

Лекция 6. РАСТИТЕЛЬНЫЕ СООБЩЕСТВА

1. Понятие о растительных сообществах.
2. Состав ценоотических популяций.
3. Значимость отдельных возрастных групп особей в определении свойств луговых фитоценозов.
4. Структура надземной части луговых фитоценозов.
5. Структура подземной части фитоценоза.
6. Горизонтальное расчленение луговых фитоценозов (мозаичность).
7. Сезонные изменения растительности.
8. Смена растительности во времени.
9. Разногодичная изменчивость фитоценозов.
10. Влияние выпаса на травостой.
11. Влияние сенокосения на травостой.

1. Понятие о растительных сообществах.

Фитоценоз, или растительное сообщество, – совокупность растений, произрастающих совместно на однородной территории. Он характеризуется определенным составом, строением и взаимоотношениями растений как друг с другом, так и с условиями среды. Характер этих взаимоотношений определяется, с одной стороны, жизненными или экологическими свойствами растений, с другой стороны, – свойствами местообитаний, т. е. характером климата, почвы и влиянием человека и животных.

Совокупность фитоценозов на определенной большой территории составляет ее **растительность**, или **растительный покров**. Растительные организмы при этом создают свой особый, внутренний климат – микроклимат. Микроклимат лугов отличается от климата пространств, лишенных растительности. Он характеризуется резко выраженной сезонной изменчивостью, связанной с нарастанием надземных органов растений, формирующих травостой, а также с отчуждением травы при стравливании животным или скашивании.

В каждом растительном сообществе находятся виды, наиболее обильно представленные. Они называются **доминанты**, их обычно бывает один, иногда два-три. В последнем случае такие фитоценозы называются **полидоминантными** (от греч. слова полис – много). Например, на заливном лугу преобладает лисохвост луговой (доминант), к нему присоединяются другие злаки, но уже в меньшем количестве каждый, немного мелких осок, разнотравья мало, бобовых совсем нет. Такой фитоценоз мы назовем злаковый лисохвостник. В притеррасной части поймы, удаленной от реки, на сырых лугах господство переходит к двукисточнику тростниковидному (доминант) с участием влаголюбивого разнотравья и осок. Такой фитоценоз будет называться крупно-осоково-двукисточниковый. Приставка крупно- относится к наличию крупного разнотравья. Возьмем другой пример: на суходольном пастбище наиболее обильно представлены мятлик луговой и полевица белая, порядоч-

но мелкого разнотравья. Такой фитоценоз назовем мелкотравно-полевицево-мятликовым.

В случае двух или трех значительно представленных в травостое видов один из них, наиболее значительный по участию будет называться доминантом, остальные – *субдоминантами*, что указывает на их меньшее, как бы подчиненное значение. На сухом пастбище мятлик луговой будет основным видом, т. е. доминантом, а полевица гигантская вторым по значению, т. е. субдоминантом. На влагообеспеченном пастбище наоборот – полевица белая будет доминантом, а мятлик луговой – субдоминантом.

Доминанты, которые в основном определяют специфическую среду всего сообщества называют **эдификаторами** (строителями). Например, на лугах с торфяными почвами можно выделить заросли лисохвоста лугового, который является эдификатором фитоценоза.

Виды, не являющиеся доминантами ни в каком ярусе травостоя, называются **ассектаторами**.

Ни один фитоценоз не существует вечно, рано или поздно он сменяется другим.

Специалисты отмечают, что вариации взаимоотношений между травами в течение их жизни разнообразны, так как существует много внешних и внутренних причин, в зависимости от которых изменяются и степень воздействия, и реакция компонентов травостоя, и последствия их конкуренции.

Наиболее богатые фитоценозы создаются там, где ни один вид трав не может стать абсолютным доминантой, например, на умеренно сухих лугах с достаточно богатыми почвами. Насыщенность луговых фитоценозов в отдельных районах бывает то более узкой, то более глубокой. Обеднение флористического состава луговых фитоценозов может быть вызвано как недостатком влаги, так и повышенным увлажнением, часто в сочетании с неблагоприятными условиями аэрации, перекрытием почвы мощным наилком, длительным затоплением талыми водами, недостатком элементов минерального питания, интенсивным использованием травостоя.

В процессе развития сообществ в соответствии с особенностями климата (включая микроклимат), а также в результате взаимного влияния растений и под воздействием деятельности человека в составе сообществ остаются лишь те виды, которые наиболее приспособлены к данным условиям.

В естественных сообществах обычно совместно произрастают растения, отличающиеся друг от друга по биологическим и экологическим свойствам. Это происходит потому, что среда неоднородна. Отдельные почвенные горизонты содержат неодинаковое количество воды и элементов минерального питания. Большие изменения в водном, пищевом, воздушном, тепловом режимах происходят в течение вегетационного сезона и от года к году в связи с изменением метеорологических и прочих условий. Поэтому в засушливые годы преобладают одни растения, а во влажные – иные. Особые условия для формирования флористического состава создаются в луговых фитоценозах, испытывающих воздействие интенсивного выпаса скота. Сильное вытаптывание и стравливание выносят лишь немногие виды луговых трав.

Появление новых видов связано с переходом малозаметных угнетенных особей в нормально развитые, с восстановлением особей, пребывающих в состоянии вторичного покоя, или с прорастанием семян, имевшихся в почве.

При наступлении особенно неблагоприятных условий, например, засухи, а также при повреждении почек возобновления довольно многие растения могут не развивать надземных побегов и оставаться длительное время в состоянии покоя, сохраняя живыми лишь подземные органы. Кажущееся исчезновение таких видов не означает, что они погибли. При наступлении благоприятных условий покоящиеся особи «оживают», развивают надземные побеги и участвуют в формировании урожая.

Способность многолетних растений пребывать в сообществах в различных состояниях – генеративном, вегетативном, покоящемся – является очень важным свойством. Благодаря ей поддерживается достаточная устойчивость сообществ, несмотря на значительные изменения условий произрастания в разные годы.

При изменении условий произрастания от года к году происходят сдвиги в количественном соотношении компонентов травостоя вплоть до смены доминантов. Причем одни виды никогда не переходят в ранг доминантов, другие травы доминируют лишь при массовом отмирании остальных компонентов, третьи начинают преобладать только при создании для них более благоприятных условий.

Способность быстро изменяться при изменении внешних условий – одно из самых важных свойств сообществ. В связи с этим, воздействуя на среду (регулируя водный режим, внося удобрения, применяя различные формы использования и т. п.), можно быстро повысить урожай и улучшить качество получаемого корма на многих типах кормовых угодий, не прибегая к их коренному улучшению.

2. Состав ценологических популяций.

Совокупность особей вида в фитоценозе составляет его ценологическую популяцию. Такие популяции можно рассматривать как структурные элементы фитоценозов. Любой вид, если он входит в состав нескольких фитоценозов, представлен в них особыми ценологическими популяциями. Каждая ценологическая популяция характеризуется числом особей, входящих в ее состав, и соотношением групп особей, отличающихся по возрасту и жизненному состоянию.

В состав ценопопуляций многолетних травянистых растений входят жизнеспособные семена, находящиеся в почве и на ее поверхности; виргинильные, т. е. еще не достигшие половой зрелости особи; взрослые растения, способные к генеративному размножению; старческие растения. Эти четыре группы особей соответствуют основным периодам жизни многолетних растений: латентному (периоду первичного покоя), виргинильному (девственному), генеративному, сенильному (старческому).

Жизнеспособные семена. В почвах лугов содержится большое количество семян. По оценкам Т. А. Работнова (1984) в верхнем (0–10 см) слое почвы лугов их количество составляет от 2500 до 17 000 на 1 м².

Запас семян в почвах лугов можно разделить на две части: активный – состоящий из семян, находящихся в условиях, благоприятных для их прорастания (расположенных на поверхности почвы или на незначительной глубине); потенциальный – состоящий из семян, находящихся в условиях, исключающих их прорастание. Число жизнеспособных семян в почве изменяется по годам. Ежегодно на поверхность любого луга в результате обсеменения произрастающих здесь растений и приноса семян извне поступает некоторое количество семян; часть их прорастает, часть поедается животными, часть гибнет от других причин. Оставшиеся пополняют почвенный запас. В то же время некоторая часть семян, содержащихся в почве, прорастает или теряет всхожесть.

Видовой состав и численность жизнеспособных семян в почвах существенно изменяются от одного типа луга к другому. Это обусловлено различиями во флористическом составе фитоценозов и в количественном соотношении их компонентов; условиях произрастания растений, определяющих их семенную продуктивность; возможностью обсеменения растений при существующих формах использования; деятельностью зоокомпонентов, влияющих на семенную продуктивность и на судьбу осыпающихся на поверхность почвы семян; свойствах почвы, обеспечивающих сохранение семенами жизнеспособности в течение длительного времени; свойствах семян отдельных видов, определяющих возможность или невозможность сохранения их жизнеспособности при погребении в почве.

Содержание большого количества всхожих семян в почвах лугов приходится учитывать в практике луговодства. Многие луговоды считают возможным не вводить в травосмеси мятлики и полевицы, рассчитывая, что они появятся на лугу без посева. Уничтожая луговую дернину механическим путем при ускоренном залужении или омоложении, в ряде случаев можно рассчитывать, на появление в травостоях ценных кормовых растений, возникших из семян, содержащихся в почве, в том числе помимо полевиц и мятликов тимофеевки луговой, бекмании, многих видов бобовых. Однако при перепашке, дисковании и фрезеровании могут прорасти семена не только ценных кормовых растений, но и сорняков.

На основе результатов ряда опытов и наблюдений установлено, что способность семян при погребении в почве длительно сохранять всхожесть, достаточно широко распространена среди травянистых растений. В то время как у некоторых видов семена очень быстро (в течение года) утрачивают жизнеспособность, у других они остаются всхожими после пребывания в почве в течение десятков лет (до 40 и даже до 100 лет).

Способность семян долгое время не прорасти, сохраняя всхожесть, зависит от биологических, т. е. свойственных самим семенам, и экологических, т. е. от условий, в которых они находятся в почве, причин. К первой группе относятся: 1) наличие у семян непроницаемых для воды и воздуха оболочек,

в результате чего зародыш находится в анабиотическом состоянии, это свойство особенно присуще бобовым, у которых «твердые» семена прорастают лишь после нарушения наружных покровов; 2) недоразвитость зародыша, что часто наблюдается у лютиковых, семена начинают прорастать лишь после завершения развития зародыша; 3) присутствие механических преград, препятствующих развитию зародыша, семена могут прорасти лишь после разрушения этих преград, например у частухи подорожниковой; 4) содержание веществ – ингибиторов прорастания. Семена прорастают лишь после вымывания из них таких веществ. Среди экологических условий, определяющих длительное сохранение жизнеспособности семян, погребенных в почве, наибольшее значение имеет повышенное содержание в почвенном воздухе CO_2 , а возможно и других газообменных метаболитов сапротрофных организмов. Семена некоторых растений прорастают лишь при воздействии на них условий, возникающих при нарушениях (доступ света, накопление нитратов), т. е. когда создаются условия, благоприятные для приживания всходов. Таким образом, в почвах лугов создаются условия, связанные с комплексом причин, способствующих длительному сохранению жизнеспособности семян.

Виргинильные особи. Присутствие, численность и возрастной состав виргинильных особей характеризуют способность вида размножаться генеративным путем в данных условиях, а также темпы этого процесса. В пределах группы виргинильных особей можно различать всходы, ювенильные, имматурные и взрослые растения.

Т. А. Работнов предложил под всходами понимать особи, возникшие в данном вегетационном сезоне из семян или заменяющих семена образований (например, луковички), в начальном периоде их жизни, морфологически отличающихся от следующей возрастной группы особей (наличие семядолей, колеоптиля и др.). Пребывание особей в состоянии всходов непродолжительно, и они в тот же вегетационный сезон переходят в ювенильное состояние. Для ювенильных растений характерно слабое развитие надземных и подземных органов, отличие листьев по размерам, а для разнотравья и бобовых и по форме от листьев взрослых растений. Из-за отсутствия резких границ всходы и ювенильные растения объединяются в одну группу и нередко называются подростом.

На лугах в окружении взрослых растений (затенение, сильная пронизанность почвы корнями) развитие молодых особей, возникших из семян, идет очень медленно, и они могут длительное время (2–3 года, а иногда 5–10 лет) пребывать в ювенильном состоянии. Постепенно их мощь возрастает, что сопровождается не только увеличением размеров листьев, но и изменением их формы; у многих видов разнотравья и бобовых постепенно увеличивается рассеченность листовых пластинок. У видов, которые во взрослом состоянии имеют удлиненные надземные побеги, переход от ювенильного состояния к взрослому резкий, поскольку их ювенильные особи имеют розетку листьев или даже один лист. У многих других видов резкой границы между

ювенильным и взрослым состоянием нет, но можно выделить особи, занимающие промежуточное положение, которые называют *имматурными*.

Численность подростка может резко меняться от года к году. Это связано с тем, что по годам сильно варьирует число появляющихся всходов, их отмирание, превращение всходов в ювенильные особи и их отмирание, превращение ювенилов в имматурные особи. В силу слабой развитости надземных и подземных органов, несмотря на нередко большую численность, участие ювенильных особей в общей продукции фитоценоза и их средообразующее влияние невелико. Чем лучше условия произрастания, тем быстрее ювенильные особи переходят во взрослые, тем короче их пребывание в имматурном (переходном) состоянии, тем меньше участие имматурных особей в составе популяций.

В зависимости от биологических свойств видов и условий произрастания численность и ценотическое значение взрослых виргинильных особей могут сильно изменяться от популяции к популяции. У поликарпических видов с длительным генеративным периодом число взрослых виргинильных особей обычно значительно меньше числа генеративных. У монокарпических растений, особенно у которых длительность виргинильного периода значительна (10–20 и более лет), численность взрослых виргинильных особей может во много раз превосходить число генеративных. В соответствии с этим, несмотря на большую мощность генеративных растений, их роль в определении участия вида в фитоценозах может быть меньшей, чем группы взрослых виргинильных. В популяции монокарпиков число генеративных особей, а, следовательно, соотношение их и взрослых виргинильных растений может изменяться от года к году.

Группа генеративных особей. У поликарпических луговых травянистых растений длительность генеративного периода может быть весьма значительной, до 20–30, а иногда и более лет. За это время в жизненном состоянии особей происходят значительные изменения. Постепенно их мощность возрастает до максимальной, а затем по мере старения снижается. В соответствии с этим можно различать в пределах генеративного периода жизни особей подпериод нарастания их вегетативной и генеративной мощности, подпериод жизненной кульминации, подпериод снижения вегетативной и генеративной мощности (период старения).

Изменение жизненного состояния растений происходит вначале по восходящей, а затем по нисходящей линии, но нередко существенно варьируется по годам. Наиболее четко это проявляется в том, что особи, достигнув способности цвести и плодоносить, развивают генеративные побеги не ежегодно, а с интервалами в один, два или более лет. Причина в том, что на образование генеративных побегов растение затрачивает большое количество различных веществ, и поэтому менее мощные особи не в состоянии цвести ежегодно. Кроме того, от года к году условия произрастания различаются, причем неодинаково для особей разных видов и даже одного и того же вида. Ряд растений при наступлении особо неблагоприятных для них условий произрастания вовсе не развивает надземных органов, переходя на более или

менее длительный срок в состояние вторичного покоя, пребывая в виде покоящихся подземных органов. Перерывы в цветении луговых растений на природных лугах – явление широко распространенное, особенно в условиях сурового климата, на бедных почвах, т. е. там, где рост растений лимитируется какими-либо факторами. Перерывы в цветении неодинаково выражены у особей различных видов в одном и том же фитоценозе, у особей одного и того же вида в разных фитоценозах. Так как перерывы в цветении тесно связаны с жизненным состоянием растений, они случаются реже и длятся более короткий срок в период жизненной кульминации особи и наиболее часты и более длительны в период старения.

Старческие особи. Признаки старения начинают появляться у растений, еще образующих генеративные побеги. К признакам, характеризующим старение многолетних трав, можно отнести образование «лысых кустов» у злаков и других дерновинных растений, а также распад особей. Постепенно такие стареющие особи теряют способность цвести и плодоносить. Собственно сенильные растения, т. е. особи, находящиеся в состоянии постгенеративной вегетации, имеются в составе не всех ценологических популяций. Их нет в популяциях монокарпических растений, поскольку их особи отмирают после плодоношения. Они, по мнению Т. А. Работнова, отсутствуют или встречаются редко и в очень незначительном числе в популяциях некоторых поликарпических растений, например у лютиков едкого и золотистого. Помимо того наличие у некоторых особей краткосрочной (1–2 года) постгенеративной вегетации, установленной наблюдениями в природе или в питомниках, часто не дает основания сделать вывод, что особи отмерли исключительно в результате старения, а не от воздействия каких-либо других причин.

Старые растения в условиях луговых фитоценозов не в состоянии успешно конкурировать с более молодыми особями того же вида и других видов и потому быстро отмирают, так что пребывание их в сенильном состоянии не может быть продолжительным. Численность сенильных особей в популяции луговых растений обычно невелика. Сенильные особи не в состоянии размножаться не только семенами, но и специализированными органами вегетативного размножения.

3. Значимость отдельных возрастных групп особей в определении свойств луговых фитоценозов.

Особи, входящие в состав ценологических популяций растений, сильно различаются по своей мощности и воздействию на среду. Мощность особей возрастает от ювенильного состояния до периода жизненной кульминации, а затем снижается по мере старения.

В связи с большой массой надземных и подземных органов взрослые особи играют наиважнейшую роль в определении участия отдельных видов в фитоценозах. В то время как численность всходов и ювенильных растений может сильно изменяться в течение вегетационного сезона и от года к году, число взрослых особей достаточно устойчиво и изменяется значительно лишь в годы метеорологических аномалий или же при массовом размножении фитофагов. Однако соотношение взрослых особей с генеративными по-

бегами и без них может существенно изменяться от года к году. Присутствие в составе ценопопуляций особей различного возрастного и жизненного состояния имеет большое значение для устойчивости видов в луговых фитоценозах. Среди приспособительных свойств травянистых растений, способствующих повышению устойчивости видов в фитоценозах и разнообразию состава их ценотических популяций, наибольшее значение имеют следующие:

а) способность семян прорасти не сразу и длительно сохранять всхожесть при погребении в почве. Это свойство особенно ценно для поддержания устойчивости в фитоценозах однолетних и малолетних растений;

б) способность молодых растений длительное время пребывать в ювенильном и имматурном состоянии при незначительном обеспечении элементами минерального питания и водой, нередко в условиях сильно ослабленного освещения. Это обеспечивает возможность при наступлении благоприятных условий превращения их во взрослые особи;

в) способность взрослых особей изменять свое состояние в соответствии с условиями произрастания. Так, половозрелые особи при благоприятных условиях цветут и плодоносят, в менее благоприятных они не цветут, но и не снижают мощности своих вегетативных органов. При дальнейшем ухудшении условий произрастания растения образуют лишь слабо развитые вегетативные побеги. Особи некоторых видов могут переходить в состояние вторичного покоя, но как только условия становятся благоприятными для вида, его угнетенные и покоящиеся особи вновь формируют нормально или даже пышно развитые надземные, в том числе генеративные побеги.

Разнообразие состава популяций и способность растений менять свое жизненное состояние дают возможность видам более полно использовать среду, существовать не только в оптимальных, но и в значительно отклоняющихся от них условиях, устойчиво сохранять свое изменяющееся по годам участие в фитоценозах.

4. Структура надземной части луговых фитоценозов.

Под *структурой фитоценозов* следует понимать особенности размещения в пространстве и во времени надземных и подземных органов растений.

Структура фитоценоза зависит от состава и количественного соотношения видов, которые входят в его состав.

Под структурой надземной части луговых фитоценозов понимают: 1) вертикальное распределение массы и объема надземных органов; 2) вертикальное распределение листовой поверхности травостоя; 3) выраженность ярусного расчленения в луговых фитоценозах.

По вертикальному распределению массы надземных органов различают 3 типа травостоя: высокорослых, низко- и среднерослых и типичных среднерослых травостояев.

Тип высокорослых травостояев образован удлинёнными побегами злаков и разнотравья с относительно равномерным распределением массы до высоты 60–70, а иногда 100 см и более. В приземном слое (0–10 см) сосредоточе-

но лишь 12–17 % от общей массы надземных органов. Уменьшение массы с высотой до определенного высотного предела происходит очень медленно, после чего она снижается более резко (кострецовый, двукисточниковый луга).

Тип низко- и среднерослых травостоев образован растениями приземного олистения (с преобладанием укороченных побегов), с резко выраженной концентрацией массы в приземном слое (0–10 см), где нередко сосредоточивается до половины общей массы надземных органов. Выше, от горизонта к горизонту, масса то более, то менее быстро снижается.

Тип типичных среднерослых травостоев с относительно равномерным распределением массы надземных органов с двумя максимумами. Представителем этого типа может быть травостой гераниевого (герань луговая) луга. Первый максимум расположен в приземном горизонте и представляет собой скопление надземных органов низкорослых растений (овсяницы красной, калужницы болотной, лугового чая) и нижних частей побегов более высокорослых растений; второй максимум массы, менее резко очерченный, сосредоточен в горизонте 30–50 см и представлен основной массой листьев преобладающего здесь вида – герани луговой. Такое распределение массы надземных органов встречается редко.

Между тремя типами вертикального распределения массы в луговых фитоценозах можно выделить переходные. С ростом надземных побегов вертикальное распределение массы существенно изменяется в течение вегетационного сезона. Одновременно происходит увеличение числа побегов на единицу площади, поэтому абсолютная масса надземных органов в приземном слое может возрасти, хотя относительное участие их в общей массе надземных органов снижается. Отдельные годы то более, то менее благоприятны для луговых растений, с чем связаны значительные колебания в урожайности лугов. Несомненно, что по годам может существенно меняться вертикальное распределение массы. Большие изменения могут также происходить при воздействии человека, направленные на улучшение условий произрастания луговых растений, например при внесении удобрений. Улучшение условий произрастания, наряду с увеличением урожая, ведет к увеличению высоты травостоев и более равномерному распределению массы надземных органов по вертикали.

Объем надземных органов растений на лугах очень невелик. Нередко всего 1,0–1,5 и не более 3,5–4,5 дм³ на 1 м². Отношение объема травостоя к объему занимаемого им пространства названо М. В. Марковым «коэффициентом использования надземного пространства».

Вертикальное распределение листовой поверхности травостоя. Отдельные виды луговых растений сильно отличаются друг от друга по способности заполнять надземное пространство листьями, а также по вертикальному размещению листовой поверхности. Можно выделить две основные группы луговых растений.

1. Растения приземного олистения, основная листовая поверхность которых расположена в прилегающем к поверхности почвы слое надземной

среды (0–20 см). Площадь листьев у них убывает снизу вверх. У некоторых растений вся площадь листьев сосредоточена в нижнем (0–10 см) горизонте (луговой чай, будра плющевидная, типчак); у других, имеющих высокие генеративные побеги, листья размещаются до горизонта 50–60 см (щучка).

2. Растения, у которых в период полного развития в приземном слое листьев мало или они отсутствуют. Основная масса их расположена от 10–40 до 60–100 см над уровнем почвы. Сюда входят как растения стеблевого олистования (например, кострец безостый, двукисточник тростниковый, подмаренник северный), так и растения с прикорневыми листьями, имеющими длинные черешки (герань луговая, окопник лекарственный и др.). Между этими основными группами олистования имеются переходы.

Вертикальное распределение листьев изменяется в течение вегетационного периода. При этом травянистые растения можно разделить на следующие группы:

I. Растения, вегетирующие в течение всего вегетационного сезона.

1. Растения приземного олистования, у которых вертикальное размещение листьев не изменяется или почти не изменяется по вегетационному сезону, хотя площадь листьев может изменяться. Представитель этой группы – луговой чай.

2. Растения приземного олистования, у которых наряду со средоточием основной массы листьев в приземном слое происходит частичное заполнение листьями более высокорасположенных горизонтов. Незначительное число листьев на олиственных генеративных побегах выносятся на еще большую высоту. Примером служит щучка (луговик дернистый).

3. Растения, у взрослых особей которых вертикальное расположение листовой поверхности изменяется по вегетационному сезону. В начале вегетационного периода листовые пластинки располагаются в приземном слое, а затем они полностью или в значительной степени сосредоточиваются в вышерасположенных горизонтах. В пределах этой группы растений можно различать: а) растения прикорневого типа олистования, имеющие листья с черешками, длина которых постепенно увеличивается от весны к лету, что ведет к удалению листовых пластинок от поверхности почвы, например герань луговая; б) растения стеблевого типа олистования, у которых по мере роста побегов возникают новые листья. При этом особенно в густых травостоях более старые, расположенные в нижней части побегов листья отмирают. Представителем группы может быть кострец безостый.

II. Растения, вегетирующие в течение части вегетационного сезона.

1. Весенние эфемероиды – их листья, обычно расположенные в приземном слое, отмирают к началу – середине лета, например чистяк.

2. Однолетники – с приуроченностью вегетации к различным сезонам.

3. Растения весенне-летней вегетации, относящиеся к различным типам по вертикальному размещению листовой поверхности, листья которых отмирают к концу лета, например чемерица, горец раковые шейки.

Изменение вертикального размещения листовой поверхности по вегетационному сезону зависит от экологических условий, в частности от метеоро-

логических и гидрологических условий отдельных лет, а также от формы и интенсивности воздействия человека (сенокос, выпас, кратность использования). Вертикальное распределение листьев у особей одного и того же вида в различных фитоценозах может быть разным.

Выраженность ярусного расчленения в луговых фитоценозах. Ярусное расчленение у луговых травостоев выражено относительно слабо, по сравнению, например, с лесом.

Имеющиеся данные о вертикальном размещении в луговых травостоях массы, объема и поверхности листьев дают основание считать, что в большинстве случаев ярусности в луговых травостоях нет. В преобладающей части луговых фитоценозов листовая поверхность в травостоях изменяется по вертикали непрерывно в зависимости от типа олистения, общей площади листьев, либо уменьшается постепенно снизу вверх.

5. Структура подземной части луговых фитоценозов.

Структура подземной части луговых фитоценозов определяется массой и вертикальным распределением подземных органов травянистых луговых растений. Объем почвенной среды, используемой луговыми растениями, зависит от почвы, глубины залегания непроницаемых для корней растений или бесплодных горизонтов, а также от биологических особенностей растений. В соответствии с этим мощность почвенного слоя, используемого луговыми растениями, может изменяться от 10–20 до 200–300 см. Общая масса подземных органов на лугах также варьирует от одного типа луга к другому – от 0,5–1,0 до 8,0–10,0 и даже до 20,00 кг на 1 м². Наибольшая масса подземных органов установлена для заболоченных, субальпийских и альпийских лугов.

Проявляется закономерное изменение общей массы подземных органов в зависимости от условий произрастания, а именно: ее увеличение при их ухудшении, связанном с недостаточным обеспечением водой, элементами минерального питания, плохой аэрацией, высокой кислотностью почвы и др. Эта общая закономерность устанавливается при изучении различных типов травяных биогеоценозов.

Большее значение имеет увеличение длительности жизни корней, а она у луговых растений тесно связана с долговечностью побегов. Стержневые корни, сформировавшиеся из первичного корня, могут жить столько, сколько живет особь, т. е. до 10–20 лет и более (например, у жабрицы закавказской). Придаточные корни (а именно они составляют основную массу подземных органов растений на лугах) не обладают такой длительностью жизни, поскольку образующийся из почки побег, несущий придаточные корни, развивается и заканчивает свой жизненный цикл быстрее, чем растения, возникающие из семян. Так как побеги бывают однолетними, двулетними и многолетними, длительность жизни собственных им корней изменяется. Условия, замедляющие развитие побегов, могут повысить длительность их жизни и соответственно этому долговечность корней. Придаточные корни, остаются живыми иногда в течение длительного периода времени, после отмирания надземной части побегов, что установлено для ряда видов злаков.

Способность придаточных корней жить после отмирания надземных частей побегов, у основания которых они возникли, обусловлена тем, что отдельные побеги тесно связаны с другими побегами растения. Поэтому после отмирания надземных органов побега его корни могут использоваться оставшимися в живых побегами особи. Таким образом, длительность жизни придаточных корней зависит не только от длительности жизни соответствующего побега, но и от особи.

Увеличение длительности жизни при ухудшении условий произрастания отражает имеющуюся у растений тенденцию, как можно дольше сохранить в живых свои органы в недостаточно благоприятных условиях среды.

Соотношение массы надземных и подземных органов. В зависимости от типа луга и формы его использования соотношение массы надземных органов и массы подземных органов может существенно меняться. По данным исследований, проведенных в разных природно-климатических зонах оно может составлять от 1:2 до 1:6.

В большинстве случаев на естественных лугах масса подземных органов в несколько раз (3–5 и более) превосходит массу надземных органов. Это вполне естественно, так как подземные органы луговых растений живут дольше, чем надземные. К тому же в учитываемую массу подземных органов входят не только живые, но и отмершие корни и корневища.

Соотношение массы надземных и подземных органов на отдельных типах лугов зависит от различий в абсолютной продуктивности травостоев и массы подземных органов, что связано с биологическими свойствами видов, определяющих продуктивность отдельных луговых фитоценозов, условиями произрастания растений, возрастом луга.

Обычно малопродуктивные растения бедных почв формируют большую массу подземных органов, чем многие высокопродуктивные злаки, свойственные более богатым почвам.

Зависимость этого соотношения от возраста луга особенно проявляется на сеяных лугах, если не вносят удобрения, или при внесении небольших доз. В этом случае продуктивность травостоев постепенно снижается от года к году, а масса подземных органов возрастает.

В соотношении массы надземных и подземных органов происходят сезонные и многогодичные изменения.

Вертикальное распределение массы подземных органов растений на лугах. Основная масса (70–95 %) подземных органов луговых растений сосредоточена в верхнем (0–20 см) горизонте почвы. На пастбищах это проявляется более отчетливо, чем на сенокосах. В зависимости от типа почвы масса подземных органов снижается с глубиной; постепенное снижение наблюдается на достаточно богатых, хорошо аэрируемых почвах (дренированные части пойм, степные и горные луга с черноземными и черноземновидными почвами и др.). В редких случаях наблюдаются два максимума в распределении массы подземных органов.

Объем подземных органов растений, образующих луговые фитоценозы. Подземные органы занимают больший объем, чем надземные. Их макси-

мальный объем находится в верхнем (0–10, 0–20 см) горизонте почвы и снижается сверху вниз. Подземные органы в верхнем слое почвы в большинстве случаев занимают от 3 до 10 % объема.

Заполненность почвы подземными органами растений так же, как и масса подземных органов, зависит от ряда причин, в том числе и от состава травостоев, поскольку разные виды луговых растений обладают различной способностью формировать массу подземных органов.

Количество подземных органов луговых растений (в процентах от общего объема дернового горизонта) используется для характеристики степени задернения почвы. Однако задернение лучше характеризовать общей длиной корней, а связность дернины длиной более крупных корней (примерно при диаметре 0,1–0,2 мм и выше) в единице объема почвы. По наблюдениям Л. М. Сапегина (1981), для большинства изученных им типов лугов в пойме р. Припяти пронизанность корнями верхнего (0–10 см) слоя почвы составляла 500–700 м/дм³ и только на лугу с преобладанием длиннокорневищевых злаков (ползучепырейно-лугомятликовом) была равна 80–100 м/дм³. Пронизанность почвы корнями снижается сверху вниз. Более точно связность дернины может быть охарактеризована количеством корней на единице площади (на вертикальной стенке почвенного разреза), помноженном на среднюю предельную величину прочности их на разрыв. Задернение имеет большое значение в определении условий произрастания растений на лугах. С увеличением пронизанности верхнего горизонта почвы подземными органами трав уменьшается объем среды, приходящийся на единицу поверхности активных корней; возрастает интенсивность воздействия подземных органов на почву в результате прижизненных выделений и образования продуктов разложения отмерших корней и корневищ; увеличивается количество преград для распространения подземных органов, возрастают затраты энергии на обход корнями и корневищами этих преград или для активного проникновения через эти преграды.

Сезонная динамика массы подземных органов. Масса подземных органов в луговых фитоценозах претерпевает значительные изменения в течение вегетационного сезона. По разности между максимальной и минимальной массой определяют годовой прирост подземных органов, а путем деления максимальной массы на годовой прирост вычисляют длительность периода «корнеоборота», т. е. период полного обновления подземных органов.

Масса живых подземных органов у вегетативных особей нарастает от весны к осени, а затем снижается в течение зимы в связи с расходом запасных веществ на дыхание. У особей, развивающих генеративные побеги, в период их образования может происходить снижение массы подземных органов. Снижение общей массы подземных органов на лугу в период образования генеративных побегов нередко не происходит или оно слабо выражено, так как генеративные побеги у отдельных видов появляются в различное время, а также потому, что, как правило, в луговых фитоценозах преобладают особи, находящиеся в вегетативном состоянии. Несомненно, что сильно снижается масса подземных органов после каждого отчуждения надземных

органов (стравливание, скашивание). Значительные изменения происходят и от года к году.

6. Горизонтальное расчленение луговых фитоценозов(мозаичность).

В луговых фитоценозах, особенно в многовидовых и полидоминантных, всегда наблюдается более или менее ясно выраженная горизонтальная неоднородность травостоя, а если сформирован моховой покров, то и мохового покрова, которую называют **мозаичностью**. Она возникает в результате неравномерного распределения особей отдельных видов. При этом каждый вид и даже возрастная группа одного и того же вида имеет свои особенности по вертикальному и горизонтальному размещению надземных и подземных органов.

Различают следующие типы мозаичности: 1) эпизодическую, обусловленную случайностью в распределении; 2) экотопическую (экотопную), определяемую неоднородностью в экотопе; 3) фитогенную, связанную с особенностями воздействия одних видов растений на другие; 4) клоновую, образованную зарослями некоторых видов в результате их вегетативного размножения; 5) зоогенную, возникающую в результате деятельности животных; 6) антропогенную (антропогенную), обусловленную деятельностью человека.

Границы между отдельными типами мозаичности не всегда можно четко провести. Нередко горизонтальное расчленение фитоценозов определяется не одной, а несколькими причинами.

Эпизодическая мозаичность наиболее универсальна. Особенно ярко она проявляется в распределении некоторых моно- и олигокарпических зонтичных (жабрицы порезниковой, дягиля, борщевика сибирского). В местах их массового обсеменения, например под копнами или вблизи их генеративных особей, впоследствии возникают пятна с преобладанием (или со значительным участием в травостоях) этих растений. Их роль в создании урожая, во влиянии на другие виды возрастает от года к году по мере увеличения мощности особей, а затем резко падает в связи с их массовым отмиранием в результате завершения ими жизненного цикла.

Как указывает Т. А. Работнов, особенностью эпизодической мозаичности является ее высокая динамичность, часто связанная с недолговечностью возникающих в отдельные годы или периоды лет различных микрогруппировок то в одном, то в другом месте, т. е. изменчивость, как во времени, так и в пространстве.

Экотопическая мозаичность луговых фитоценозов также распространена достаточно широко. Экотоп никогда не бывает идеально однородным, в том числе поверхность луга – абсолютно ровной. Небольшая разница в высоте (даже в пределах 10 см) может создавать различия в водном, воздушном и других режимах. Неоднородность почвообразующей породы, например наличие (или отсутствие) дренирующих или, наоборот, более плотных прослоек, неодинаковая мощность мелкозема, покрывающего скальный грунт, также определяют различия в экологических режимах. Неоднородность в экотопе может быть связана с различиями в мощности горизонтов преобразую-

щейся под лугом почвы. Выраженность экотопической мозаичности зависит от степени неоднородности экотопа. Границы экотопически обусловленных микрогруппировок достаточно устойчивы. В то же время для этого типа мозаичности, связанной с наличием микропонижений или микроповышений, характерна различная изменчивость отдельных микрогруппировок под влиянием особенностей метеорологических условий разных лет.

Фитогенная мозаичность распространена повсюду. Она связана с тем, что любая особь изменяет условия произрастания для соседних растений. Это проявляется в перехвате света, поглощении воды и элементов минерального питания, в воздействии продуктов разложения отмерших остатков, а также, и прижизненных выделений.

Особый вид фитогенной мозаичности создается растениями, образующими кочки высотой, достигающей иногда 40–50 см, что ведет к дифференцированности условий произрастания. На кочках, образованных главным образом осоками, после обжига их или при старении особей селятся другие виды. Между кочками, и прежде всего, если они расположены достаточно густо, возникают особые условия произрастания (ослабленное освещение, высокая влажность воздуха, насыщенность почвы водой, вплоть до застаивания ее на поверхности). Обилие кочек, покрытых растениями, не только снижает испарение с поверхности почвы, но и затрудняет сток воды по уклону, что ведет к заболачиванию или к увеличению интенсивности заболачивания.

Клоновая мозаичность обусловлена способностью некоторых видов луговых растений в результате вегетативного размножения образовывать более или менее густые заросли (куртины). Она довольно широко распространена на лугах. Размеры куртин зависят от биологических особенностей вида-детерминанта и окружения, в значительной мере определяемого состоянием фитоценоза. Форма куртин обычно округлая, близкая к изодиаметрической. Часто размеры куртин невелики: от 20–30 до 50–100 см в диаметре, достигнув определенных пределов, они не увеличиваются. Это, по-видимому, связано с тем, что с увеличением возраста клона побегообразовательная способность его особей снижается и мощность вновь образующихся подземных побегов недостаточна для преодоления ценотического барьера, создаваемого окружающими растениями. Возникновение куртин часто происходит при общем или местном нарушении целостности фитоценоза и образующие их растения могут успешно размножаться вегетативным путем лишь там, где целостность ценоза нарушена.

Зоогенная мозаичность возникает как в результате жизнедеятельности диких животных, так и под воздействием выпасаемого на лугах скота. Из диких животных в создании мозаичности на лугах наибольшее значение имеют землерои и муравьи, местами участвуют дикие копытные. Мозаичность, обусловленная деятельностью землероев, например кротов, возникает преимущественно в результате выбрасывания ими на поверхность почвы земли – образованием кротовин и в меньшей степени при прокладывании ходов вблизи поверхности почвы. Это сопровождается повреждением подземных органов растений и ведет к их отмиранию или сильному угнетению. Выбро-

сы земли быстро зарастают, в первую очередь корневищными и корнеотпрысковыми растениями, хорошо переносящими перекрытие земель. Нередко на кротовинах появляются однолетники, в том числе полевые сорняки, из семян, имеющих в почве или принесенных извне. Начальные фазы заселения кротовин на одном и том же лугу в связи с различиями в их размерах и окружении, а также в содержании жизнеспособных семян в почве могут быть разными.

Возникшие на кротовинах микрогруппировки, проходя ряд изменений, довольно быстро исчезают, но появляются в других местах. Таким образом, в результате деятельности землероев могут возникать серии мелкоконтурных микрогруппировок, характеризующих различные стадии восстановления исходной растительности, нарушенной выбрасыванием земли. Достаточно постоянными могут быть микрогруппировки на долговременных муравейниках, как обитаемых, так и покинутых муравьями. Задернованные муравейники в состоянии существовать долго, а кротовины быстро уплотняются и сравниваются с поверхностью почвы.

Широко распространена, преимущественно на пастбищах, где выпасается крупный рогатый скот и лошади мозаичность, возникающая в результате неравномерного отложения экскрементов. При этом образуются пятна, в центре которых растения отмирают из-за создания щелочной среды (при жидких экскрементах) или «удушения» их под кучками твердых экскрементов. Трава в местах отложения экскрементов очень неохотно поддается скотом, что создает хорошо выраженную мелкоконтурную мозаичность. Воздействие отложенных экскрементов длится недолго. Чем влажнее климат и, следовательно, быстрее идет выщелачивание и разложение экскрементов, тем быстрее происходит возврат к первоначальной растительности.

Мозаичность, возникшую в результате выпаса скота, можно отнести к «антропоической» («антропогенной»). К этому типу мозаичности относят изменения растительности, возникающие на небольших участках в результате неравномерного внесения удобрений, подсева, а также хранения сена в стогах непосредственно на лугах. Под стогами трава к следующему году почти целиком отмирает, а из осыпавшихся на поверхность почвы семян появляются массовые всходы. Сохранившиеся и возникшие вновь растения образуют травостой, отличающиеся от окружающих.

Мозаичность проявляется не только в надземной, но и в подземной части луговых фитоценозов. Так, насыщенность корнями почвы под дерновинами кустовых злаков (ежи сборной, овсяницы луговой, райграса высокого) больше, чем между кустами этих растений. Во многих случаях различия в подземной части не столь значительны, так как корни растений из одной микрогруппировки могут заходить в другую. Наиболее резко мозаичность в подземной части может быть выражена в том случае, если она обусловлена неоднородностью в экотопе или зарослевым расположением растений (клонная мозаичность).

7. Сезонные изменения растительности.

Не все растения лугового сообщества достигают своего полного развития в одно и то же время. Одни растения уже рано весной развивают обильную вегетативную массу, другие же только прорастают в это время. К концу вегетационного периода одни растения уже заканчивают цикл развития, а другие еще вегетируют. Этим вызывается так называемая сезонная изменчивость. Она проявляется ежегодно и является результатом длительного приспособления видов трав к условиям местообитаний или к условиям среды.

В течение вегетационного сезона происходит возникновение новых побегов, рост и смена их фенологического состояния и, наконец, отмирания. Сезонные изменения определяются не только природными факторами, но и деятельностью человека.

Изменения в условиях произрастания, связаны с закономерным изменением в течение года воздействия солнечной радиации (теплового режима и освещения), что определяет длительность сезона, когда луговые растения могут осуществлять фотосинтез. Длительность вегетационного периода зависит от географического положения луга и составляет примерно 2 мес. в тундровой зоне и в альпийском поясе гор и 9–10 месяцев в равнинных местоположениях южных районов лесной зоны. С весны к середине лета происходит увеличение обеспеченности теплом с последующим постепенным его снижением, а также изменение в условиях освещения: увеличение фотопериода к концу июня, а затем его снижение.

На лугах, расположенных в пониженных элементах рельефа, периодически затопляемых полыми водами или водами поверхностного стока, начало вегетации может задерживаться, а иногда она прерывается или происходит в особых условиях (под водой). При этом большое значение имеют длительность покрытия водой, а также метеорологические условия во время заливания. Затопление рано весной, до начала активной вегетации растений, когда температура воды и воздуха невысока, не вносит больших изменений в сезонный ритм луговых растений. При затоплении в период, когда вегетация растений началась, вегетационный сезон разбивается на предзатопковый, период вегетации под водой и послезатопковый. В течение вегетационного сезона изменяются увлажнение почвы, ее аэрация и обеспеченность растений элементами минерального питания, но не столь закономерно, как это имеет место в отношении освещения и температуры, поскольку метеорологические условия в течение вегетационного сезона отличаются в отдельные годы. Можно различать **нормальную** для данного типа луга сезонную изменчивость, характерную для лет, относительно слабо отличающихся по метеорологическим условиям от «средних», и **отклоняющуюся от «нормальной»** из-за своеобразного (редкого) сочетания метеорологических условий (например, сильная засуха, необычайно дождливая погода).

Сезонный ритм луговых растений нарушается отчуждением их надземных органов при использовании лугов как сенокосов и пастбищ. Можно поэтому различать сенокосные и пастбищные варианты сезонной изменчивости. На сенокосах при одноукосном их использовании можно различать две,

а при двуукосном – три фазы в сезонном изменении их фитоценозов. Первая фаза соответствует формированию травостоев до скашивания, вторая – после первого, а третья – после второго укоса.

На пастбищах сезонная изменчивость их травостоев зависит от способа и интенсивности выпаса скота. При непрерывном относительно слабоинтенсивном выпасе его влияние сказывается по-разному на отдельные виды растений. Хорошо поедаемые растения стравливаются непрерывно по мере отрастания в течение пастбищного сезона, и нормальный ход смены их фенологического состояния все время нарушается. В отличие от них у особей непоедаемых или плохо поедаемых скотом видов сезонный ритм вегетации не нарушается или нарушается в малой степени, создается особый пастбищный вариант сезонной изменчивости. При загонной (ротационной) системе выпаса, когда после каждого стравливания несъеденные скотом растения подкашиваются, сезонные изменения травостоев происходят по многофазному типу при сравнительно коротких периодах отрастания растений.

8. Смена растительности во времени.

Смены растительности во времени называются **сукцессиями**. Эти смены могут вызываться различными причинами. Все причины сукцессий делятся на две основные группы: эндодинамические и экзодинамические.

К эндодинамическим сменам относятся такие, которые вызваны жизнью самого меняющегося сообщества (размножение растений).

К экзодинамическим относятся смены, вызываемые изменением климата, почвы, влиянием животных и т. д.

Подразделение смен на экзодинамические и эндодинамические условно, потому что любая смена сообщества происходит под действием всех причин, разница только в том, какие причины сыграли решающую роль в данной смене.

Смены различают также по срокам их осуществления.

Бывают смены внезапные (катастрофические), кратковременные (происходящие довольно быстро – в течение нескольких лет), длительные (десятки и сотни лет) и вековые (в течение столетий и тысячелетий).

Примером катастрофической смены может быть распашка целины, засыпание растительности аллювиальными отложениями. Кратковременная смена происходит на заброшенной пашне, длительная – при смене, например березового леса, выросшего на месте выгоревшего елового, еловым. К вековым относят смены, вызванные изменением климата.

Срок смен зависит от внешних и внутренних условий. Если заброшенная пашня длительное время находится в иссушенном состоянии и вблизи нет растений, способных заселить ее, то обычный кратковременный процесс зарастания залежи превратится в длительный.

Различают прогрессивные и регрессивные смены. При прогрессивных сменах увеличивается видовой состав, усложняется строение фитоценоза и как результат этого возрастает продуктивность травостоя. Превращение луга в болото – регрессивная смена, так как при этом уменьшается число видов

растений, наиболее ценных в кормовом отношении, и значительно снижается количество производимой травостоем кормовой массы. Рассмотрим, как различные причины вызывают смену сообществ.

Эндодинамические смены. На одну и ту же не заселенную растениями территорию могут попасть семена различных видов, отличающихся биологическими и экологическими свойствами. Может получиться так, что условия этой территории будут менее благоприятны для того вида, семян которого больше, и более благоприятны для растений, семян которых меньше. В этом случае травостой в первый период формирования сообщества будет представлен в основном особями первого вида, но со временем, вследствие того, что растения первого вида будут развиваться хуже и, следовательно, слабее размножаться, доминантами в травостое станут вторые растения. Сообщество изменится, и притом необратимо, так как первый вид не сумеет больше стать доминантом.

Как отмечал Н. Г. Андреев (1985), сообщество непрерывно развивается и непрерывно изменяет среду. Изменения среды оно подготавливает себе смену другим сообществам. Рыхлокустовые злаки, увеличивая содержание органического вещества в почве и уменьшая аэрацию почвы, создают условия для развития плотнокустовых злаков.

Экзодинамические смены. Изменение почвенных условий, даже происшедшее без влияния сообщества, ведет к смене последнего. В центральной пойме при разливах часто образуются наносы песка. В этом случае крупнотравные фитоценозы сменяются злаковыми.

На почвах с неглубоко залегающей «верховодкой» произрастают мезофитные растения. Если водоупорный глинистый горизонт, который удерживает «верховодку», нарушается при образовании оврагов и «верховодка» исчезает, то мезофитная растительность сменяется ксерофитной.

Иногда может наблюдаться обратное явление, например, при повышении уровня грунтовых вод в результате строительства плотины.

9. Разногодичная изменчивость фитоценозов.

На лугах от года к году происходят значительные изменения их урожайности и количественного соотношения видов, образующих луговые фитоценозы. Эта форма изменений лугов получила название разногодичной или погодичной изменчивости, или флуктуации. Причинами разногодичной изменчивости луговых фитоценозов являются изменения условий произрастания луговых растений, связанные с различиями в метеорологических и гидрологических условиях отдельных лет; особенности жизненного цикла некоторых компонентов луговых фитоценозов; колебания численности и активности фитофагов и фитопаразитов; различия в форме и интенсивности воздействия человека. В соответствии с этим различают флуктуации экотопические, фитоциклические, зоогенные, фитопаразитогенные, а также антропогенные.

Флуктуации характеризуются цикличностью изменений фитоценозов от года к году и по периодам лет, устойчивостью флористического состава, возвратом к состоянию, близкому к исходному. Проявляются флуктуации в из-

менении продуктивности и структуры травостоев, в количественном соотношении между видами растений, связанном с различием по годам числа особей и их жизненного состояния.

Своеобразие метеорологических условий разных лет вызывают **экотопические флуктуации** луговых фитоценозов.

Экотопические флуктуации распространены повсюду. Они свойственны всем луговым фитоценозам. Остальные типы флуктуации всегда проявляются на фоне изменений, связанных, с экотопическими флуктуациями, обусловленными различными причинами, которые действуют не изолированно, а в сочетании друг с другом. Так, повышенное количество атмосферных осадков нередко сочетается со снижением температуры и вымыванием из почвы легкорастворимых форм азота. Засуха сопровождается более высокой температурой, а на почвах, содержащих легкорастворимые соли, кроме того, и увеличением засоленности. В некоторых районах в годы засух происходит массовое размножение нестатных саранчовых. Выраженность экотопических флуктуации определяется изменениями от года к году метеорологических и гидрологических условий, что отражает особенности климата района и гидрологии местоположения, в котором расположен фитоценоз. Флуктуации более выражены в районах с резко континентальным климатом. В местах с устойчивым водным режимом, например, там, где есть выход почвенно-грунтовых вод, флуктуации менее заметны, нежели с неустойчивым водным режимом. В поймах флуктуации связаны и с различиями в длительности заливания полыми водами, в мощности наилка и т. д.

В процессе формирования луговых фитоценозов отбирались виды способные совместно произрастать при меняющихся по годам метеорологических и прочих условиях. Поэтому в зависимости от степени устойчивости условий экотопа отбирались виды то сходной, то более контрастной экологии, так что при изменении условий произрастания по годам происходят сдвиги в количественном соотношении компонентов, вплоть до смены доминантов. При этом одни виды не переходят в ранг доминант, некоторые доминируют лишь при массовом отмирании других компонентов, третьи начинают преобладать, как только условия становятся для них более благоприятными или, во всяком случае, менее благоприятными, чем для других, способных к доминированию видов. В зависимости от состава фитоценозов и степени устойчивости экологических режимов, свойственных им экотопов на различных типах лугов флуктуации выражены то более, то менее отчетливо.

Фитоциклические флуктуации связаны с цикличностью участия отдельных видов трав в составе фитоценозов в течение определенного промежутка времени. Цикличность участия видов в фитоценозе связана с особенностями жизненного цикла растений.

Наиболее хорошо выражена и изучена цикличность участия в сложении луговых фитоценозов клеверов лугового и гибридного. Способность бобовых, в частности клеверов, периодически преобладать в луговых травостоях была известна давно. Клевера, входящие в состав многих типов луговых фитоценозов, обычно принимают незначительное участие в их формировании,

будучи представлены угнетенными, слаборазвитыми особями. Но в отдельные годы, («клеверные годы»), когда условия произрастания складываются для клеверов особенно благоприятно, происходит массовое превращение до того времени угнетенных особей в пышно развитые особи со многими, иногда до 10 и более, генеративными побегами. Клевера становятся преобладающими растениями. Однако благоприятные условия произрастания способствуют проявлению моно- и дикарпичности клеверов, и пышное развитие особей завершается их массовым отмиранием в тот же или на следующий год; длительность периода преобладания клеверов не превышает 1–2 лет.

После массового отмирания клеверов численность их ценотических популяций резко сокращается, так как остается в живых лишь небольшая часть преимущественно слаборазвитых особей. Постепенно из семян, осыпавшихся на поверхность луга в «клеверные годы» и содержащихся в почве, формируется новая популяция, а затем вновь происходит пышное развитие клеверов. Длительность «клеверного» цикла, а также время наступления «клеверного года» определяются конкурентными отношениями клеверов с другими видами, входящими в состав луговых фитоценозов.

Зоогенные флуктуации. Зоогенные флуктуации наиболее заметны в годы массового размножения некоторых фитофагов, в частности мышевидных грызунов. Особенность воздействия большинства фитофагов – специфичность отдельных видов луговых растений, причем, если от этого растения не гибнут, их конкурентная способность все же снижается, что ведет к изменению количественных соотношений между компонентами фитоценозов. Массовое размножение мышевидных грызунов вносит изменения в луговые фитоценозы также в результате прерывания почвы. Эта сторона деятельности землероев ведет к сильным нарушениям фитоценозов, установлению «залежного режима», размножению корневищевых и корнеотпрысковых растений, появлению однолетников и др.

Фитопаразитогенные флуктуации. Изменения фитоценозов могут быть обусловлены массовым размножением некоторых паразитных консортов, наиболее часто паразитных грибов (ржавчинных и др.), что ведет к изменению конкурентных отношений между видами луговых трав и в состоянии изменить их количественное соотношение. В ряде случаев массовое размножение фитофагов, например нестадных саранчовых и некоторых паразитных растений (в том числе полупаразитов), приурочено к годам или периодам лет, отклоняющимся от средних. В таких случаях зоогенные или фитопаразитарные флуктуации сочетаются с флуктуациями экотопическими.

Антропогенные флуктуации. В связи с изменением по годам формы, сроков и интенсивности воздействия человека состояние луговых фитоценозов может изменяться. Изменения могут быть случайными, эпизодическими, нередко обусловленными различиями в метеорологических и гидрологических условиях отдельных лет. Наиболее часто они связаны с различиями в сроках использования, иногда с эпизодическим применением отдельных мер улучшения лугов (удобрение, посев, борьба с сорняками и пр.). В случае применения систем использования или улучшения лугов (сенокосооборотов,

пастбищеоборотов, систем применения удобрений) антропогенные флуктуации становятся регулярными, циклическими. Такие флуктуации всегда сочетаются с экотопическими, а иногда и с другими видами флуктуаций.

Состав растительности изменяется под воздействием на кормовые угодья выпаса, сенокошения, выжигания и т. д.

10. Влияние выпаса на травостой.

Можно сказать, что выпас и сенокошение формируют травостой луга.

Прежде всего, надо отметить, что кормовое использование лугов очищает их от древесно-кустарниковой растительности, мешая лесовозобновлению, уничтожая молодую поросль.

Непосредственно выпас проявляется в стравливании, вытаптывании, отложении экскрементов.

Пастьба скота влияет, прежде всего, на дернину и почву, вызывая их уплотнение. Это относится, прежде всего, к глинистым и суглинистым влажным почвам. В результате увеличивается капиллярность и усиливается испарение воды с поверхности. Сухие супесчаные и песчаные почвы при выпасе, наоборот, распыляются.

Утаптывание почвы и дернины усиливает процесс дернообразования. Происходит нарастание дернины, увеличивается плотность дернового слоя, что создает условия для роста плотнокустовых злаков (белоус, щучка дернистая и др.). Дальнейшая пастьба по этим злакам усиливает их кущение и ускоряет образование плотнокустовой дернины, но в то же время активизирует разложение мертвого органического вещества дернины, делает ее более проницаемой для воды и воздуха.

Вытаптывание сказывается в травмировании копытами наземных органов растений. У трав повреждаются листья и почки возобновления, расположенные на поверхности или у поверхности почвы. На постоянных пастбищах успешно могут произрастать лишь растения, способные противостоять воздействию копыт животных (некоторые злаки, подорожники, одуванчик, клевер ползучий, гусяная лапка, спорыш и др.).

Пастьба скота влияет на видовой состав травостоя, на степень развития растений. Это проявляется, прежде всего, в том, что угнетается развитие высокорослых трав, они поедаются в первую очередь, в результате чего начинают развиваться и преобладать низовые злаки и бобовые (полевица, мятлик луговой, овсяница красная, клевер ползучий), а также низкорослое разнотравье (тысячелистник, одуванчик, лютик ползучий, лапчатка гусяная и др.). Одновременно уменьшается число видов сенокосного разнотравья и растений, размножающихся семенами (порезник, погребок и др.), но в то же время увеличивается количество трав, соцветия которых не поедаются и поэтому могут обсеменяться (щавель, манжетка и др.).

Различные виды растений неодинаково реагируют на выпас, то есть обладают различной пастьбовыносливостью. Реакция на выпас зависит и от возраста луга: наиболее резко ухудшаются в хозяйственном отношении луга

в корневищной фазе, особенно при интенсивном пастбищном использовании.

По реакции на непосредственное и косвенное влияние вытаптывания луговые растения принято разделять на пять групп: 1 – не выносящие вытаптывания (райграс высокий, канареечник тростниковидный, дудник лесной, бодяк щетинистый, борщевик низбегающий и др.); 2 – чувствительные к вытаптыванию (лисохвост луговой, костер безостый, вейник наземный, чина луговая, клевер луговой, лабазник вязолистный, тысячелистник, горец змеиный); 3 – умеренно устойчивые к вытаптыванию (тимофеевка луговая, щучка, полевица тонкая, тмин обыкновенный, чемерица белая); 4 – устойчивые к вытаптыванию (ежа сборная, овсяница луговая, полевица белая, п. собачья, мятлик луговой, осока заячья); 5 – растения, особенно устойчивые к вытаптыванию (райграс многолетний, мятлик однолетний, клевер ползучий, спорыш, подорожник большой, п. ланцетолистный и др.).

При чрезмерном выпасе на естественных пастбищах может наступить дигрессия, связанная с резким и необратимым снижением продуктивности травостоя.

11. Влияние сенокосения на травостой.

Сенокосение оказывает сильное влияние на видовой состав растительных сообществ, на соотношение в них отдельных видов, а иногда и целых групп растений.

Скашивание оказывает на луговые травы как непосредственное, так и косвенное влияние. Непосредственное влияние проявляется в катастрофически быстром нарушении нормального ритма сезонной вегетации, включая нарушение ритма сезонной вегетации, включая нарушение ритма накопления запасных веществ; отчуждении надземных органов; ограничении семенной продуктивности или прекращении образования жизнеспособных семян; сокращении осыпания семян на поверхность луга из-за частичного отчуждения их с урожаем; сокращении распространения семян при помощи собственных растений приспособлений и увеличении значения распределения семян в результате приемов, применяемых при сушке травы (ворошение, сгребание); отборе форм, способных существовать при скашивании травы в определенные сроки.

При сенокосном использовании из травостоя исчезают, прежде всего, высокорослые многолетние травы (сельдерейные, астровые), многие из которых размножаются семенами и до сенокоса не успевают обсемениться (борщевик, таволга, порезник). При сенокосении выпадают также однолетние и двулетние травы, особенно поздно обсеменяющиеся. Длительное время в травостое сохраняются и наиболее быстро развиваются верховые злаки и бобовые, а именно: из злаков – тимофеевка луговая, овсяница луговая, пырей ползучий, кострец безостый, а из бобовых – клевер, эспарцет, люцерна посевная.

Большое влияние на видовой состав луговых фитоценозов оказывают сроки сенокосения и повторность скашивания травостоев. Так, при раннем

сенокосении, до цветения ранних трав (душистый колосок, одуванчик), их количество в травостое сильно уменьшается.

Систематическое сенокосение, повторяющееся много лет подряд, особенно при двуукосном использовании и без внесения удобрений неминуемо ведет к выпадению из травостоя большей части ценных рыхлокустовых злаков и бобовых, так как они не успевают обсемениться (за исключением рано цветущих видов), в результате ценность сенокосного травостоя значительно снижается. Отбираются виды растений и животных, способных существовать при данной форме использования, размножаясь либо до, либо после скашивания травы.

Наиболее устойчивыми видами при *сенокосении* оказываются злаки, обладающие достаточно высокой отавностью. Поэтому на сенокосах всегда преобладают злаки, преимущественно верховые. Низовые травы из-за плохого освещения, а в разгар цветения трав фактического затенения ослабевают, снижают свою численность, не имея возможности конкурировать с высокорослыми злаками.