

СТРАТЕГИИ ПОПУЛЯЦИЙ РАСТЕНИЙ В ТЕХНОГЕННЫХ ЭКОСИСТЕМАХ

популяция, стратегия, техногенные экосистемы

Введение

Проблема антропогенного воздействия на окружающую природную среду на сегодня остается актуальной и приобретает новые акценты в связи с остротой задач сохранения фиторазнообразия в условиях техногенеза. В период глобального загрязнения и преобразования биосферы под влиянием производственной деятельности человека факторы поддержания стабильности в сообществах и экосистемах становятся объектом самого пристального внимания современной промышленной ботаники и фитоэкологии [4 – 6]. Один из основных таких факторов – стратегия выживания популяций растений в условиях высокой конкуренции за энергетические ресурсы, экологических стрессов и периодических нарушений.

В Украине зоны влияния потенциально неблагоприятных техногенных объектов – это территории площадью в тысячи квадратных километров [36]. Причем наибольшее количество техногенных земель приходится на юго-восток Украины, где сконцентрировано более 2000 предприятий горнодобывающей, металлургической, химической промышленности, энергетики, тяжелого машиностроения и строительных материалов, эксплуатируется около 300 месторождений полезных ископаемых. Извлеченные из продуктивного использования земли занимают более 13 % территории региона. На них формируются особые условия среды, в которых развиваются сообщества живых организмов. Таким образом, техногенную экосистему можно определить как функциональную систему организмов и среды, которая возникла или значительно изменена под влиянием техногенных факторов [17].

Популяция – это форма существования вида растения в соответствующем фитоценозе (биоценозе), форма приспособления вида к существованию в данных условиях [29]. В отношении техногенного экотопа у популяций раскрываются два свойства: устойчивость как способность противостоять стрессовым воздействиям без существенного изменения популяционных параметров, и адаптация как путь изменений на уровне особей и популяций, компенсирующий неблагоприятные воздействия [15]. Формирование растительного покрова техногенных экосистем происходит через становление и дальнейшее развитие популяций различных видов растений, основные индивидуальные и групповые признаки которых отражают стратегию жизни соответствующих видов.

Стратегию популяций растений в техногенных экосистемах рассматриваем согласно экологогенетического подхода [45] как совокупность приспособлений, черт и свойств, которые проявляются в процессе реализации генотипов особей в условиях техногенной среды и обеспечивают ей возможность существовать, переживать стресс и восстанавливать свою структуру и функции.

На сегодня актуальными остаются три основные концепции стратегии популяций: Л.Г. Раменского (виоленты, пациенты, эксплеренты) [33, 34], Дж. Грайма (К – конкуренты, S – стресс-толеранты, R – рудералы) [50], Э. Пианки и Р. Уиттекера (К-, R-, L-стратегии) [28, 53, 56]. Данные концепции усовершенствованы и дополнены Т.А. Работновым [30 – 32], Б.М. Миркиным [23 – 25], В.И. Василевичем [3], Р.Э. Романовским [35], О.В. Смирновой [47, 48], М.А. Голубцом, И.В. Цариком [37, 45], Ф. Т. Maestre [51]. Изучены различные аспекты стратегий популяций: физиолого-биохимические [18, 39, 40], репродуктивные [21, 44, 49], пространственной организации [46, 54], жизнеспособности [7, 10, 11, 16, 19] и др.

В специфических условиях техногенной среды исследование стратегий популяций видов растений имеет особое значение. Определение типов стратегии растений в экотопах техногенных экосистем, с одной стороны, имеет индикационно-диагностическое значение для оценки устойчивости экосистем, определения предельно допустимых для них норм антропогенных нагрузок,

установления возможности и направлений фиторекультивации и оптимизации техногенных земель, а также решения теоретических вопросов современной популяционной биологии и фитоэкологии в целом, с другой. К сожалению, на сегодняшний день комплексных работ по данной проблеме нет, а разрозненные публикации [38, 41 – 43, 55] требуют обобщения и актуализации.

Цели и задачи исследований

Цель нашей работы – установить особенности стратегий популяций растений в экотопах техногенных экосистем. Основные **задачи**: выявление популяционных и морфометрических критериев для характеристики стратегии жизни видов растений в экотопах техногенных экосистем; изучение стратегий популяций видов растений в различных комбинациях факторов стресса и нарушения.

Объекты и методы исследований

Объектами исследования были стратегии популяций травянистых видов растений в экотопах техногенных экосистем на юго-востоке Украины.

Детальные исследования структуры популяций и морфологической изменчивости видов растений проводили в первичных и вторичных экотопах на отвалах угольных шахт, ртутного комбината, шлаковых и ферромарганцевых отвалах металлургических заводов, золоотвалах теплоэлектростанций (ТЭС), промплощадках Донецкого (ДМЗ), Макеевского (ММК), Краматорского (КМЗ) металлургических и Авдеевского коксохимического (АКХЗ) заводов, обочинах автомобильных дорог, насыпях железных дорог (ж/д), урбанизированных территориях.

При изучении популяционной структуры видов использовали общепринятые в экологии и фитоценологии методы [12 – 14, 47, 48]. Для каждой ценопопуляции выбирали в среднем 15 – 20 учетных площадок размером 1 м². Плотность популяций определяли как количество особей, рассчитанное на единицу площади. Исследование структуры и динамики популяций осуществляли в рамках эколого-демографического подхода с определением возрастной дифференциации особей. Возрастные группы определяли и выделяли по совокупности морфологических признаков. За основу была взята методика, разработанная Т.А. Работновым и дополненная А.А. Урановым [30, 48]. Для морфометрических исследований отбирали по 30 особей модельных видов из каждой популяции, измеряли основные параметры вегетативных и генеративных органов, отражающие жизненное состояние и репродуктивную способность растений. Как контрольные были исследованы эталонные популяции видов в спонтанных растительных сообществах вблизи техногенных экотопов и в относительно экологически чистых районах юго-востока Украины (национальные природные парки (НПП); региональные ландшафтные парки (РЛП); Донецкий ботанический сад (ДБС) и др.).

Семенную продуктивность изучали путем подсчета основных диагностических признаков: количество плодов на растение, количество семян в плоде, длина и ширина плода, масса 1000 семян, энергия прорастания и всхожесть семян. Кроме того, оценивали репродуктивную способность особей в популяциях по отношению коэффициента вариации семенной продуктивности к ее среднему арифметическому, эта величина – коэффициент репродуктивной способности (КРС). Лабораторную всхожесть и энергию прорастания семян проводили по общепринятым методикам [2, 22]. Семена проращивали в чашках Петри на фильтровальной бумаге, смоченной дистиллированной водой, на протяжении 30 дней, в условиях комнатной температуры и освещения. В течение этого периода производили подсчет проросших (всхожих) семян.

Латинские названия видов приведены согласно последних номенклатурных сводок [26, 52].

Результаты исследований и их обсуждение

Жизненная стратегия – способ выживания и поддержания стабильности популяций в сообществах и экосистемах [17]. Стратегия вида не является константной, она изменяется в динамике ценопопуляций, в микроэволюционных процессах и на протяжении онтогенетического развития особи [1].

Факторами, которые детерминируют стратегию, выступают стресс и нарушение. В техногенных экосистемах наблюдаются различные по интенсивности, длительности и внезапности воздействия на растения стрессовые ситуации, которые условно можно разделить на четыре типа: 1) катастрофические изменения растительного покрова, характеризующиеся гибелью либо всего

фитоценоза, либо существенной его части (использование территории под застройку, сооружение дорог, промышленных предприятий, открытая разработка полезных ископаемых, свалка строительного или бытового мусора, аварийные фитотоксичные выбросы на предприятиях и т. д.); 2) кризисные стрессовые ситуации – длительные интенсивные нарушения равновесия между организмом и внешней средой (регулярное скашивание растений на обочинах автодорог, насыпях железных дорог); 3) незначительные, но постоянно действующие нарушения равновесия; 4) оптимальные условия с временными и незначительными отклонениями факторов внешней среды. Считается, что при сильном стрессе и сильных нарушениях ни одна популяция не может существовать. Поэтому допускаются 3 типа комбинаций факторов в техногенных экосистемах: сильный стресс – слабые нарушения, слабый стресс – сильные нарушения, слабый стресс – слабые нарушения. Эти 3 комбинации факторов и обуславливают, соответственно, три типа стратегий: 1) L-стратегия по Р. Уиттекеру, стресс-толерантный (S-тип) тип стратегии по Дж. Грайму, пациентный фитоценотип по Л.Г. Раменскому; 2) R-стратегия, рудеральный (R-тип) тип стратегии, эксплерентный фитоценотип и 3) K-стратегия, конкурентный (K-тип) тип стратегии, виолентный фитоценотип, соответственно.

За основу разделения видов по типам стратегий Р. Уиттекер взял особенности колебания плотности популяций: L-стратеги – для них характерна низкая плотность популяций, которая не дает шансов на выживание, K-стратеги – характеризуются максимальной плотностью, R-стратеги – характерны колебания плотности между K и R уровнями.

Стресс-толерантные виды характеризуются низкой скоростью роста и низкой продуктивностью, они способны длительное время существовать в непригодных для жизни местообитаниях, в которых действует сильный стресс и слабые нарушения. Данная группа Дж. Грайма совпадает с пациентным фитоценотипом Л.Г. Раменского, к которому принадлежат толерантные виды, отличающиеся своей выносливостью к крайним условиям их произрастания. Виды, принадлежащие к рудеральному типу стратегии Дж. Грайма, как и эксплеренты Л.Г. Раменского, благодаря интенсивному росту и значительной продукции диаспор, максимально быстро осваивают сильно нарушенные, но благоприятные для жизни местообитания, то есть существуют в условиях слабого стресса и сильных нарушений. И, наконец, конкурентный тип стратегии, виды которого способны противостоять конкуренции и достигают оптимальной продуктивности в оптимальных для их существования ненарушенных условиях (то есть, слабый стресс и слабые нарушения), согласуется с виолентным ценотипом.

Наиболее целесообразным применительно к популяциям растений в техногенных экосистемах считаем употребление классификации первичных и вторичных типов стратегий Раменского-Грайма, а также выделение флуктуационных, сезонных, демутиационных эксплерентов и отдельного типа жизненной стратегии – «пионеры» по Т.А. Работнову [32].

Следовательно, можно определить такие основные критерии стратегий популяций, как плотность, семенная продуктивность, интенсивность роста особей. Сюда также можно отнести жизненную форму, размер растений, их биомассу, продолжительность жизни, способы и интенсивность размножения, особенности ритмологических и физиологических процессов и т. д. [8, 19, 25, 29, 53, 56]. О.В. Смирновой впервые было предложено выделять такие признаки стратегий на популяционном уровне, как: структура и развитие клонов, запас диаспор в почве, тип самоподдержания, тип возрастной и пространственной структуры, максимальная экологическая плотность [47].

Вместе с тем, не всегда можно совершенно точно отнести вид, а значит и популяцию, к одному определенному типу стратегии. Поэтому были выделены, так называемые, «вторичные» типы стратегии. Например, экотопические (S_1) и фитоценотические (S_K) пациенты. К первой группе относятся виды, способные выдерживать абиотический стресс, которые имеют физиолого-биохимические приспособления для использования низких ресурсов среды (галофиты, петрофиты и др.), ко второй – те, которые испытывают и приспособлены выдерживать ценотический стресс со стороны конкурентов (теневыносливые виды лесов, ацидофиты сфагновых болот и т. д.). Или вторичные стратегии, которые объединяют в себе черты K – R, K – S, S – R, S – K, K – S – R типов. Особенно актуально это именно для экотопов техногенных экосистем, так как в изменчивых условиях антропогенно трансформированной среды, усугубляющихся загрязнением воздуха, почвы, воды разнообразными поллютантами, часто имеют место переходные формы между разными типами стратегий, или проявляются вторичные типы стратегий (рис. 1).

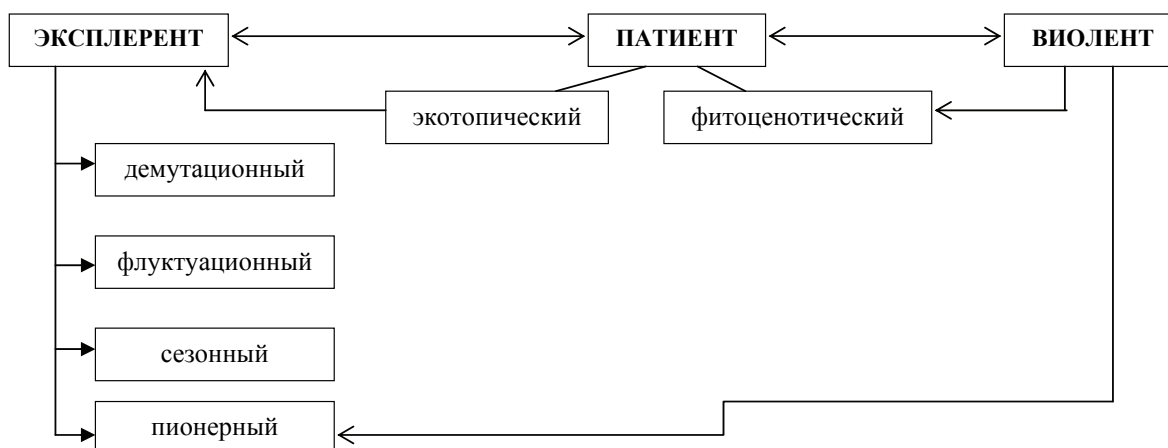


Рис. 1. Общая схема возможных путей переходов стратегий популяций в техногенных экосистемах

Так, фитоценотические пациенты при отсутствии свойственных им конкурентов могут менять свой тип стратегии, проявляя виолентность, а ряд эксплерентов благодаря высокой антропоотолерантности становятся экотопическими пациентами [41].

В техногенных экосистемах виды-эксплеренты первыми занимают местообитания, где растительный покров был уничтожен, либо новообразованные субстраты. Этому способствует попадание их жизнеспособных семян извне (анемохория) и интенсивный рост. Эксплеренты из локального флористического окружения, чаще всего однолетники, достигают доминирования в техногенных неозафотопсах за счет продуцирования большого количества семян, синхронного их прорастания, высокой плотности особей и максимального использования ресурсов среды.

В таблице 1 представлены некоторые показатели качества семян типичного эксплерента, однолетника из сем. Роасеае – *Anisantha tectorum* (L.) Nevski. У растений из всех популяций этого вида, как контрольной, так и техногенных экотопов, наблюдается очень высокая всхожесть семян (96 – 99 %) и энергия прорастания (87 – 98 %). Характерной особенностью данного типа стратегии является увеличение показателей абсолютного веса семян в крайних вариантах техногенных экотопов. Наряду с огромной семенной продуктивностью (до 450 кг семян/га), это обеспечивает растениям *A. tectorum* возможность первыми осваивать техногенные неозафотопы часто токсичные для других видов. Подобный тип стратегии наблюдается и в популяциях других эксплерентов: *Ambrosia artemisiifolia* L., *Cyclachaena xanthiifolia* (Nutt.) Fresen., *Diploaxis tenuifolia* (L.) DC., *Conyza canadensis* (L.) Cronq. и др.

Таблица 1. Некоторые показатели качества семян *Anisantha tectorum* (L.) Nevski, собранных в разных экотопах на юго-востоке Украины

Местонахождение экотопа	Всхожесть, %	Абсолютный вес семян, г	Энергия прорастания, %
РЛП «Меотида»	99,2	2,648	94,4
ж/д насыпь (г. Донецк)	98,8	3,176	98,4
отвал шахты «Ганзовка»	96	2,348	96,0
отвал шахты им. Орджоникидзе	97,2	1,716	97,2
отвал шахты «Заперевальня»	92,4	1,600	92,4
ДМЗ	98,4	2,436	98,4
АКХЗ	97,6	1,852	87,2
ММК	98	2,228	96,8
шлаковый отвал ММК	98,8	2,632	98,8
ферромарганцевый отвал КМЗ	96,4	3,220	96,4
золоотвал Старобешевской ТЭС	98	3,172	97,6

Иную репродуктивную стратегию наблюдаем в популяциях эксплорента *Capsella bursa-pastoris* (L.) Medik. Всхожесть семян не такая высокая, как в предыдущем случае, однако, это компенсируется формированием в почве значительного банка семян, способных длительное время оставаться жизнеспособными даже во влажных условиях (табл. 2). Это помогает растениям вида возобновляться на том же месте при периодических нарушениях субстрата (отсыпка шлака, угля, сваливание мусора и т. д.). Следовательно, *C. bursa-pastoris* относится к группе флуктуационных эксплорентов.

Таблица 2. Некоторые показатели качества семян *Capsella bursa-pastoris* (L.) Medik., собранных в разных экотопах на юго-востоке Украины

Местонахождение экотопа	Всхожесть, %	Количество жизнеспособных семян в конце опыта, %	Количество нежизнеспособных семян в конце опыта, %	Абсолютный вес семян, г	Энергия прорастания, %
НПП «Святые горы»	53,80	35,60	10,20	0,127	41,80
ДБС	25,20	70,60	3,60	0,108	13,00
свалка строительных отходов (г. Макеевка)	14,80	84,00	1,20	0,130	11,40
ж/д насыпь (г. Донецк)	15,00	66,60	2,80	0,125	7,20
отвал шахты «Ганзовка»	35,80	60,80	2,80	0,109	26,20
отвал шахты «6-14»	31,20	47,80	4,20	0,115	18,00
АКХЗ	75,50	3,20	20,50	0,084	63,50
ММК	32,40	65,60	1,60	0,123	28,40
ДМЗ	77,80	19,40	2,20	0,086	70,20
золоотвал Старобешевской ТЭС	8,00	90,00	0,80	0,105	3,40

Особый интерес в техногенных экосистемах представляет группа сезонных эксплорентов, осваивающих свободные территории, где отсутствие всякой конкуренции способствует их массовому развитию. Они успевают пройти весь жизненный цикл до прорастания более поздних растений, не испытывая, таким образом, конкуренции с их стороны, а также до наступления засушливого периода, который в техногенных экотопах усугубляется постоянным и сильным антропогенным загрязнением всего комплекса экологических факторов (почва, воздух, вода). Типичными представителями сезонных эксплорентов являются *Erophila verna* (L.) Besser, *Ceratocephala testiculata* (Crantz) Besser, *Viola arvensis* Murray, *Stellaria media* (L.) Vill., *Holosteum umbellatum* L., *Senecio vernalis* Waldst. et Kit., *Pterotheca sancta* (L.) K. Koch, *Reseda lutea* L. и др.

Оголенные каменистые, петрофитные и псаммофитные субстраты антропогенного происхождения зарастают, как правило, не эксплорентами, а видами другой стратегии – пациентами. Заращение таких субстратов проходит очень медленно. Например, пионерами зарастания карьерно-отвальных комплексов на юго-востоке Украины, которые представляют собой элемент своеобразного антропогенного макрорельефа и представлены огромными карьерами, пирамидами и хребтами отвалов протяженностью несколько километров, выступают рудеральные и полевые сорняки, позже появляются степные и петрофильные виды: *Linum tenuifolium* L., *Alyssum tortuosum* Waldst. et Kit., *Convolvulus lineatus* L., *Thymelaea passerina* (L.) Coss. et Germ. и др.

Некоторые первичные эдафотопы непригодны или малопригодны для развития растений, поэтому на них поселяется небольшое количество устойчивых к техногенным загрязнениям пионерных видов синантропных растений. Так, на шлаковых отвалах металлургических заводов флора и растительность обычно не стабилизированы, наблюдаются лишь инициальные фазы развития открытых ценозов. Более-менее устойчивые заросли образуют галофильные виды рода *Gypsophila* (*Gypsophila paulii* Klokov, *G. perfoliata* L., *G. scorzonifolia* Ser.), которые в природных местопроизрастаниях являются типичными экотопическими облигатными пациентами (рис. 2).

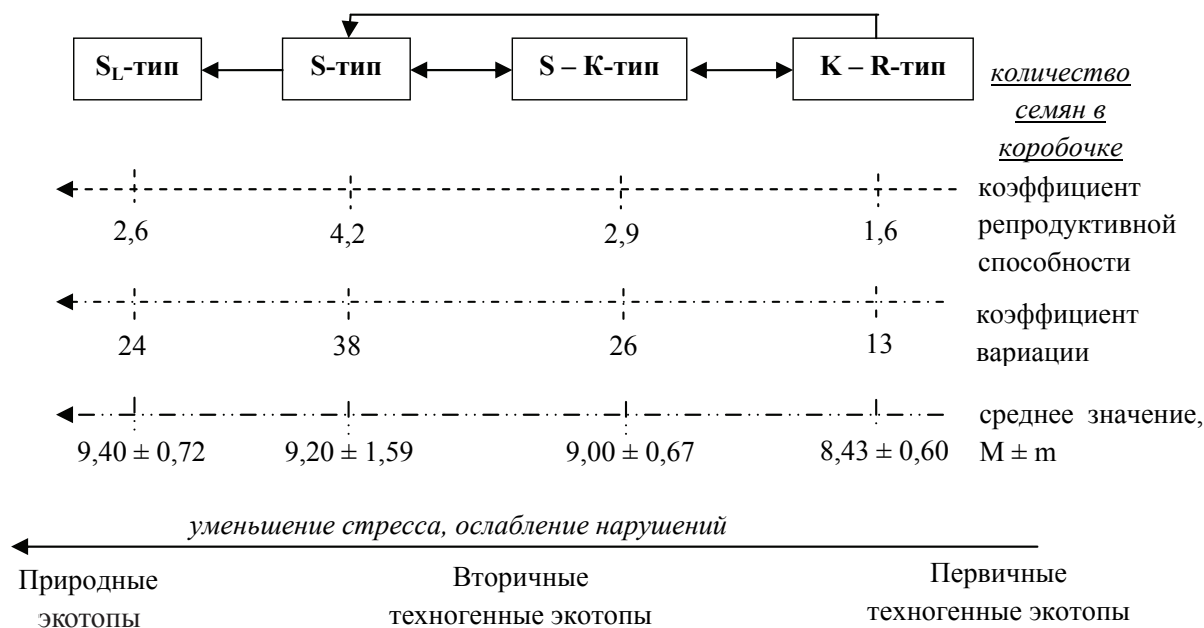


Рис. 2. Некоторые показатели семенной продуктивности *Gypsophila paulii* Клоков в зависимости от типа стратегии популяций

Структурная организация этих видов галоцероморфная, а приспособление их к условиям засоления происходит через соленакопление. Для галофильных видов рода *Gypsophila* высокое содержание солей в субстрате, недостаточная обеспеченность субстрата питательными веществами являются нормой, более того, они отрицательно реагируют на улучшение/устранение данных факторов. В техногенных экотопах с фитотоксичными для произрастания других растений факторами среды (повышенная инсоляция, бесструктурность, бедность субстрата, дефицит влаги и т. д.) данные виды благодаря высоким ценозообразующим способностям довольно быстро формируют устойчивые жизнеспособные популяции, проявляя, таким образом, К – R стратегию. Особи в популяциях подобного типа стратегии, как правило, характеризуются более низкими средними значениями признаков семенной продуктивности (количество семян в коробочке, количество коробочек на растение, абсолютный вес семян), их коэффициентами вариации и КРС, по сравнению с природными местопроизрастаниями. В то же время, увеличение данных параметров во вторичных экотопах техногенных территорий (ж/д насыпи, промплощадки) свидетельствует о приобретении популяциями вторичного S – K-типа стратегии.

Подобным образом ведет себя петрофитный вид *Silene supina* M. Vieb. (Caryophyllaceae), который в природе произрастает на каменистых обнажениях, скалах и известняковых склонах, т. е. проявляет себя как экотопический пациент. В техногенных экосистемах формирует устойчивые популяции на открытых, нарушенных участках с ослабленной конкуренцией за счет большой семенной продуктивности (более 2 тыс. семян на 1 растение), наличия подроста и особой генеративных возрастных состояний, а также средней плотности (3,3 ос./м²) и большой встречаемости (до 100 %). Такую стратегию типа К – R наблюдали у популяции на отвале угольной шахты «6-14» (г. Макеевка) [27]. При этом на индивидуальном уровне среднее количество семян в коробочке уменьшалось, однако увеличивалось количество коробочек на растение. Значения КРС данных признаков снижались, а энергия прорастания, всхожесть семян и их абсолютный вес, наоборот, значительно возрастали, по сравнению с популяциями других техногенных экотопов. Причем небольшое количество особей на единицу площади объясняется значительным развитием надземной части особей *S. supina* (одна особь может устилать до 0,5 м поверхности отвала) и, вследствие этого, большим ветвлением и распространением на участке. На отвале шахты им. Ленина (г. Макеевка) популяция *S. supina* проявляет стресс-толерантную стратегию, значения КРС и плотность возрастают, встречаемость снижается в связи с пятнистым расположением растений и конкуренцией со стороны других видов.

Типичный виолент в природных местопроизрастаниях прибрежно-водный вид *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud. в техногенных экосистемах (золоотвалы теплоэлектростанций, промплощадки заводов и др.) проявляет пионерный тип стратегии. Причем размножение происходит в основном вегетативно, путем формирования корневых отпрысков.

В однотипных условиях среды разные виды растений часто проявляют одинаковый тип стратегии. На промплощадке ДМЗ, где антропогенное воздействие является опосредованным и проявляется в загрязнении воздуха, почвы и воды токсичными поллютантами металлургического производства, популяции формируются в условиях сильного стресса и слабых нарушений. По типу стратегии формирующиеся популяции разных видов (*Echium vulgare* L., *Phalacrogloma annuum* (L.) Dumort., *Plantago major* L.) являются стресс-толерантными.

Плотность растений в популяциях – еще один важный диагностический признак стратегии популяций в техногенных экосистемах. Как правило, плотность возрастает с приобретением стресс-толерантности, что показано на примере дерновинного степного злака *Festuca valesiaca* Gaudin (табл. 3). В заповеднике «Хомутовская степь» в ассоциации *Festuca valesiaca* + *Festuca rupicola* модельный вид является кодоминантным, его популяция проявляет виолентный тип стратегии. При увеличении стрессовых условий среды (отвал и участок вблизи отвала), а также конкурентности со стороны других видов (причиной в естественных условиях может быть прекращение выпаса и сенокосения) количество особей на единицу площади повышается. Анализ результатов изучения возрастной структуры популяций *F. valesiaca* в разных ассоциациях показал, что в ассоциации *Festuca valesiaca* + *Festuca rupicola* наблюдается преобладание особей средневозрастной генеративной группы. В полном объеме присутствовали особи старых генеративных групп и сенильных особей, что свидетельствует об окончании процесса онтогенеза. Для возрастных структур популяций в местах природной растительности вблизи отвала и в заповеднике на участках с умеренным выпасом наблюдается более полное и равномерное участие особей всех возрастных групп (за исключением проростков). По виталитетной структуре данные популяции являются процветающими.

Таблица 3. Плотность особей в популяциях *Festuca valesiaca* Gaudin в разных местопроизрастаниях

Местонахождение, местопроизрастание	Плотность, ос./м ² (M±m)
г. Макеевка, отвал шахты им. Ленина, ассоциация <i>Festuca valesiaca</i> + <i>Silene supina</i>	9,00 ± 0,49
г. Макеевка, участок природной растительности, ассоциация <i>Festuca valesiaca</i> + <i>Elytrigia repens</i>	11,21 ± 0,72
Донецкая область, Новоазовский район, заповедник «Хомутовская степь», выпас, ассоциация <i>Festuca valesiaca</i> + <i>Festuca rupicola</i>	6,76 ± 0,34
Донецкая область, Новоазовский район, заповедник «Хомутовская степь», ассоциация <i>Elytrigia trichophora</i> + <i>Elytrigia repens</i>	1,04 ± 0,27
Донецкая область, Новоазовский район, заповедник «Хомутовская степь», ассоциация <i>Elytrigia repens</i> + <i>Poa angustifolia</i>	0,40 ± 0,13
Донецкая область, Ясиноватский район, урочище «Песковатый лес», ассоциация <i>Stipa capillata</i> + <i>Festuca valesiaca</i>	8,20 ± 1,50
Донецкая область, Ясиноватский район, урочище «Песковатый лес», ассоциация <i>Festuca valesiaca</i> + <i>Koeleria sabuletorum</i>	15,60 ± 1,70
ДБС, искусственно созданные фитоценозы, ассоциация <i>Festuca valesiaca</i> + <i>Elytrigia repens</i>	12,70 ± 0,80
ДБС, искусственно созданные фитоценозы, ассоциация <i>Festuca valesiaca</i> + <i>Bromopsis riparia</i>	15,50 ± 0,80
Донецкая область, Ясиноватский район, памятник природы «Балка Сухая», ассоциация <i>Festuca valesiaca</i> + <i>Stipa capillata</i> + <i>Caragana frutex</i>	12,50 ± 1,30

Нами установлены критерии первичных стратегий популяций разных видов растений в техногенных экосистемах (табл. 4).

Таблица 4. Критерии стратегий популяций растений в техногенных экосистемах

Критерии стратегий популяций	Стратегия популяции		
	рудеральная	стресс-толерантная	конкурентная
I. Возрастная структура	преобладание молодой части спектра	преобладание молодой либо старой части спектра	полноценные средневозрастные популяции
II. Виталитетная структура	инвазионные популяции	инвазионные / регрессивные популяции	нормальные популяции
III. Плотность особей	высокая	средняя	низкая
IV. Репродуктивная способность:	низкий	высокий	средний
▪ коэффициент репродуктивной способности			
▪ семенная продуктивность			
▪ вариабельность семенной продуктивности	низкая	высокая	средняя
V. Фитомасса особей	небольшая	средняя	большая

Стресс-толерантные популяции, чаще всего, являются по возрастной структуре молодыми, реже – старыми, соответственно, с лево- либо правосторонними возрастными спектрами; по виталитетной структуре – инвазионными; плотность, как правило, возрастает, но могут наблюдаться колебания численности особей на единицу площади, что обусловлено как биологическими особенностями видов, так и характеристиками рельефа и микроусловий техногенных экотопов. На индивидуальном уровне у особей в таких популяциях увеличиваются вариабельность и репродуктивная способность основных признаков семенной продуктивности; наблюдаются компенсаторные механизмы развития вегетативных и генеративных органов (увеличение количества листьев – уменьшение их размеров, увеличение количества плодов на растение – уменьшение количества семян в плоде и др.).

В популяциях виолентов плотность небольшая, что компенсируется развитием большой фитомассы. Популяции процветающие, полноценные с максимумом на группе средневозрастных генеративных особей.

У рудерантов или эксплерентов популяции инвазионные, с большой плотностью, часто коротким жизненным циклом особей (малолетники). Семенная продуктивность высокая, большой почвенный запас семян, на морфологическом уровне для наиболее полного использования факторов среды наблюдаются изменения жизненного цикла (например, переход от однолетнего к двулетнему циклу, ранневесенние и осенние вспышки цветения, вынужденный период покоя семян при сохранении их жизнеспособности), увеличивающие их конкурентоспособность в специфических условиях техногенной среды. Приведенные критерии стратегий популяций растений в техногенных экосистемах могут перекрываться, поэтому необходим комплексный подход к их исследованию в каждом конкретном случае.

Следует отметить, что группы растений по типам стратегии не только играют разную роль в фитоценозах, но и различаются динамикой популяций при воздействии факторов техногенной среды. Характер изменения фитоценотической роли популяции в ценозе определяется как ее активность [9]. Активность виолентов и пациентов из процветающей может переходить в угасающую с разной скоростью у разных видов растений. Иначе ведут себя эксплеренты, активность которых становится экспансивной, а при усилении антропогенной нагрузки изменяется на угасающую и популяция исчезает из ценоза. Подобная стратегия характерна для многих ин-

вазивных видов растений (*Cyclachaena xanthiifolia*, *Grindelia squarrosa* (Pursh) Dunal, *Xanthium albinum* (Widder) H. Scholz, *Berteroa incana* (L.) DC., *Achillea nobilis* L., *Potentilla argentea* L. и др.). Примером прогрессивных видов, т. е. тех, у которых с усилением антропогенной нагрузки активность увеличивается, являются виды рода *Gypsophila*. Такие виды, как *Plantago major* L., *P. lanceolata* L., *Cichorium intybus* L., *Elytrigia repens* (L.) Nevski, в условиях техногенных экотопов по характеру активности можно считать стабильными, толерантными (при усилении антропогенной нагрузки активность не изменяется), а виды *Melilotus officinalis* (L.) Pall., *Polygonum aviculare* L. s. str., *Echium vulgare* L. – смешанными (активность вначале возрастает, а затем уменьшается). Таким образом, изменение активности видов может служить показателем их адаптивного потенциала, т. е. показателем устойчивости растений к антропогенным нагрузкам.

Заклучение

В техногенных экосистемах, где условия произрастания неустойчивы и неблагоприятны, растения проявляют пластичность на всех уровнях их организации, которая, в конечном счете, отражает стратегию жизни вида. Популяционный уровень изучения стратегий вида является не только наиболее удобным для исследователя, но и представляется наиболее целесообразным с точки зрения рассмотрения популяций, как основных видовых единиц.

Разные виды растений, популяции которых в природных местообитаниях проявляют различный тип стратегии, в экотопах техногенных экосистем часто ведут себя одинаково. В большинстве случаев имеют место переходные формы между разными типами стратегий с признаками стресс-толерантности, основным критерием которой является средняя фитомасса особей в популяциях наряду с высокой их репродуктивной способностью. Элементом общей стратегии выживания растений в техногенных экотопах является специфическая стратегия размножения – анемо-, зоо- и антропохория, вегетативное возобновление, неотения, сокращение, пропуск и/или сдвиг некоторых возрастных этапов.

Установление особенностей стратегий популяций растений позволяет познавать общие закономерности формирования растительного покрова, как важнейшего компонента техногенной экосистемы, и прогнозировать дальнейшее его развитие либо исчезновение в специфических условиях антропогенно трансформированной среды. Тип стратегии популяции того или иного вида выступает показателем / индикатором степени его стабильности в техногенной экосистеме и в итоге отражает устойчивость самой системы к воздействию антропогенного фактора.

1. Болюх В.О. Концепція життєвої стратегії в ботанічних дослідженнях / В.О. Болюх // Укр. ботан. журн. – 1996. – Т. 53, № 3. – С. 252 – 259.
2. Вайнагий И.В. О методике изучения семенной продуктивности растений / И.В. Вайнагий // Ботан. журн. – 1974. – Т. 59, № 6. – С. 826 – 831.
3. Василевич В.И. Типы стратегий растений и фитоценоотипы / В.И. Василевич // Журн. общ. биол. – 1987. – Т. 48, № 3. – С. 368 – 375.
4. Глухов А.З. Растения в антропогенно трансформированной среде / А.З. Глухов, А.И. Хархота / Промышленная ботаника. – 2001. – Вып. 1. – С. 5 – 10.
5. Глухов А.З. Современная концепция развития промышленной ботаники / А.З. Глухов, А.И. Хархота / Промышленная ботаника. – 2006. – Вып. 6. – С. 3 – 14.
6. Глухов О.З. Индикаційно-діагностична роль синантропних рослин в техногенному середовищі / О.З. Глухов, С.І. Прохорова, Г. І. Хархота. – Донецьк: Вебер (Донецька філія), 2008. – 232 с.
7. Глухов О.З. Життєздатність популяцій *Silene supina* M. Vieb. в умовах відвалів вугільних шахт Донбасу / О.З. Глухов, І. В. Агурова, С.І. Прохорова, Г.І. Хархота // Проблеми екології і охорони природи техногенного регіону. – 2011. – С. 26 – 33.
8. Голубцова О.С. Структура биомассы и типы экологической стратегии травянистых растений на разных стадиях пирогенной сукцессии / О.С. Голубцова // Наука и образование: Матер. 7 Междун. науч. конф. (г. Белово, 14 – 15 марта 2008 г.). – Ярославль, 2008. – С. 543 – 545.
9. Дідух Я.П. Методологічні підходи до вивчення динаміки рослинного покриву під впливом рекреації на основі аналізу ценопопуляцій / Я.П. Дідух // Укр. ботан. журн. – 1984. – Т. 41, № 6. – С. 90 – 93.
10. Жизнеспособность популяций. Природоохранные аспекты. Под ред. М. Сулея. – М.: Мир, 1989. – 224 с.
11. Жилиев Г.Г. Жизнеспособность популяций растений / Геннадий Георгиевич Жилиев. – Львов, 2005. – 304 с.
12. Злобин Ю.А. О неравноценности особей в ценопопуляциях растений / Ю.А. Злобин // Ботан. журн. – 1980. – Т. 65, № 3. – С. 311
13. Злобин Ю.А. Популяция как система надорганизменного уровня / Ю.А. Злобин // Ценопопуляции растений. – М.: Наука, 1988. – С. 5 – 13.

14. Злобин Ю.А. Принципы и методы изучения ценогических популяций растений. Учебно-методическое пособие / Юлиан Андреевич Злобин. – Казань: Изд-во Казан. ун-та, 1989. – 145 с.
15. Злобин Ю.А. Популяционная экология растений: современное состояние, точки роста / Юлиан Андреевич Злобин. – Сумы: Университетская книга, 2009. – 263 с.
16. Ишибирдин А.Р. Адаптивный морфогенез и эколого-ценогические стратегии выживания травянистых растений / А.Р. Ишибирдин, М.М. Ишмуратова // Методы популяционной биологии: матер. VII Всерос. попул. семинара. – Сыктывкар, 2004. – С. 113 – 120.
17. Кондратюк Є.М. Словник-довідник з екології / Є.М. Кондратюк, Г.І. Хархота. – К.: Урожай, 1987. – 160 с.
18. Косаківська І.В. Особливості реакції рослин різних типів екологічних стратегій на гіпертермію / І.В. Косаківська, Ю.Є. Колупаєв, Ю.В. Карпець, А.Ю. Устінова // Междун. науч. конф. «Каразинские естественнонаучные студии». Юбилейная конф., посвящ. 100-летию профессоров А.М. Матвиенко, Ю.Н. Прокудина (г. Харьков, 1 – 4 февр. 2011 г.). – Харьков, 2011. – С. 249 – 251.
19. Куркин К.А. Ценопопуляции как системы особей и как элементы фитоценозов (системно-иерархический подход) / К.А. Куркин, А.Р. Матвеев // Бюл. Моск. о-ва испыт. природы. Отд. биол. – 1981. – Т. 86, № 4. – С. 57 – 64.
20. Куркин К.А. Системологическая модель жизнеспособности / К.А. Куркин // Журн. общ. биол. – 1996. – Т. 57, № 5. – С. 558 – 566.
21. Марков М.В. Репродуктивное усилие у растений / М.В. Марков, Е.Н. Плещинская // Журн. общ. биол. – 1987. – Т. 48, № 1. – С. 77 – 83.
22. Методические указания по семеноведению интродуцентов. – М.: Наука, 1980. – 64 с.
23. Миркин Б.М. Рец. J. P. Grime. Plant strategies and vegetation processes. – New York, 1979 // Журн. общ. биол. – 1981. – Т. 42, № 4. – С. 628 – 631.
24. Миркин Б.М. О типах эколого-ценогических стратегий у растений / Б.М. Миркин // Журн. общ. биол. – 1983. – Т. 64, № 5. – С. 603 – 613.
25. Миркин Б.М. Теоретические основы современной фитоценологии / Борис Михайлович Миркин. – М.: Наука, 1985. – 136 с.
26. Остапко В.М. Сосудистые растения юго-востока Украины / В.М. Остапко, А.В. Бойко, С.Л. Мосьякин. – Донецк: Изд-во «Ноулідж», 2010. – 247 с.
27. Пат. № 50523 Україна, МПК (2009) А 01 G7/00, А 01 В79/02. Спосіб діагностування придатності едафотопів за життєздатністю популяцій рослин (на прикладі *Silene supina* M. Vieb.) / Глухов О.З., Агурова І.В., Прохорова С.І., Хархота Г.І.; заявник і патентовласник Донецький ботанічний сад НАН України. – u200913646, заявл. 28.12.2009; опубл. 10.06.2010. – Бюл. № 11. – 22 с.
28. Пианка Э. Эволюционная экология / Э. Пианка. – М.: Мир, 1981. – 400 с.
29. Работнов Т.А. Изучение ценогических популяций в целях выяснения «стратегии жизни» видов растений / Т.А. Работнов // Бюл. Моск. о-ва испыт. природы. Отд. биол. – 1975. – Т. 80 (2). – С. 5 – 17.
30. Работнов Т.А. Фитоценология / Тихон Александрович Работнов. – М.: Изд-во Моск. гос. ун-та, 1978. – 383 с.
31. Работнов Т. А. Жизнеспособные семена в составе ценогических популяций как показатель стратегии жизни видов растений / Т.А. Работнов // Бюл. Моск. о-ва испыт. природы. Отд. биол. – 1981. – Т. 86, вып. 3. – С. 68 – 78.
32. Работнов Т.А. О типах стратегии растений / Т.А. Работнов // Экология. – 1985. – № 3. – С. 3 – 12.
33. Раменский Л.Г. О принципиальных установках, основных понятиях и терминах производственной типологии земель / Л.Г. Раменский // Сов. ботан. – 1935. – № 4. – С. 25 – 42.
34. Раменский Л.Г. Введение в комплексное почвенно-геоботаническое изучение земель / Л.Г. Раменский. – М.: Сельхозгиз, 1938. – 620 с.
35. Романовский Р.Э. Современное состояние концепции стратегии жизненного цикла / Р.Э. Романовский // Биол. науки. – 1989. – Т. 11, № 31. – С. 18 – 31.
36. Сорокіна Л.Ю. Концептуальні засади дослідження ландшафтів, що перебувають під впливом техногенних об'єктів / Л.Ю. Сорокіна // Укр. геогр. журн. – 2009. – № 1. – С. 3 – 8.
37. Стратегія популяцій рослин у природних і антропогеннозмінених екосистемах Карпат / За ред. М. Голубця, Й. Царика. – Львів: Євросвіт, 2001. – 160 с.
38. Тарабрин В.П. О стратегии растений в экотопах отвалов ртутного комбината / В.П. Тарабрин, В.С. Котов, А.И. Хархота, И.И. Коршиков // Актуальные вопросы ботаники в СССР: тез. докл. VIII делегат. съезда Всесоюз. ботан. о-ва. – Алма-Ата: Наука, 1988. – С. 257.
39. Усманов И.Ю. Адаптивные стратегии растений на солончаках южного Урала. Реакция на абиотический стресс / И.Ю. Усманов, А.В. Мартынова, С.И. Янтурин // Экология. – 1989. – № 4. – С. 20 – 27.
40. Усманов И.Ю. Физиологические реакции растений с разными типами эколого-ценогических стратегий на изменения условий выращивания / И.Ю. Усманов, А.В. Мартынова // Известия АН СССР. Серия Биол. – 1990. – № 3. – С. 427 – 433.
41. Хархота Г.І. Типи стратегії рослин техногенних екотопів / Г.І. Хархота // IX з'їзд Укр. ботан. т-ва: тез. доп. – К.: Наук. думка, 1992. – С. 87 – 88.

42. Хархота А.И. Об особенностях виталитета популяций растений в техногенных экотопах / А.И. Хархота // Интродукция и акклиматизация растений. – 1993. – Вып. 20. – С. 47 – 51.
43. Хархота А.И. Адаптация популяций растений в техногенных экотопах / А.И. Хархота // Интродукция и акклиматизация растений. – 1996. – Вып. 26. – С. 34 – 37.
44. Ходачек Е.А. Особенности репродукции цветковых растений Арктики и их репродуктивные стратегии / Е.А. Ходачек // Матер. Всеросс. конф. «Фундаментальные и прикладные проблемы ботаники в начале XXI века» (г. Петрозаводск, 22 – 27 сент. 2008 г.). Ч.1. Структурная ботаника. Эмбриология и репродуктивная биология. – Петрозаводск, 2008. – С. 300 – 302.
45. Царик Й.В. Деякі уявлення про стратегію популяцій рослин / Й.В. Царик // Укр. ботан. журн. – 1994. – Т. 51, № 3. – С. 5 – 10.
46. Царик И.В. Некоторые аспекты пространственной организации сообществ и популяций растений / И.В. Царик, К.А. Малиновский, Г.Г. Жилиев // Экология и ноосферология. – 1995. – Т. 1, № 2. – С. 91 – 98.
47. Ценопопуляции растений (основные понятия и структура) / Отв. ред. А.А. Уранов. – М.: Наука, 1976. – 217 с.
48. Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии) / [Л.Б. Заугольнова, А.А. Жукова, А.С. Комарова, О.В. Смирнова]. – М.: Наука, 1988. – 184 с.
49. Чорнобай А.Ю. Диференціальні показники стратегії популяцій видів роду *Aconitum* L. (Ranunculaceae Juss.) в заповідних умовах Чорногори (Карпати) / А.Ю. Чорнобай // Укр. ботан. журн. – 1996. – Т. 53, № 1–2. – С. 134 – 135.
50. Grime J. P. Plant strategies and vegetation processes. – N. Y., 1979. – 222 p.
51. Maestre F. T. Refining the stress-gradient hypothesis for competition and facilitation in plant communities / F.T. Maestre, R.M. Callaway, F. Valladares, C.J. Lortie // J. Ecol. – 2009. – Vol. 97, № 2. – Pp. 199 – 205.
52. Mosyakin S.L. Vascular plants of Ukraine. A nomenclature checklist / S.L. Mosyakin, M.M. Fedoronchuk / editor S.L. Mosyakin. – Kiev, 1999. – 346 p.
53. Pianka E.R. On R- and K-selection / E.R. Pianka // Amer. Naturalist. – 1970. – Vol. 104. – P. 592 – 597.
54. Pueyo Y. Dispersal strategies and spatial organization of vegetation in arid ecosystems / Y. Pueyo, S. Kefi, C.L. Alados, M. Rietkerk // Oikos. – 2008. – Vol. 117, № 10. – P. 1522 – 1532.
55. Tokhtar V. K. Strategy of alien species at their distribution in industrial territories of the South-East of Ukraine / V.K. Tokhtar, A.I. Kharkhota // Proceed V Int. Conf. «Antropisation and Environment of Rural Settlements. Flora and Vegetation». – Kyiv: M.G. Kholodny Institute of Botany, NAS of Ukraine, 2005. – P. 231 – 234.
56. Whittaker R.N. Unifying concepts in ecology / R.N. Whittaker. – Haque, Wageningen, 1975. – P. 169 – 181.

Донецкий ботанический сад НАН Украины

Получено 17.08.2011

УДК 581.526.552 (477.60)

СТРАТЕГИИ ПОПУЛЯЦИЙ РАСТЕНИЙ В ТЕХНОГЕННЫХ ЭКОСИСТЕМАХ

А.З. Глухов, А.И. Хархота, С.И. Прохорова, И.В. Агурова

Донецкий ботанический сад НАН Украины

Установлены особенности стратегий популяций растений в экотопах техногенных экосистем, определены основные популяционные и морфометрические критерии первичных типов стратегий, дана общая схема возможных путей переходов стратегий популяций в техногенных экосистемах. В экотопах техногенных экосистем популяции разных видов растений в большинстве случаев характеризуются вторичными типами стратегий с признаками стресс-толерантности, основными критериями которой является средняя фитомасса особей в популяциях наряду с высокой их репродуктивной способностью, высокие средние значения и коэффициенты вариации признаков семенной продуктивности. Показано, что определение типов стратегии популяций растений имеет индикационно-диагностическое значение для оценки устойчивости техногенных экосистем.

UDC 581.526.552 (477.60)

PLANT POPULATION STRATEGIES IN TECHNOGENIC ECOSYSTEMS

A.Z. Glukhov, A.I. Kharkhota, S.I. Prokhorova, I.V. Agurova

Donetsk Botanical Garden, National Academy of Sciences of Ukraine

The peculiarities of plant population strategies in the ecotopes of technogenic ecosystems have been identified, the main population and morphometric criteria for the primary types of strategies have been defined, the general scheme of possible transition ways of population strategies in technogenic ecosystems have been given. In the ecotopes of technogenic ecosystems the populations of different plant species are mostly characterized by the secondary types of strategies with the signs of stress-tolerance, the main criteria of which are the average phytomass of individuals in populations, as well as their high reproductive capacity, high average values and coefficients of variation of seed productivity signs. It has been shown that defining the types of plant population strategies has indicator-diagnostic importance for estimating stability of technogenic ecosystems.