2; 12; 23]. Анализ типов стратегий позволяет решать одну из фундаментальных задач фитоценологии – выявление механизмов сосуществования видов и поддержания видового богатства растительных сообществ. Согласно современным представлениям, изучение адаптивной стратегии является научным исследованием, в котором пересекаются интересы фитоценологов, биоморфологов, генетиков и физиологов растений [7; 11]. Абсолютно обоснованно ряд авторов полагает [3], что выявление механизмов интеграции растений в сообществе является одной из центральных проблем фитоценологии.

Для определения типов популяционного поведения у растений на сегодня наиболее популярной является система Раменского–Грайма [13; 19; 20; 24], в которой эколого-ценотическая стратегия вида определяется как место в системе независимых и определяющих выживание организмов факторов – стресса и нарушения. По соотношению потенциального и реализованного роста, темпам роста и величине репродуктивного усилия в условиях максимальных и минимальных значений этих факторов выделяют три первичных «ценобиотических типа» [14] или «типа первичных стратегий» [21; 22; 23] – виоленты (С, конкуренты), пациенты (S, стресс-толеранты) и эксплеренты (R, рудералы), стоящих на вершинах «треугольника Грайма».

Однако все исследователи, разрабатывающие вопросы стратегий у растений, единодушны во мнении, что «чистые» (первичные) типы стратегий встречаются в природе крайне редко [6; 11; 13; 14; 16]. Сочетание промежуточных значений формирующих стратегии растений факторов предопределяет выделение не только первичных, но и переходных вторичных типов стратегий – CS, CR, SR, CSR, что в дальнейшем неоднократно подтверждалось на фактическом материале [1; 4; 5; 6; 8; 9; 10; 12; 15].

Целью данной работы была оценка адаптивных стратегий стержнекорневых травянистых растений на территории Воронежской области. Наблюдения с целью выяснения типов стратегии видов велись на стационарных площадках по всей территории области на протяжении 20 лет по общепринятым методикам [11; 15]. При анализе результатов акцент сделан на сходстве биоморфологических и биологических характеристик видов на фоне различий экологических свойств в широком спектре фитоценозов. В качестве основных дифференциальных (частных) свойств поведения выбраны: продолжительность жизни, тип онтоморфогенеза, темпы развития, репродуктивная способность, абсолютная биомасса в период массового цветения, способность находиться в состоянии вторичного покоя, типы онтогенетической и пространственной структуры популяций, максимальная экологическая плотность, возможность участия в рудеральном, вторично-разнотравном или климаксовом сообществе; каждому свойству соответствовали определенные количественные или качественные показатели. Результаты позволили в дальнейшем составить классификацию типов поведения стержнекорневых

* Е. М. Олейникова, Воронежский государственный аграрный университет им. императора Петра I (Воронеж).

E-mail: cichor@agronomy.vsau.ru

видов по основным интегральным показателям – конкурентоспособности, толерантности или реактивности.

Учитывая особенности биологии данных видов, подчеркнем, что в той или иной мере все они обладают реактивностью как основным интегральным свойством. Однако было бы слишком очевидным отнести всю данную группу видов к эксплорентам. Нами был проведен анализ основных проявлений признаков поведения видов в конкретных сообществах. Всего была выделена 21 группа видов, которые рассматриваются как элементарные классификационные единицы (таблица).

Таблица

Классификационная схема типов адаптивных стратегий

Тип I. Эксплорентные (реактивные) виды		
Подтип	Класс	Группа
I.I. Собственно эксплорентные	1.1. Однолетние виды	циклахены дурнишниколистной сумочника пастушьего
	1.2. Двулетние виды	лопуха большого
Тип II. Эксплорентно-пациентные виды		
II.I. Фитоценотически приуроченные	2.1. Однолетние виды	люцерны хмелевидной марьянника серебристоохлатого
	2.2. Двулетние виды	резака обыкновенного
	2.3. Многолетние виды	цикория обыкновенного
II.II. Экологически приуроченные	2.4. Однолетние виды	жабника полевого мари многосемянной подорожника песчаного
	2.5. Двулетние виды	икотника серо-зеленого
	2.6. Многолетние виды	шандры ранней
Тип III. Пациентные (толерантные) виды		
III.I. Фитоценотически приуроченные	3.2. Двулетние виды	жабрицы порезниковой колючника Биберштейна
	3.3. Многолетние виды	хатьмы тюрингенской качима метельчатого синеголовника плосколистного
III.II. Экологически приуроченные	3.5. Двулетние виды	рогачки меловой козлородника украинского
	3.6. Многолетние виды	бедренца скального наголоватки васильковой

Проведенные исследования позволяют заключить, что дифференциация стержнекорневых видов по показателям их популяционной стратегии выражена достаточно ярко, а выявленные закономерности прослеживаются в различных типах фитоценозов. Среди изученных видов хорошо выраженными чертами эксплорентности обладают прежде всего однолетние и двулетние монокарпические виды: *Cyclachaena xanthifolia* (Nutt.) Fresen., *Sisymbrium loeselii* L., *Lepidium ruderale* L., *Xanthium spinosum* L., *Arctium lappa* L., *Carduus acanthoides* L., *Onopordum acanthium* L., *Cirsium vulgare* (Savi) Ten. Для всех видов классов 1.1 и 1.2 преобладающим интегральным свойством следует считать высокую реактивность, т. е. быструю реализацию освободившихся площадей. Она базируется на высокой потенциальной и реальной семенной продуктивности видов, достаточно кратком периоде развития при быстром приросте биомассы, преобладанием особей высокого уровня жизнеспособности, лабильной сезонной динамике ЦП и способности практически целиком занимать освободившиеся территории, особенно небольшой площади. При благоприятном стечении условий могут формироваться участки с очень высокой плотностью [9], однако загущение приводит к снижению биомассы и ре-

продуктивной способности особей. Одновременно для данного ценотипа характерно полное отсутствие конкуренции, способности удерживать занятую территорию, фитоценотической и экологической толерантности. Группу многолетних собственно эксплерентных видов (класс 1.3) было решено не выделять, поскольку наши многолетние исследования показали, что наряду с нарушенными и вторичными местообитаниями в большем или меньшем количестве все многолетние виды, обладающие эксплерентными свойствами (*Taraxacum officinale* Wigg., *Cichorium intybus* L., *Medicago falcata* L. и др.), были также отмечены нами и в устойчивых сообществах лесостепи и степи. Безусловно, появление этих видов следует рассматривать как сигнал нарушения целостности данного сообщества, но сами виды способны присутствовать в них неопределенно долгое время. Ранее на примере *Cichorium intybus* нами был выявлен [17; 18] механизм устойчивости вида, обусловленный следующими факторами: 1) продолжительностью онтогенеза вида вообще и средневозрастного генеративного состояния в частности; 2) наличием прегенеративной фракции и ежегодным небольшим пополнением ценопопуляции семенными особями. Провалы в возрастном спектре данных ЦП свидетельствуют, что это пополнение в массе гибнет; 3) большой жизненный цикл ЦП обеспечивается в данном случае почти полной сменой одной малой волны другой. Это придает виду большую пластичность и лабильность, но одновременно может привести и к гибели ЦП даже вследствие выпадения одной-двух возрастных групп; 4) к адаптивным преимуществам следует отнести и особенности биоморфологии, поскольку наличие длинного стержневого корня, каудекса с большим количеством почек, розетки листьев и других резервов жизнеспособности дает возможность цикорию даже на предельно низком уровне численности и жизнеспособности неопределенно долго удерживать занятую территорию. Сочетание всех интегральных свойств, выделенных при определении популяционного поведения видов – реактивности с толерантностью, а в отдельных частных случаях и с конкурентностью – позволяет отнести растения группы цикория обыкновенного к фитоценотически приуроченным эксплерентно-пациентным многолетним видам.

Смешанный тип адаптивной стратегии, сочетающий черты ярко выраженной эксплерентности с достаточно заметными чертами пациентности, способен проявлять целый ряд моно- и поликарпических стержнекорневых видов. Поскольку эксплерент-пациентность стержнекорневых видов имеет различную экологическую амплитуду, в зависимости от того, являются ли фитоценотические условия или эдафические факторы определяющими, нам показалось возможным поделить виды с эксплерентно-пациентным типом жизненной стратегии на фитоценотически (*Alyssum calycinum* L., *Crepis tectorum* L., *Melilotus albus* (L.) Medik., *M. officinalis* (L.) Pall., *Bunias orientalis* L., *Cichorium intybus* L., *Melandrium album* (Mill.) Garcke, *Taraxacum officinale* Wigg., *Salvia verticillata* L., *Echinops sphaerocephalus* L.) изкотопически (*Filago arvensis* L., *Sideritis montana* L., *Meniocus linifolius* (Steph.) DC., *Arenaria serpyllifolia* L., *Odontites vulgaris* Moench, *Plantago arenaria* Waldst. et Kit., *Xeranthemum annuum* L., *Kochia laniflora* (S. G. Gmel.) Borb., *Thymelaea passerina* (L.) Coss. et Germ., *Oenothera biennis* L., *Reseda lutea* L., *Diploaxis cretaceae* Kotov., *Erucastrum gallicum* (Willd.) O. E. Schulz, *Marrubium praecox* Janka., *Echinops ruthenicus* Bieb.) приуроченные.

Черты пациентности присущи также большой группе монокарпических и поликарпических стержнекорневых видов. Как и виды предыдущей группы, пациенты дифференцированы на фитоценотически (*Seseliannuum* L., *S. Libanotis* (L.) Koch, *Verbascum lychnitis* L., *V. nigrum* L., *Scabiosa ochroleuca* L., *Tragopogon major* (Jarq.) Volm., *T. podolicus* Bess., *Lavatera thuringiaca* L., *Phlomis pungens* Willd., *Gypsophila paniculata* L., *Eryngium campestre* L., *E. planum* L., *Salvia pratensis* L., *S. stepposa* Shost., *S. tesquicola* Klok.et Pobed., *Knautia arvensis* Klok.et Pobed.,

Xanthoselinum alsaticum Pall., *Orphanthella lutea* (L.) Rauscher, *Crepis pannonica* (Jacq.) C. Koch., *Polygala comosa* Schkuhr, *P. podolica* DC., *Plantago urvillei* Opiz, *Medicago romanica* Prod.) и экотопически (*Erucastrum armoracioides* (Czen. ex Turcz.) Cruchet, *E. cretaceum* Kotov, *Hesperis tristis* L., *Pimpinella tragiium* Vill., *Gypsophila altissima* L., *Matthiola fragrans* Bge., *Plantago salsa* Pall., *Cephalaria uralensis* (Murr.) Schrad. ex Roem. et Schult., *Chondrilla graminea* M. B., *Helichrysum arenarium* (L.) Moench., *Potentilla humifusa* Willd. ex Schlecht., *Alyssum gmelinii* Jord., *Taraxacum erythrospermum* Andrz., *Jurinea arachnoidea* Bge., *Dianthus arenarius* L., *D. borbasii* Vand.) приуроченные. Рассмотренные выше причины не позволили нам выделить классы 3.1 и 3.4, поскольку на собранном материале данных сочетаний жизненной формы и типа поведения обнаружить не удалось. Несмотря на довольно обширную группу монокарпиков среди стержнекорневых видов, оказалось достаточно затруднительным выявить группу однолетних видов, которые не обладали бы реактивными свойствами, а, напротив, характеризовались ярко выраженными чертами толерантности. По всей вероятности, сочетание данных свойств в той или иной мере противоречит биологии однолетних видов, которые расселяются прежде всего за счет освобождения территорий, в том числе и под влиянием антропогенного пресса.

Считаем, что одно из значимых отличий алгоритма популяционного поведения эксплерентных и пациентных видов заключено в механизме реализации свойств поведения: эксплерентные виды **внедряются** на определенную территорию или в сообщество, тогда как пациентные виды **находятся** в составе фитоценоза неопределенно длительное время, существуя в составе популяций различного состава, структуры и плотности. Соответственно, виды смешанного типа поведения обладают определенными преимуществами, поскольку сочетают ключевые проявления обоих типов стратегий, что и реализуется ими через распространение в широком экологическом, фитоценоотическом и эдафическом пространстве. Полученные данные позволяют констатировать, что при оценке популяционного поведения стержнекорневых травянистых растений следует вести речь именно об адаптивных стратегиях данной биоморфологической группы, поскольку успешная адаптация особей в широком эколого-ценотическом диапазоне и определяет, в конечном итоге, значительную долю относительного участия стержнекорневых растений во флоре Воронежской области и долю их абсолютного участия во всех типах сообществ – от начальных этапов первичных сукцессий до климаксовых.

Литература

1. Блинова И. В. Биология орхидных на северо-востоке Фенноскандии и стратегия их выживания на северной границе распространения : автореф. дис. ... д-ра биол. наук. – М., 2010. – 44 с.
2. Восточноевропейские широколиственные леса. – М. : Наука, 1994. – 364 с.
3. Ипатов В. С., Лебедева В. Х., Тиходеева М. Ю., Журавлева Е. Н. Метод анализа функциональной структуры растительного сообщества // Бот. журн. – 2010. – Т. 95, № 1. – С. 117–118.
4. Марков М. В. Популяционная биология недотроги обыкновенной *Impatiens noli-tangere* L. // Экология. – 1991. – № 1. – С. 17–26.
5. Марков М. В. Популяционная биология растений. – М. : КМК, 2012. – 387 с.
6. Миркин Б. М. О типах эколого-ценотических стратегий у растений // Журнал общей биологии. – 1983. – Т. 44, №5. – С. 603–613.
7. Миркин Б. М., Усманов И. Ю., Наумова Л. Г. Типы стратегий растений: место в системах видовых классификаций и тенденции развития // Журнал общей биологии. – 1999. – Т. 60, № 6. – С. 581–595.
8. Олейникова Е. М. Структура и динамика ценопопуляций *Cichorium intybus* L. Русской лесостепи : дис. ... канд. биол. наук. – Воронеж, 1999. – 211 с.

9. Олейникова Е. М. Онтомофогенез и структура популяций стержнекорневых травянистых растений Воронежской области. – Воронеж : ВГАУ, 2014. – 366 с.
10. Олейникова Е. М. Стержнекорневые травы Средней России : дис. ... д-ра биол. наук. – Воронеж, 2015. – 452 с.
11. Онипченко В. Г., Гужова Г. А., Семенова Г. В., Работнова М. В. Популяционные стратегии альпийских растений северо-западного Кавказа // Экология популяций. – М. : Наука, 1991. – С. 165–180.
12. Работнов Т. А. Изучение ценоотических популяций в целях выяснения стратегии жизни видов // Бюл. МОИП. Отд. биол. – 1975. – Т. 80, вып. 2. – С. 5–17.
13. Работнов Т. А. Некоторые вопросы изучения автотрофных растений как компонентов наземных биогеоценозов // Бюл. МОИП. Отд. биол. – 1980. – Т. 85, вып. 3. – С. 64–80.
14. Раменский Л. Г. О принципиальных установках, основных понятиях и терминах производственной типологии земель, геоботаники и экологии // Советская ботаника. – 1935. – № 4. – С. 25–42
15. Смирнова О. В. Структура травяного покрова широколиственных лесов. – М. : Наука, 1987. – 207 с.
16. Сукачев В. Н. Растительные сообщества (Введение в фитосоциологию). – 4-е изд. – Л. ; М. : Книга, 1928. – 232 с.
17. Хмелев К. Ф., Никулин А. В., Олейникова Е. М. Онтогенез *Cichorium intybus* L. Русской лесостепи // Раст. ресурсы. – 2002. – Вып. 4. – С. 42–48.
18. Хмелев К. Ф., Никулин А. В., Олейникова Е. М. Сезонная и погодичная динамика численности и возрастного состава ценопопуляций *Cichorium intybus* L. в Русской лесостепи // Раст. ресурсы. – 2003. – Вып. 1. – С. 3–11.
19. Ценопопуляции растений. – М. : Наука, 1988. – 236 с.
20. Grabherr G., Mair A., Stimpfl H. Wachstumsund Reproduktionstrategienvon Hochgebirgspflanzenundihre Bedeutungfurdie Begrlinungvon Schipistenundanderenhochalpinen Erosionsflächen // VVerr. Ges. Okol. – 1987. – Bd. 15. – P. 183–188.
21. Grime J. P. Vegetation classification by reference to strategies // Nature. – 1974. – Vol. 250. – P. 26–31.
22. Grime J. P. Interpretation of small-scale patterns in the distribution of plant species in space and time // Structure and functions of plants. Amsterdam etc., 1978. – P. 101–124.
23. Grime J. P. Plant strategies and vegetation processes. – N.Y., 1979. – 222 p.
24. Schimpf D. J., Bayn R. L. Reproductive attributes of some rocky mountain subalpine herbs in successional context // Great Basin Natur. – 1983. – Vol. 43, № 4. – P. 573–578.

E. M. Oleynikova,

Voronezh State Agricultural University
after Emperor Peter I (Voronezh)

THE MAIN TYPES OF ADAPTIVE STRATEGIES OF PIVOT ROOT GRASS PLANTS

On the basis of the long-term monitoring the assessment of the life-history strategies of the pivot root grass plants of the Voronezh region was carried out. It was established that kinds of various types of strategies are widely represented in this biomorphological group. The author's classification of types of behavior was made. 21 groups of species are included in this classification. It has been established that several types of adaptive strategies are characteristic for pivot root grass plants: ruderal, stress-tolerant and mixed type of plant life strategy. The mechanism of stability of pivot root grass plants is due to their biological properties, among which we distinguish the duration of ontogeny, seed reproduction and morphological features of the structure. It is shown that most pivot root grass plants have a mixed type of eco-coenotic strategy, which makes them more stable and allows to grow in different plant communities.