**Программа: «Экология растений с основами геоботаники и популяционной экологии на примере растительности Прихоперья»**

Тема: Растения и растительные сообщества лугов

Рекомендуемый электронный ресурс: <https://www.youtube.com/watch?v=3rSRL2vFWrI>

Лугами называют группы растительных сообществ, образованных травянистыми растениями, развивающимися при средних условиях увлажнения. К лугам относят растительные сообщества, основу которых составляют многолетние травянистые растения-мезофиты, требующие для своего развития умеренно влажные и умеренно богатые сравнительно теплые почвы с достаточной аэрацией. При увеличении влажности, а также при снижении почвенной температуры и содержания в почве кислорода луговые сообщества становятся болотами, где преобладают растения-гигрофиты. При увеличении сухости почвы и повышении температуры формируется степная растительность с преобладанием ксерофильных видов. Резких границ между лугами и другими типами растительного покрова обычно не существует. Так, между лугами и настоящими степями лежат так называемые луговые, или разнотравные, степи, в травостое которых преобладают не ксерофильные, а ксеромезофильные и мезофильные виды. К лугам относят также и ценозы с наличием галофитов при преобладании галомезофитов - солончаковые луга, - развивающиеся в условиях сухости климата при плохом дренаже, повышенном содержании в почвах легкорастворимых солей и формирующиеся на морских побережьях и террасах; рядом переходов они могут быть связаны с солонцами и солончаками.

Растительные сообщества, образующие луга, очень разнообразны. Их разнообразие вызывается степенью увлажненности почвы. Так, например, луга на сильно увлажненных почвах характеризуются растительным сообществом, образованным лисохвостом и мятликом болотным. Для лугов с умеренно увлажненными почвами наиболее типичны разнотравно-бобовые или злаково-разнотравные растительные сообщества.

На лугах преобладают многолетние злаки с мощной корневой системой: овсяница, мятлик, ежа, лисохвост, тимофеевка и другие. Много трав из семейства бобовых. Растут также растения из других семейств, составляя разнотравье луга. Это колокольчики, лютики, ромашки, луговые васильки, поповник, герань, подмаренник и другие. Растения разнотравных растительных сообществ луга в большинстве случаев образуют хорошо выраженную дернину. Дернина состоит из плотно сомкнувшихся и переплетенных корней и корневищ злаков и осок. Луговым ценозам свойствен именно дерновый тип почвообразования, ведущий к формированию под ними почвенного профиля с хорошо выраженным гумусовым горизонтом, пронизанным корнями, так называемой дерниной, при полном отсутствии подстилки. Дерновый процесс может протекать как на недавно возникших субстратах, лишенных растительного покрова (при первичных сукцессиях), так и накладываться на почвы, уже сформированные под другими типами растительного покрова (преимущественно под лесами и болотами).

Луга, как и другие единицы растительности, представляют собой биогеоценозы, т. е. биокосные системы, состоящие из двух компонентов, - сообщества организмов (биоценоза) и свойственной ему косной среды (экотопа). Луговой биоценоз - это комплекс групп живых организмов - высших и низших растений, грибов и различных представителей животного мира. В состав экотопа входит надземная среда (аэротоп) и косная часть почвы - эдафотоп, или почвенно-грунтовые условия. Основная особенность, отличающая биоценозы травянистых многолетних растений - луга или степи - от лесных, где определяющую ценотическую роль играют деревья и кустарники, это общая маломощность растительного яруса с ежегодным разрушением его по окончании вегетации растений. Поэтому факторы внешней среды - космические, атмосферные, гидрологические и эдафические - в большой степени определяют существование самих ценозов, обладающих относительно небольшой средообразующей способностью. Наиболее резкие влияния внешних условий, связанные с ценотической слабостью лугов, заключаются в сильном физическом воздействии на них выпадающих осадков, когда надземные части луговых ценозов могут оказаться полностью разрушенными при сильных ливневых дождях и граде. Весной и в начале лета луговые растения испытывают резкие перепады температур - от замерзания ночью до перегрева на солнце днем. При этом большинство луговых растений на разных этапах своего развития вынуждены функционировать в условиях полной солнечной радиации. Луговые ценозы, в отличие от лесных, в целом характеризуются слабым влиянием на компоненты природных экосистем. Однако на лугах в результате деятельности входящих в них организмов все же в какой-то степени создается специфический микроклимат. Так, внутри луговых травостоев по высотным горизонтам меняются световой и тепловой режимы, влажность воздуха и содержание в нем углекислого газа. Под воздействием лугового биоценоза формируется специфическое образование - дернина - важнейший поверхностный биогоризонт луговой почвы. В ней сосредоточены основная масса подземных органов растений, представителей почвенных организмов и запасы минерального питания растений. В дернине интенсивно идут процессы фиксации и превращения азота, обмен с атмосферой углекислым газом и кислородом.

Травостой и дернина - два основных биогеоценотических горизонта, определяющих структуру лугов. Травостой, образованный надземными органами луговых растений, характеризуется ярко выраженной сезонной динамичностью. Срок жизни прямостоячих надземных побегов равен вегетационному периоду, длительность которого существенно различается в разных районах: от двух месяцев в тундрах и высокогорьях до девяти месяцев в лесостепной и степной зонах. Ежегодно у луговых растений возникают новые побеги, достигающие к определенному времени (разному у разных видов) максимальной мощности, после чего отмирают. С ранней весны к середине лета и осени в луговых ценозах происходит увеличение высоты и сомкнутости травостоя, а затем снижение. Этот постепенный процесс обычно резко нарушается и обрывается в результате сенокошения или выпаса. Виды, входящие в луговые сообщества, находятся в определенных взаимоотношениях друг с другом. Любое растение в процессе своей жизнедеятельности изменяет среду и посредством этого оказывает влияние на особи, растущие рядом с ним. Кроме того, на лугу, как и в любом биоценозе, существует конкуренция между отдельными видами и экземплярами одного вида за необходимые ресурсы: свет, воду и минеральные элементы. Компоненты в ценозе подбираются таким образом, чтобы эффективно использовать различные горизонты в разные периоды вегетации. В результате длительного отбора и приспособления растений к совместному произрастанию в строго определенных условиях вырабатывались особое строение - структура - ценозов и специфика ритмов сезонного развития слагающих их видов растений. Структура луговых ценозов определяется закономерностями размещения в пространстве надземных и подземных частей: высотой отдельных ярусов травостоя, степенью заполненности органами растений отдельных высотных горизонтов и т. п. По характеру сложения луговые травостои обычно делят на высокорослые, средне- и низкорослые. В каждом из этих типов существуют особенности распределения вегетативной массы по высоте, связанные с характером облиствения побегов растений разных видов (равномерным распределением листьев по всей высоте стебля, сосредоточением их в прикорневой розетке или в нижней части стеблей и т. п.) и строением генеративных органов (безлистные цветочные стрелки, раскидистые облиственные соцветия и т. д.). Высотное распределение органов меняется в течение сезона в связи с динамикой роста и увеличением числа побегов на единицу площади.

Подземные органы растений на лугах также распределены на разных глубинах, но основная масса их сосредоточена в дернине, т. е. примерно в 20-30-сантиметровом верхнем горизонте почвы. Обычно на лугах присутствуют разные по глубине укоренения группы видов: с очень мелким ускорением (до глубины 2- 6 см), с мелким (6-12 см) и среднеглубоким укоренением (12- 30 см). У части растений со стержневой корневой системой корни могут проникать на значительную глубину. Она зависит как от свойств самого вида, так и от условий произрастания и в связи с ними может меняться у одного и того же вида. Обычно растения на лугах представлены не единичными экземплярами, относящимися к какому-либо виду, а совокупностью особей этого вида - ценотической популяцией. Каждая ценотическая популяция характеризуется числом растений, ее составляющих, и соотношением их возрастных групп. Возрастные группы соответствуют основным этапам жизни многолетних видов. Они представлены жизнеспособными семенами, находящимися в почве или на ее поверхности (соответствуют латентному периоду, или первичному покою), виргинильными, еще не цветущими растениями (характеризуют виргинильный, или девственный, период), взрослыми особями, находящимися на вершине своего развития, цветущими и плодоносящими (генеративный период), и, наконец, растениями отмирающими, резко сокращающими рост, слабоцветущими или нецветущими (старческий, или сенильный, период). От характера возрастного строения популяций луговых растений, т. е. от соотношения в них возрастных групп, зависит как степень устойчивости луговых ценозов, так и возможности изменения их состава и строения. Возрастной спектр состава популяций дает возможность видам более полно использовать среду, выживать в критических или вообще неблагоприятных условиях. Помимо выраженной вертикальной структуры, луговые ценозы обладают горизонтальным расчленением травяного покрова, проявляющимся в чередовании заметных по площади участков, или пятен, каждое из которых представлено определенным набором нескольких видов или одним видом. Такие участки получили название микрогруппировок, а явление - мозаичности. Мозаичное сложение луговых фитоценозов зависит от целого ряда причин, связанных с особенностями как экотопа, так и биотопа. Условия среды редко остаются одинаковыми на всей территории, занятой определенным луговым ценозом.

Различия в рельефе поверхности - в наличии микроповышений, микропонижений, выбросов земли из нор грызунов и т. п. - влекут за собой изменения в распределении видов растений, слагающих фитоценоз, расчленение их на микрогруппировки, каждая из которых приурочена к своим микроусловиям. Микрогруппировки могут возникать также и в результате особенностей размножения растений. Так, при интенсивном размножении вегетативным путем часто образуются одновидовые заросли - латки или куртины; то же происходит при массовом обсеменении каких-либо видов и создании микроусловий, благоприятных для прорастания семян и развития из них взрослых растений. Границы микрогруппировок могут быть как резкими, так и неясно выраженными, достаточно постоянными и быстро меняющимися и т. п. На лугах обычно распространена мелкоконтурная мозаичность, часто весьма динамичная. Луговые ценозы характеризуются хорошо выраженной сезонной изменчивостью - сменой фенологического состояния компонентов сообществ, особенно ярко выступающей в динамике их цветения: постепенном увеличении числа цветущих видов от весны к лету, вплоть до «апогея фенологического развития», а затем в довольно быстром уменьшении их. Массовое цветение отдельных видов или групп видов, последовательно сменяющих друг друга в течение вегетационного периода, преображают на каждом этапе вид луга, создавая особое цветовое пятно - аспект. Смена аспектов особенно ярко проявляется во флористически богатых полидоминантных фитоценозах, например в луговых степях, где она представлена несколькими красочными, часто контрастными фазами. Число видов травянистых растений, входящих в состав конкретных луговых фитоценозов, сильно варьирует. Сообщества могут быть образованы 2-3 видами (на эталонной площади в 100 м2), а могут иметь 100 компонентов и более; в среднем насчитывается около 40 видов. Флористическое богатство луговых ценозов зависит от нескольких причин: общего состава флоры района, условий произрастания, длительности существования сообщества, формы и степени влияния деятельности человека и др. Помимо сосудистых растений, в состав некоторых луговых сообществ входят мхи, образующие нижний ярус.

Моховой покров свойствен лугам с низкотравными разреженными травостоями. Он всегда отсутствует на пастбищах, так как мхи не переносят скотобоя. Существенным компонентом луговых биоценозов являются гетеротрофные организмы: бактерии, грибы и представители фауны. Они играют важную роль в разложении и минерализации отмерших организмов (сапротрофы), обеспечивают луговые растения доступными формами азота (азотфиксирующие бактерии), снабжают элементами минерального питания, находящимися в форме труднорастворимых соединений (грибы-микоризообразователи) и т. п. Все луга традиционно делят на две группы: водораздельные, или материковые, луга, развивающиеся на месте сведенных лесов на водоразделах, и пойменные, или заливные, формирующиеся в речных долинах и периодически испытывающие затопления.

Сообщества настоящих лугов в целом свойственны лесной зоне, хотя оптимальные условия для их развития имеются не на всем ее протяжении.

В европейской части России лугов особенно много в густонаселенных местностях южных районов тайги и в хвойно-широколиственных лесах. К северу они простираются примерно до линии Ленинград - Южная Карелия - Вологда - Киров. Чередуясь с полевыми землями, луга встречаются здесь не только в поймах, но и на возвышенных местоположениях водоразделов.

Климат этой территории - с достаточно продолжительным вегетационным периодом, влажным и теплым летом и отсутствием лесных засух - способствует развитию мезофильной луговой растительности. В неблагоприятный холодный зимний период мощный снеговой покров защищает компоненты луговых сообществ от вымерзания и иссушения. Снежность зим обеспечивает также весенние разливы рек - основу существования пойменных лугов. Однако поскольку луга здесь вторичные образования, сохраняться как сообщества они могут лишь при постоянном воздействии на них человека. Выходя из сферы хозяйственной деятельности, они с течением времени сменяются кустарниковой и древесной растительностью, так как климат этой полосы наиболее благоприятен для развития лесных типов. В северных частях лесной зоны климатические условия для развития лугов ухудшаются. Бедные, холодные и потому физиологически сухие почвы суходолов средней и особенно северной тайги после сведения леса оказываются малопригодными для формирования луговых сообществ. Здесь луга уступают место пустошам, где господствуют мхи, лишайники, такие злаки, как луговик извилистый и белоус, шикша и вересковые кустарнички.

В средней и северной подзонах восточно-европейской и западно-сибирской тайги, даже в населенных районах, луга имеются главным образом в поймах рек, в низинах и на теплых склонах, т. е. в местах, где создается особый микроклимат под влиянием рельефа и подстилающих пород. В лесотундре и тундре условия для развития луговой растительности еще более ухудшаются, и луга могут существовать здесь лишь в речных долинах, занимая незначительную площадь.

На южной окраине лесной зоны - в широколиственных лесах и лесостепи - климатические условия таковы, что оказываются одинаково благоприятными для развития как лесных, так и луговых сообществ (особенно это относится к лесостепной полосе). При сведении человеком леса, а в прошлом лесостепь была почти вся покрыта широколиственными лесами с господством дуба, - на лесосеках далеко не всегда восстанавливается древесная растительность. Сильное задернение и олуговение их, затрудняющее возобновление древесных пород, приводило к созданию устойчивых луговых ценозов. В наиболее сухих местообитаниях водоразделов в лесостепи развиваются остепненные луга или луговые степи, где к общему мезофитному или ксеромезофитному составу примешиваются в большей или меньшей степени ксерофильные виды. Территория восточно-европейской лесостепи и зоны широколиственных лесов - густонаселенный район древней земледельческой культуры. Поэтому естественные луговые сообщества занимают здесь ничтожную площадь, сохраняясь местами в речных долинах, по логам и оврагам, на лесных опушках, на склонах, неудобных для обработки, и тому подобных местах. Южнее, в областях с более сухим и жарким климатом, на суходолах развивается степной тип растительности, в котором господствуют растения-ксерофиты. Настоящие луга здесь встречаются лишь в поймах рек, в понижениях с временными водотоками и на окраинах солонцов. Суходольные луга Западной Сибири подчиняются тем же закономерностям, что и суходолы европейской части. Они имеют достаточно высокий и густой травостой из видов костра, ежи, овсяницы, тимофеевки и крупного разнотравья. Обширны здесь и пойменные луга, особенно в долинах таких рек, как Обь и Иртыш.

На территории Восточной Сибири развитию суходольной луговой растительности препятствуют континентальность климата и малоснежные зимы. Луга на водоразделах представлены здесь немногими типами. Наиболее распространены якутские аласы - луга, развивающиеся в бессточных понижениях, образовавшихся в результате карстовых процессов или вымерзания льда из рыхлых почвенных пород. Они всегда имеют несколько остепненный характер и составлены мелкими злаками, преимущественно видами овсяницы и мятлика, осоками и разнообразным разнотравьем, куда входят виды, распространенные и в европейской части: кровохлебка, мышиный горошек, подмаренники северный и настоящий, щавель кислый и др. Имеются здесь и галофитные луга, или тураны, приуроченные к берегам солоноватых озер или окраинам солонцов.

Пойменные и низинные луга занимают обширные площади на Лено-Вилюйской равнине. Многие из них представлены зарослями вейника Лангсдорфа с примесью бекмании и осок; имеются также сообщества из мятлика лугового и разнообразного разнотравья. На Дальнем Востоке суходольные луга формируются после сведения лесной растительности на всех элементах рельефа. Они образуют разные сообщества с господством злаков и разнотравья.

Низинные и пойменные луга иногда занимают обширные площади. Здесь выделяются крупно-травные луговые ценозы, особенно развитые на Камчатке и Сахалине, где основную массу составляют высокорослые злаки и гигантские - высотой свыше 2 м - растения преимущественно из семейств зонтичных и сложноцветных. Продуктивность этих сообществ очень высока, но качество сена низкое. Распределение лугов по высотным поясам горных районов аналогично их широтному распространению. В лесном средне-горном поясе все луговые ценозы вторичны, возникли, как и на равнине, в результате вырубки участков леса и с устранением влияния хозяйственной деятельности человека возвращаются к исходному типу.

Наибольшее своеобразие луговых ценозов наблюдается в субальпийском поясе, где луговой тип растительности наряду с лесным находится в оптимальных условиях для своего произрастания. Луговые ценозы - сообщества субальпийского высокотравья - вкраплены фрагментами в леса и у их верхней границы и местами образуют самостоятельный высотный пояс. Субальпийское высокотравье характерно для Карпат и Кавказа, некоторых горных систем Средней Азии и Алтая. В субальпийском высокотравье обильны злаки - виды костра и овсяницы, - но основную массу составляют многочисленные представители разнотравья, относящиеся к разным семействам и родам и в подавляющем большинстве отличающиеся значительной высотой и замечательно яркими и крупными цветками или соцветиями. Здесь имеются герани, акониты, дельфиниумы, многие представители семейства сложноцветных.

В субальпах имеются также и более обычные луговые ценозы с травостоями, не превышающими по высоте 1 м. Они образованы в основном злаками - костром, душистым колоском, полевицей, овсеца-ми и др. Из разнотравья характерны лютики, буквицы, вероники, клевера, колокольчики и виды из семейства сложноцветных. Характерно, что на родовом уровне различия в составе таких типов горных лугов и лугов на равнинах ничтожны. Выше субальпийского пояса располагаются ковры альпийской растительности - группировки низкотравных, часто подушковидных растений с крупными яркими цветками. Участки настоящих лугов в альпийском поясе фрагментарны и малы. Северные горы - Хибины, Полярный Урал, горы Северо-Восточной Якутии, а также Камчатки и Дальнего Востока - лишены луговой растительности в верхнем горном поясе, который занимают горные тундры.

В горах Средней Азии, кроме Тянь-Шаня, в засушливом и континентальном климате в верхних поясах луговая растительность также отсутствует. Здесь развиваются пустоши, нагорные степи и холодные пустыни. Субальпийские луга в горах Средней Азии особенно обширны на центральных и северных хребтах Тянь-Шаня. Они связаны с елово-пихтовыми лесами и зарослями кустарников на верхних границах лесного пояса. Для них характерен цветистый злаково-разнотравный покров с видами овсеца, трехщетинника, мятлика, некрупных осок, герани, купальницы, раковых шеек и др. В субальпийском поясе есть и низинные луга - сазы - с господством щучки, полевицы побегообразующей, лисохвоста и др.

**Классификация лугов**

Природное разнообразие лугов можно классифицировать по разным признакам. При геоботанической классификации луга рассматриваются как тип растительности. Наиболее часто в геоботанике используются три основных подхода: фитотопологический, фитоценологический (физиономический) и флористический.

При фитотопологическом подходе классификация растительности основана на различии типов местообитания растений. Различные типы лугов устанавливаются по характеру местообитания с использованием индикационных свойств самих растений. Фитотопологическая классификация естественных кормовых угодий была разработана А. М. Дмитриевым, а затем Л. Г. Раменским [1938].

Наиболее разработанная фитоценотическая классификация лугов принадлежит А. П. Шенникову. Она построена на сравнении лугов по различным эколого-фитоценотическим признакам, прежде всего по преобладающим видам растений. Основными единицами этой классификации являются тип растительности, выделяемый на основе жизненной формы; формациякак совокупность сообществ с одним или несколькими доминантами и ассоциация, которая выделяется на основании доминантов различных ярусов. Важной промежуточной единицей в данной классификации являются классы формаций, которые выделяются по экологическому составу луговых растений и наиболее полно отражают экологические условия данного луга. Остальные единицы классификации учитывают состав и морфоструктурные особенности травостоя (систематическую принадлежность доминантов, высоту и структуру). Геоботанические классификации на основе эколого-фитоценотического принципа разработаны для лугов большей части регионов России.

При флористическом подходе используются признаки самой растительности - свойственный ей флористический состав, отражающий разные экологические условия. Синтаксоны устанавливаются с использованием в качестве индикаторов характерных видов растений. Характерные виды встречаются только в одном синтаксоне, или в одном чаще, чем в других. Номенклатура синтаксонов включает класс, порядок, союз, ассоциацию, вариант и фацию.Классификации лугов многих регионов разработаны по методу Браун-Бланке.

В природопользовании при разработке способов эксплуатации, улучшения и восстановления лугов геоботанические классификации зачастую сложны для применения, поэтому во ВНИИ кормов им. В. Р. Вильямса И. А. Цаценкиным была разработана единая комплексная классификация сенокосов и пастбищ (хозяйственная типология кормовых угодий), учитывающая как природные, так и хозяйственные характеристики лугов. В хозяйственных типологиях основной (и низшей) таксономической единицей обычно является тип кормового угодья (сенокоса или пастбища), выделяемый с учетом расположения в определенной природной зоне, формы рельефа, особенностей почвенного покрова, предрасположенности почвы к развитию эрозионных процессов и допустимости проведения ее механических обработок, уровня увлажнения местообитания, доминантов растительного покрова, хозяйственно-ботанических групп растений, высоты, кормовых достоинств, вида засорения, степени деградации травостоя, культуртехнического состояния, сезона использования и пригодности угодья для животных различных видов, реакции растений на удобрение, осушение, орошение, допустимости различных агротехнических, мелиоративных мероприятий и других факторов. Тип кормового угодья близок или соответствует группе ассоциаций в классификации А. II. Шенникова. Типы объединяются в группы типов и классы.