

Проблема 16. ЦЕНОПОПУЛЯЦИИ В ЛУГОВЫХ ФИТОЦЕНОЗАХ

Термин популяция появился в начале XX века. При этом под популяцией понималась совокупность организмов (группа особей) одного вида, генетически однотипная и способная устойчиво поддерживать свое существование за счет полового или бесполого возобновления.

Такое определение соответствует биологии животных и закрепилось у зоологов.

Первоначально оно было принято и ботаниками. Однако у ботаников трудности возникали и при определении территориальных границ популяций, и в оценке их генотипической однотипности, и в экологической неоднородности занимаемой ими площади. Поэтому когда в 1950 году Т. А. Работнов изложил свои фундаментальные исследования и, исходя из них, предложил термин «фитоценотические популяции», этот термин геоботаниками был подхвачен, а закрепился в сокращенной форме - «ценопопуляции».

Ценопопуляция оказалась для луговедов чрезвычайно удобным предметом исследований, поскольку отпала задача поиска её границ, ибо её заменила граница фитоценоза, в составе которого ценопопуляция рассматривается. Кроме того, отпал трудно определяемый критерий генетической однотипности особей.

Вместе с тем оказалось, что ценопопуляцию можно, с одной стороны, рассматривать как простую часть фитоценоза, как его компонент или его элемент, а с другой стороны - как сложное целое, как биосистему в рамках экосистемы.

При системном подходе основными предметами исследования являются системы и их элементы. Первоначально понятие «системы» было предельно неопределенным: в качестве систем рассматривали, по сути дела, любые совокупности. Дальнейшая эволюция этого понятия шла по пути его сужения, по пути признания того, что наряду с «системами» существуют также «несистемы» (Блауберг, 1977; Василевич, 1977). При этом в вопросе о критериях «системности» определились два различных подхода: количественный и качественный.

Исследователи, придающие понятию «система» количественную определенность, рассматривают ее как множество, как сумму взаимосвязанных элементов (см., например, Гильманов, 1978). А поскольку в любой сумме элементы так или иначе взаимосвязаны, границу между «системами» и «несистемами» они предлагают проводить, исходя из «силы взаимодействия элементов» внутри системы. Для биосистем силу взаимодействия элементов предлагается оценивать степенью их взаимокорреляции. При этом операция выделения систем сводится к выявлению корреляционных плеяд П. В. Терентьева («коррелятивный критерий», Драгавцев, 1968).

Стремление свести понятие «система» к понятиям «сумма элементов», «скопления», «плеяды», «множества» вполне понятно: при этом становится возможным применить к анализу систем готовый математический аппарат давно уже разработанной теории множеств (Семкин, 1977; Гильманов, 1978). Философский анализ показывает, что теоретико-множественные представления несистемны (Шрейдер, 1978; Садовский, 1972; Щедровицкий, 1975; Блауберг, 1977). Системы являются не

суммой, не множеством элементов, а единым целым (Садовский, 1972; Жуков, 1976; Анохин, 1973; Блауберг, 1977).

В действительности системные объекты отличаются от несистемных не количественно, а качественно. Суть системности состоит в том, что динамика всех элементов скоординирована и направлена на поддержание существования системы, ее относительной замкнутости, ее целостности, сфокусирована на осуществление ее интегральных системных функций. Не менее важно и то, что за счет внутрисистемных взаимодействий возникают особые интегральные (наиндивидуальные, надэлементарные, эмергентные) системные качества, отсутствующие у слагающих систему элементов (Ботнарюк, 1968; Анохин, 1973; Кузьмин, 1973а, б, 1976; Блауберг, 1977; Василевский, Полян, 1978; Куркин, Матвеев, 1981).

Критерий появления новых качеств является основополагающим не только для системного подхода, но и для дополняющей его теории структурных уровней организации, или иначе — интегративных уровней. Согласно этой теории переход от нижестоящих уровней организации (интеграции) к вышестоящим сопровождается появлением качественно новых закономерностей, свойств и функций (Ботнарюк, 1968; Кремянский, 1970; Одум, 1975; Казанский, 1975; и др.). Большинство авторов выделяют четыре основных интегральных уровня организации живого: клетка, организм, популяция, ценоз (Ботнарюк, 1968; Шварц, 1973; Одум, 1975; и др.). К качественным особенностям систем (системным качествам — Кузьмин, 1976) организменного уровня (особей) следует отнести ограниченность их во времени и пространстве (размеры и продолжительность жизни), свойство индивидуальности, наличие запрограммированного механизмом наследственности индивидуального цикла развития (онтогенеза). Переход от организменных систем к популяционно-видовым сопровождается возникновением способности к неограниченно длительному существованию и неограниченному растеканию в пространстве, к сосуществованию процессов жизни и смерти, смене регулирующих механизмов наследственности механизмами отбора. Переход от популяционных систем к фитоценотическим связан с формированием специфической фитосреды (Корчагин, 1964), фитоценотической замкнутости (Куркин, 1966, 1976), аллелопатической нейтральности (Работнов, 1978). Переход от фитоценотических систем к экосистемным знаменуется возникновением биологического круговорота веществ и связанной с ним способности к относительно автономному функционированию.

В отношении понятия «элемент» также пока нет единого мнения. С позиций общей теории систем, игнорирующей специфику различных структурных уровней, «элемент» — понятие условное: любая часть системы и даже любое свойство могут рассматриваться в качестве элемента. Напротив, с позиции теории структурных уровней элементами системы какого-либо конкретного структурного уровня являются только такие ее части, которые сами могут рассматриваться в качестве целостных систем следующего нижестоящего структурного уровня. Можно это же положение сформулировать иначе: любая целостная система данного уровня является элементом системы вышестоящего уровня. В первом случае речь идет о системности элементов, во втором — об элементарности систем. Такое

взаимоопределение понятий «система» и «элемент» адекватно отражает иерархию структурных уровней материи (Абрамова, 1967; Кремянский, 1970; Садовский, 1972; Сержантов, 1972; Жуков, 1976; Куркин, 1976, 1977; и др.). С позиций этого системно-иерархического подхода клетка является и целостной системой, и элементом многоклеточного организма (особи) как системного целого (Сержантов, 1972; Абрамова, 1974). В свою очередь, организмы (особи), будучи внутри себя целостными системами, в ценопопуляциях играют роль элементов (Межжерин, 1974; Одум, 1975). Если восходить далее по иерархии структурных уровней организации живого, то ценопопуляции следует рассматривать в качестве систем особей и вместе с тем в качестве элементов ценозов (Ботнарюк, 1968; Работнов, 1950 и др.).

Возможность и необходимость рассмотрения популяций растений в фитоценозах (т. е. ценопопуляций) в качестве целостных систем определяется тем, что жизнедеятельность всех особей, относящихся к одной и той же ценопопуляции, сфокусирована, целенаправлена на сохранение, поддержание и усиление позиций вида в данном ценозе. Этим целям служат все формы внутривидовых взаимосвязей. И перекрестное опыление, и обсеменение, и связанное с этим образование локусов возобновления, и даже возникающая в этих локусах перенаселенность, внутривидовая интерференция — все это, в конечном счете, идет на пользу ценопопуляции как целого (Уранов, 1960; Ботнарюк, 1968).

Первоначально внутривидовая генетическая разнородность рассматривалась как показатель необходимости дробления вида на подвиды или даже мелкие виды, ибо в качестве критерия вида принималась генетическая однородность. Позднее было осознано, что внутривидовая дифференциация особей может составлять механизм функциональной целостности популяций (Шмальгаузен, 1968; Шварц, 1973).

Направления дифференциации особей в ценопопуляциях многообразны. Однако первостепенное значение в самоподдержании ценопопуляций как целого принадлежит, видимо, возрастной дифференциации.

Большинство ценопопуляционных исследований имеет пока чисто онтогенетическую направленность и оставляет воздействие фитоценозов на ценопопуляции и их ответные реакции на воздействия вне поля зрения. Сам фитоценоз, при этом, рассматривается как простая сумма ценопопуляций, причем имеется в виду, что изучение всех ценопопуляций, включенных в фитоценоз, может дать исчерпывающее познание последнего. Такая установка является ошибочной. Фитоценоз как систему нельзя свести к сумме его частей, а сами ценопопуляции нельзя познать вне их взаимодействия с фитоценозом как целым.

Итак, познание ценопопуляций не ведет к познанию фитоценозов, в который они входят. Но и сами ценопопуляции и динамику их дифференциации невозможно познать изолированно от режима произрастания, создаваемого фитоценозом. Поэтому экосистемный подход к познанию ценопопуляций следует начинать с экологического анализа экотопа, который, в основном, предопределяет набор видов компонентов фитоценоза. Затем из этих видов выделить эдификаторы

(или эдификаторные синузии) и создаваемый ими режим ценотической замкнутости. И только после этого изучать реакцию или адаптацию видов ценопопуляций к этому режиму.

В качестве иллюстрации такого подхода рассмотрим особенности ценопопуляций и структуру ценопопуляций на примере особо короткопоясного луга (в Окской пойме) на аллювиальной тяжелосуглинистой почве. В составе фитоценоза - две конкурирующие друг с другом эдификаторные синузии: низовозлаковая (дернообразующая) и полуверховозлаковая (затеняющая). Конкуренционное противоборство ослабляет обе синузии и потому они находятся преимущественно в вегетирующем состоянии. Но если низовые дернообразующие злаки при этом возобновляются вегетативно, то рыхлокустовые полуверховые злаки лишены этой возможности. Особи их семенного возобновления по их возрастному состоянию относят к молодым (имматурным и виргинальным). Но их абсолютный возраст превосходит возраст сенильных особей, выросших при посевах. И если при посеве особи имеют форму куста, то в рассматриваемом фитоценозе они имеют «строчечную» форму (Титов, 1982, 1987). Строчечная форма особей связана с тем, что в условиях конкуренции они способны образовывать лишь один новый побег на одном конце своей «строчки», да и тот за счет отмирания старого побега на другом конце. Лишь немногие из этих строчечных особей переходят в генеративное состояние, имея лишь по одному единственному генеративному побегу (Матвеев, 1975).

Таким образом, режим задернения явно тормозит семенное возобновление ценопопуляций и в той или иной мере препятствует переходу их особей из вегетативного состояния в генеративное. А снятие режима задернения ведёт к резкой активации семенного возобновления и «взрыву» генеративности. Так в Барабинской лесостепи трехлетняя засуха и массовое размножение нестатных саранчовых, катастрофически резко ослабивших злаковую основу травостоя, в 1954 году привели к взрыву генеративности девясила британского (*Inula britannica*) и монокарпичного бодяка съедобного (*Cirsium esculentum*) - см. Куркин, 1957, рис. 1.

В этой же ситуации резкого ослабления замкнутости задернения вегетативно подвижные виды захватывают смежные пространства, выходя за пределы своего бывшего фитоценоза, адаптируясь к условиям новых для них экологических условий. Таковы были такие корнеотпрысковые нитратофилы как осот полевой (*Sonchus arvensis*) и горькуша горькая (*Saussurea amara*) и ползучие глаукс приморский (*Glaux maritima*), а также лютик ползучий (*Ranunculus repens*). Но их адаптация к необычным для них экотопам естественно не выходит за рамки фенотипических вариаций. Такова вариация осота полевого (*Sonchus arvensis* var. *uliginosus*).

В отличие от вегетативного размножения при семенном размножении «на свободе» резко возрастает уже генотипическое разнообразие популяций, которое в фитоценозах подавлялось и нивелировалось ценотической замкнутостью. Именно поэтому метод выращивания луговых трав «на свободе» является у селекционеров основополагающим.

Режим фитоценотической замкнутости является весьма совершенным тормозом видообразования (Куркин, 1976, 1989, 1994). Механизм торможения сводится к монопольному господству

эдификаторных синузий, что приводит к неизбирательной элиминации всходов всех видов и определяет чрезвычайно низкую вероятность успешного развития всходов каких-либо перспективных мутантов. Поэтому эволюционные изменения в ценозах отмечаются лишь у некоторых видов и только по линии адаптации к господствующему ценотическому режиму на основе стабилизирующего отбора.

Поскольку в ценозах имеет место адаптация к режиму конкуренции, специфика этого режима определяет и направление отбора. Так, луговые фитоценозы с невысокой световой конкуренцией и жесткой корневой (за счет господства низовых дернообразующих злаков) оказываются благоприятными для эволюции однолетних полупаразитов: слабое затенение не препятствует росту и развитию их всходов, а густая корневая сеть дернины гарантирует каждому всходу полупаразита нахождение корней растения хозяина. Именно на таких лугах и отмечается активная микроэволюция в родах *Rhinanthus* (погремок), *Euphrasia* (очанка), *Odontites* (зубчатка): образование мелких видов и сезонных рас, адаптированных, в частности, к различным режимам и срокам сенокосения.

Если ценотический режим замкнутости предопределяет «застой» в эволюции растений, то его ослабление, обычно связанное с неблагоприятными экотопическими условиями, явно активизирует потенциальную эволюционную активность ценопопуляций. Например, на высокостолбчатых солонцах Барабы многие виды представлены особыми «карликовыми» ранцветущими экотипами, генотипическая закрепленность которых была доказана на примере солонцового экотипа клевера лугового (Куркин, 1976). Благоприятные условия для микроэволюции создаются и на арктических островах. Б. А. Юрцев (1987, 1989) показал это на примере острова Врангеля, где обнаружил целый ряд неэндемиков на видовом и экотипно-популяционном уровнях: с одной стороны — на скалах и осыпях, а с другой — на прибрежных «арктических такырах», образовавшихся при отступлении моря, т. е. в условиях ценотической незамкнутости экотопов.

Полное или почти полное отсутствие фитоценотической замкнутости высвобождает огромный эволюционный потенциал растений и ведет к резкому ускорению видообразовательных процессов (Куркин, 1976, 1994). Основными типами современных местоположений, в которых режим фитоценотической замкнутости практически отсутствует, являются районы интенсивных горных поднятий, освобождающиеся днища соленых озер и морей, речные отмели в поймах крупных рек, отвалы горных пород и антропогенные «сбои».

Повышенный эндемизм высокогорной флоры общеизвестен, и горы давно рассматриваются не только как «фокусы» современного видообразования, но и как родина самих покрытосемянных. По данным Вальтера (1982), на склонах Альп встречается около 200 неэндемиков. Л. И. Малышев (1979) считает, что большинство эндемиков Средней Азии — неэндемиков, возникшие лишь в плейстоцене. Горы Памиро-Алая и Тянь-Шаня в течение плейстоцена — голоцена поднялись на 3 км. Более 400 неэндемиков, в том числе много родовых, обнаружил здесь Н. И. Рубцов (1975). В. Н. Павлов (1970) применительно к Западному Тянь-Шаню установил, что почти все неэндемиков приурочены к открытым местообитаниям (осыпи, галечники, каменисто-щебнистые, щебнисто-мелкоземистые и

сухие глинистые склоны).

За последние 30 лет в районе Аральского моря обнажились от воды огромные площади. При их заселении лебедой Фомина (*Atriplex fominii*), помимо исходной формы, заселяющей песчано-супесчаные умеренно засоленные гряды, возникла гораздо более мощная и резко отличная от нее форма, приуроченная к почти лишенным растительности понижениям с суглинистыми сильно засоленными грунтами (Димеева, 1990).

На речных отмелях Нижнего Амура, которые весной обычно свободны от воды и заливаются лишь в начале лета, А. П. Нечаев и З. И. Гапека (1970) обнаружили богатую эндемичную флору (свыше 100 видов, в том числе 22 облигатно-амурских неоэндема), главным образом из родов *Juncus*, *Cyperus*, *Polygonum*, *Eleocharis*, *Rutnax*, *Rorippa* и др.

На горных отвалах многие виды образуют специфические расы, толерантные к химическим особенностям отвалов. Выработка толерантности идет очень быстро (Горчаковский, 1979).

Наконец, всем известный «чемпион» сбоев — спорыш (*Polygonum aviculare*)—представляет собой в настоящее время целый комплекс мелких видов, возникновение которых можно датировать началом антропогена (Тихомиров, 1986).

Таким образом, взрывы видообразовательных процессов при отсутствии фитоценотической замкнутости происходят в самых различных таксонах и при самых разнообразных экотопических ситуациях. Это может служить подтверждением того, что именно фитоценотическая замкнутость является тормозом видообразовательных процессов и именно ее снятие ведет к «взрыву» видообразования (Куркин, 1994).

Литература

- Абрамова Н. Т. Диалектика части и целого.// В кн.: Структура и формы материи. М. 1967.
- Абрамова Н. Т. Целостность и управление. М. 1974.
- Анохин Г. К. Принципиальные вопросы общей теории функциональных систем.// В кн.: Принципы системн. организации функций. М. . 1973.
- Блауберг И. В. Целостность и системность // Системн. исследования (ежегодник). М. 1977.
- Ботнарюк Н. Некоторые теоретические вопросы соотношения целостных биологических систем.// В кн.: Пробл. целостности в соврем, биологии. М. 1968.
- Василевич В. И. Фитоценотические объекты как системы.// В кн.: Пробл. экологии, геоботаники, бот. географии и флористики. Л. 1977.
- Василевский Л. И., Полян П. М. Системно-структурный подход и экономическая география.// Системн. исследования (ежегодник). М. 1978.
- Гильманов Т. Г. Математическое моделирование биогеохимических циклов в травяных экосистемах. М. 1978.
- Горчаковский П. Л. Тенденции антропогенных изменений растительного покрова Земли. // Бот. журнал, 1979, '64, № 12.

- Димеева Л. А. Две формы *Atriplex fominii* (*Chenopodiaceae*) на осушенном дне Аральского моря. // Бот. журнал, 1990, 75, № 3, с. 375—380.
- Драгавцев В. А. О количественных критериях целостности в биологии.// В кн.: Пробл. целостности в соврем, биологии. М. 1968.
- Жуков Н. И. Философские основы кибернетики. Изд. 3. Минск. 1976.
- Казанский Б. Н. Некоторые общие принципы организации систем разных структурных уровней.// Вестн. Ленингр. ун-та. Сер. биол. 1975. вып. 3, № 15.
- Корчагин А. А. Внутривидовой (популяционный) состав растительных сообществ и методы его изучения.// В кн.: Полевая геоботаника, 1964, Т. 3. М.—Л.
- Крестьянский В. И. Очерк теории «интегративных уровней».// В кн.: Пробл. методологии системн. исследования. М. 1970.
- Кузьмин В. П. Системное качество (проблемы системности в методологии К. Маркса).// Вопр. философии, 1973а, № 9.
- Кузьмин В. П. Системное качество (системное качество как выражение специфики общественной формации).// Вопр. философии, 1973б. № 10.
- Кузьмин В. П. Принцип системности в теории и методологии К Маркса. М. 1976.
- Куркин К. А. Луга Барабы и их улучшение. М.: Изд-во АН СССР, 1957.
- Куркин К. А. Факторы замкнутости луговых биогеоценозов // В кн.: Естественные кормовые угодья СССР. М. 1966.
- Куркин К. А. Системные исследования динамики лугов. М.: Наука, 1976.
- Куркин К. А. Системный подход в экологическом исследовании // Системн. исследования (ежегодник). М. 1977.
- Куркин К. А. Системно-парагенетический метод исследования эволюции биосферы и принцип актуализма // Журнал общ. биол., 1989, 50, № 4.
- Куркин К.А. Критерии, факторы, типы и механизмы устойчивости фитоценозов // Бот. журнал. 1994. №1. С.3-13
- Куркин К.А., Матвеев А.Р. Ценопопуляции как системы особей и как элементы фитоценозов (системно-иерархический подход) // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1981. Т.86. вып.4.
- Малышев Л. И. Эндемизм в высокогорных флорах Северной Азии // Бот. журнал, 1979, Т 64, № 4.
- Матвеев А. Р. Большой жизненный цикл, численность и возрастной состав популяций тимофеевки луговой и тимофеевки степной: Автореф. дис. . канд. биол. наук. М.: МГПИ, 1975.
- Межжерин В. А. Этюды по теории биологических систем // Системн. исследования (ежегодник). М. 1974.
- Нечаев А. П., Гапека З. И. Эфемеры меженной полосы берегов Нижнего Амура // Бот. журнал, 1970, 55, № 8,
- Одум Ю. Основы экологии. М. 1975.
- Павлов В. Н. Эндемизм флоры Западного Тянь-Шаня // Бот. журнал, 1970, 55, № 9.

Работнов Т. А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Тр. БИНа АН СССР. Сер. 3, вып. 6. М.—Л. 1950.

Работнов Т. А. Фитоценология. М. 1978.

Рубцов Н. И. О темпах эволюции по данным анализа высокогорных флор Средней Азии // Изв. АН КазССР, сер. биол., 1975, № 4.

Садовский В. Н. Парадоксы системного мышления // Системн. исследования (ежегодник). М. 1972.

Семкин Б. И. Анализ структур фитоценологических данных // Автореф. докт. дис. Тарту. 1977.

Сержантов В. Ф. Введение в методологию современной биологии. Л. 1972.

Титов Ю. В. Опыты с трансплантацией растений в луговые фитоценозы // Бот. журнал, 1982, 67, № 6.

Титов Ю. В. Реакция некоторых видов злаков и разнотравья на удобрения в модельных и естественных ценозах // В кн.: Реакция суходольного луга на минеральные удобрения. Л., 1987.

Тихомиров В. Н. (ред.). Определитель растений Мещеры. Ч. 1. М.: Изд-во МГУ, 1986.

Уранов А. А. О жизненном состоянии вида в растительном сообществе // Бюл. МОИП. Отд. биол., 1960. т. 65, вып. 3.

Шварц С. С. Эволюция и биосфера // В кн.: Пробл. биогеоценологии. М. 1973.

Шмальгаузен И. И. Кибернетические вопросы биологии. Новосибирск. 1968.

Шрейдер Ю. А. Теория множеств и теория систем // Системн. исследования (ежегодник). М. 1978.

Щедровицкий Г. П. Проблемы построения системной теории сложного «популятивного» объекта // Системн. исследования (ежегодник). М. 1975.

Юрцев Б. А. Роль исторического фактора в освоении растениями экстремальных условий подзоны арктических тундр (на примере острова Врангеля) // Бот. журнал, 1987, 72, № 11.

Юрцев Б. А. Два новых таксона злаков (*Poa*ea) с острова Врангеля // Бот. журнал, 1989, 74, № 1.