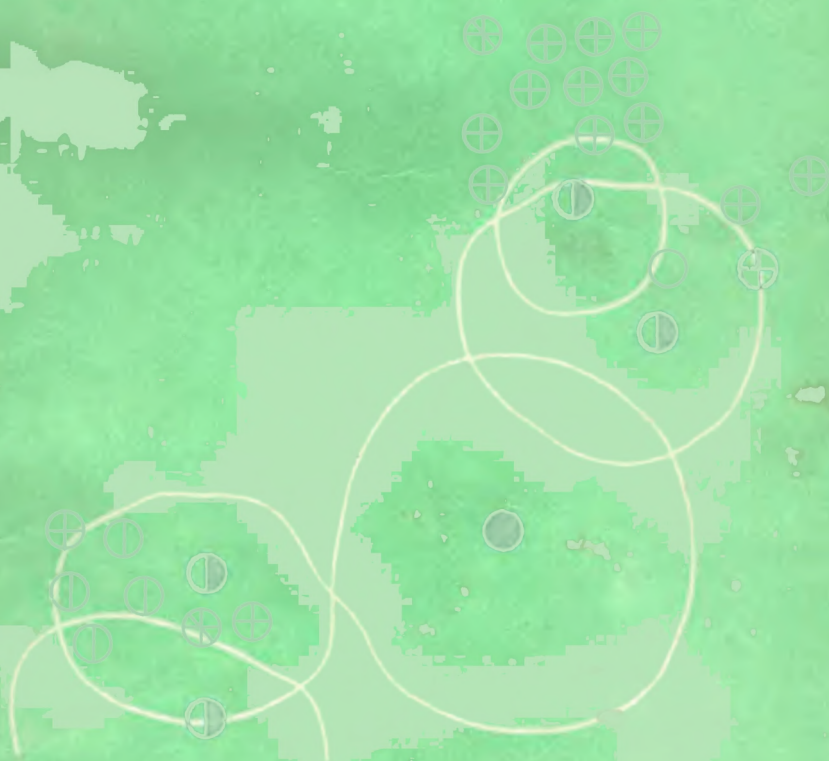


Ценопопуляции растений

РАЗВИТИЕ
И ВЗАИМООТНОШЕНИЯ



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
МОСКОВСКОЕ ОБЩЕСТВО ИСПЫТАТЕЛЕЙ ПРИРОДЫ



ЦЕНОПОПУЛЯЦИИ РАСТЕНИЙ

РАЗВИТИЕ И ВЗАИМООТНОШЕНИЯ



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»

Москва 1977

Авторы

А. Г. БОГДАНОВА, Н. М. ГРИГОРЬЕВА, В. Н. ЕГОРОВА,
И. М. ЕРМАКОВА, Л. А. ЖУКОВА, Л. Б. ЗАУГОЛЬНОВА,
А. Р. МАТВЕЕВ, Н. Ф. МИХАЙЛОВА, О. В. СМИРНОВА,
Н. С. СУГОРКИНА, А. А. УРАНОВ, А. Н. ЧЕБУРАЕВА

Ценопопуляции растений (развитие и взаимоотношения). М., «Наука», 1977. 131 с. Авт.: А. А. Уранов, Л. Б. Заугольнова, О. В. Смирнова и др.

Настоящая монография является логическим продолжением коллективного труда «Ценопопуляции растений», опубликованного в 1976 г. издательством «Наука». Как и предыдущая, она подготовлена сотрудниками ботанического отдела Проблемной биологической лаборатории и кафедры ботаники МГПИ имени В. И. Ленина.

Здесь рассмотрены вопросы пространственной структуры, динамики, взаимоотношений ценопопуляций в фитоценозе. Предложены новые методы изучения пространственной структуры и взаимоотношений ценопопуляций.

Наиболее существенные итоги этой работы сообщены в 1975 г. на XII Международном ботаническом конгрессе.

Полученные результаты необходимы для прогнозирования поведения фитоценопопуляций и фитоценоза в целом.

Табл. 24, ил. 32, список лит. на 8 с.

Ответственный редактор

профессор Т. И. СЕРЕБРЯКОВА

Редакционная коллегия

Л. И. ВОРОНЦОВА, Л. А. ЖУКОВА, Л. Б. ЗАУГОЛЬНОВА,
Л. Д. ФАЛИКОВ, Н. И. ШОРИНА

ПРЕДИСЛОВИЕ

Настоящая книга — продолжение монографии «Ценопопуляции растений (основные понятия и структура)» (1976). В первой монографии нашли отражение морфо-биологическое разнообразие особей в ценопопуляциях, основные характеристики ценопопуляций и специфика возрастной структуры ценопопуляций видов различных биоморф. Вторая книга посвящена пространственной структуре ценопопуляций, их временной динамике и взаимоотношениям в фитоценозе.

Предлагаемая книга содержит новые факты о ценопопуляциях видов, доминирующих в лесных, степных, луговых фитоценозах; все исследователи собирали материал по единой методике, описанной в данной монографии и предшествующих публикациях сотрудников Проблемной биологической лаборатории и кафедры ботаники МГПИ им. В. И. Ленина. Основные понятия и термины, употребляемые в обеих книгах, даны во введении к первой из них. Объектами исследования служили растения разных жизненных форм. Все работы были выполнены под руководством Алексея Александровича Уранова и при его непосредственном участии.

Книга состоит из двух частей. В первой части излагаются вопросы пространственно-временной динамики ценопопуляций как в общем плане, так и на конкретных примерах. Первый раздел этой части был написан А. А. Урановым и посвящен некоторым аспектам изучения структуры фитоценоза и ценопопуляций. В нем вновь с теоретических и философских позиций излагается волновая теория развития ценопопуляций, созданная А. А. Урановым в последние годы жизни (Уранов, 1975). Эта теория дает возможность подойти к изучению изменчивости ценопопуляций как сложных надорганизменных систем, к исследованию изменчивости фитогенного поля ценопопуляций и фитоценозов. Во втором разделе группа авторов впервые обобщила оригинальные материалы по пространственной структуре ценопопуляций некоторых плотнoderновинных, стержнекорневых и длиннокорневищных растений. В третьем — четвертом разделах обсуждаются вопросы временной динамики ценопопуляций. Вторая часть книги включает результаты разносторонних исследований взаимо-

отношений ценопопуляций. Здесь основное внимание уделено итогам изучения сопряженности пятидесяти видов луговых растений методом микровстречаемости. Обработка материалов на ЭВМ проводилась по уравнению сопряженности, предложенному А. А. Урановым (19686). Во втором разделе проводится анализ взаимоотношений степных растений методом фитометра; в третьем разделе сообщаются результаты экспериментальных исследований аллелопатического воздействия луговых растений.

Первый вариант этой книги был подготовлен при жизни Алексея Александровича Уранова; в ней отражены и получили дальнейшее развитие его идеи и замыслы.

С глубокой благодарностью мы посвящаем эту книгу памяти Алексея Александровича Уранова, который навсегда останется нашим учителем в высшем значении этого слова.

Авторы сердечно благодарят руководителей и сотрудников всех организаций, на базе которых проводились полевые исследования: Архангельский пединститут, биостанции Львовского и Ужгородского университетов, заповедники: Воронежский, Наурзумский, Приокско-Тerrasный, Центрально-Черноземный, Дединовскую опытную станцию, Серебряно-Прудное и Теллермановское лесничества, совхоз «Правда» и колхоз «Путь к коммунизму» Калужской области, Чимкентский и Пржевальский стационары ВИЛР.

Авторы выражают благодарность всем студентам и лаборантам, принимавшим участие в экспедициях, а также сотрудникам проблемной лаборатории В. Л. Бологовой, Е. А. Варшавской, Т. В. Чулковой, осуществлявшим техническую подготовку рукописи.

ОСНОВНЫЕ ЧЕРТЫ ПРОСТРАНСТВЕННО-ВРЕМЕННОЙ ОРГАНИЗАЦИИ ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ

Ценопопуляции подобно любой биологической системе характеризуются определенной структурой, включающей некоторый набор элементов, пространственное их расположение и характер связей между ними (Василевич, 1972). Современное понимание структуры охватывает не только взаимное размещение частей в пространстве, но и динамику их во времени (Мазинг, 1973), поскольку каждая система существует одновременно в пространстве и во времени.

Принципиальные подходы к изучению структуры ценопопуляций изложены в статье А. А. Уранова (раздел 1). В основе представлений о структуре ценопопуляций лежит глубокий диалектический анализ явлений анизотропности растительных сообществ и популяционной гетерогенности. При характеристике структуры ценопопуляций особенно важно отметить три аспекта: 1) неразрывную, взаимопроникающую связь динамических явлений в пространстве и во времени; 2) волнообразный характер динамических процессов, происходящих в ценопопуляции; 3) связь устойчивости и динамичности системы, поскольку устойчивость целого определяется лабильностью частей и разнообразием их сочетаний. Эти три аспекта нашли отражение при анализе пространственной структуры и динамики ценопопуляций во времени (разделы 2—4). Анализ погодичной динамики ценопопуляций некоторых видов растений позволил подойти к оценке различной степени динамичности видов и выделить некоторые механизмы динамики численности и возрастного состава ценопопуляций (раздел 3).

Динамические процессы в ценопопуляциях разворачиваются на протяжении интервалов времени разного порядка. Изменения могут происходить в течение относительно короткого промежутка времени (один сезон) и в течение веков. В этой части монографии помещены материалы (раздел 4), позволяющие оценить характер динамики ценопопуляций сытны на протяжении интервалов времени разного порядка. Таким образом, основная задача этого раздела состоит в том, чтобы показать некоторые стороны организации ценопопуляций в целом и их частей как во времени, так и в пространстве.

1. ВОПРОСЫ ИЗУЧЕНИЯ СТРУКТУРЫ ФИТОЦЕНОЗОВ И ВИДОВЫХ ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ¹

Необходимость структурного анализа в качестве метода познания природных тел была осознана в глубокой древности. Вспомним Демокрита (460—370 гг. до н. э.), который, минуя фактическое исследование, рисовал атомарную структуру всего сущего; Аристотеля (384—322 гг. до н. э.), исследовавшего «части животных» и учившего, что форма есть особое начало, организующее вечную и количественно неизменную первоматерию; не забудем и Теофраста (372—287 гг. до н. э.), утверждавшего, что к изучению растений надо подходить, исследуя их части.

На протяжении всей истории изучения природы наука неизменно обращалась к проблеме строения, структуры и формы. Учение о структуре к 20-м годам текущего столетия стало поистине всепроникающим. Оно захватило не только доступное непосредственному наблюдению, но и такие явления, само установление которых возможно только в результате применения сложных, логически непротиворечивых математических теорий и тончайших экспериментов, подтверждающих существование чувственно не воспринимаемого только в его следствиях.

Идея строения охватила буквально все, начиная от метагалактик и Вселенной в целом до молекул, атома и составляющих его частиц. А в 1924 г. учение о строении достигло одной из высочайших вершин, когда было показано единство частицы и волны (Де Бройль).

Строение, как и движение, в ту пору стали уже нормами научного мышления, вне которых познание материального сделалось невозможным. Поэтому нельзя считать случайностью, что еще молодое в начале 20-х годов учение о фитоценозах было охвачено стремлением выяснить, познать строение и законы строения растительных сообществ.

Исследование структуры фитоценозов началось, конечно, много раньше, но осознание необходимости исследования структуры было достигнуто именно в это время. Вскоре было выяснено, что даже постоянные черты строения фитоценозов по природе своей динамичны, что структурное постоянство есть выражение устойчивости процессов, что именно постоянное движение, динамика сообществ — залог их устойчивости.

Структура и динамика, неизменность и изменяемость сливались в сознании отечественных геоботаников той эпохи в единство, во внутренне противоречивую динамическую целостность. Тем не менее как в 20-х годах, так и теперь, спустя полвека, все

¹ Материал изложен в докладе на совместном заседании кафедры геоботаники МГУ, МОИП, МО ВБО, посвященном пятидесятилетию кафедры геоботаники МГУ, 1973 г. 13 ноября.

еще остается нерешенным вопрос о том, что такое «структура». Более того, вопрос этот к настоящему моменту осложнился.

Одно из определений последнего времени сформулировано В. И. Василевичем (1972): «Познать структуру объекта — это значит выделить в нем какие-то части (элементы), установить их пространственное расположение, характер связи между элементами». Но здесь же автор добавляет: «Один и тот же объект (систему) можно расчленить по-разному, выделить разные элементы. В связи с этим не определяется однозначно и структура системы» (с. 9).

Более развернутое освещение проблемы структуры применительно к биогеоценозам и фитоценозам дано в 1973 г. В. В. Мазингом. Он выделяет три направления в трактовке структуры: структура как синоним состава; структура как синоним строения (пространственная или морфологическая структура); структура как совокупность связей.

Эти аспекты, действительно, стали ходовыми — соответствующие выражения встречаются и, пожалуй, все чаще в нашей литературе. По этому поводу следует заметить, что состав (видовой, жизненных форм и т. п.), строение и функциональные связи — явления глубоко различные. Отношение между строением и составом примерно такое же, как между архитектурой здания и материалом, в котором она воплощена (дерево, кирпич, бетонные плиты и т. д.). Функциональные же связи недоступны пониманию, пока не установлено, какого рода связи и между какими элементами подлежат объяснению.

По нашему мнению: 1) нет нужды и оснований распространять термин «структура» на функциональные связи подобно тому, как нет необходимости распространять понятие анатомического строения тела на его физиологию; 2) говоря собственно о структуре, целесообразнее сохранять за этим термином одно значение: исчисление и взаиморазмещение частей. При этом, однако, надо учитывать, что дробление на части можно изучать с различной детализацией и углубленностью, т. е. на разных уровнях. Так, подземные части ценоза можно воспринимать как целое, выражая его в единицах веса или объема; можно делить на ярусы или дробить применительно к почвенным горизонтам; можно отдельно рассматривать скелетные и активно растущие корни; можно особо выделить всасывающие окончания корней как функциональный элемент; можно, далее, в качестве особого элемента структуры выделить, например, корневые волоски. Каждую из этих ступеней детализации можно исследовать применительно к отдельным видам, жизненным формам и т. д.

Естественно, что при учете более крупных структурных элементов яснее вырисовываются наиболее общие закономерности, охватывающие все сообщества, или, по крайней мере, достаточно

широкий круг их. Наиболее общими и универсальными особенностями структуры фитоценозов мы считаем две:

Анизотропность, неоднородность в вертикальном и латеральном (в том числе и горизонтальном) направлениях. Это свойство присуще сообществу всегда, оно может быть обнаружено в ценозах самого различного состава и сложения. В пределах фитоценоза анизотропность выражается обычно в виде более или менее четкой вертикальной и горизонтальной неоднородности (ярусность и мозаичность).

Второй структурной особенностью, столь же универсальной, как и анизотропность, мы считаем популяционную гетерогенность, выражающуюся не только в наличии в каждом сообществе набора видов, но и в том, что видовые популяции в любом сообществе неизбежно должны различаться сочетанием особей разных возрастных уровней. Отличаются они часто и характером размещения особей.

Анизотропность и популяционная гетерогенность как универсальные структурные особенности фитоценоза отражают существенно различные, но взаимопроникающие тенденции. В анизотропности выражается преобладание тенденции обособления частей, освоения ими экологических ниш, относительной взаимной изоляции.

В пространственном же размещении и связанном с ним распределении возрастных состояний особей, составляющих популяцию, выражается тенденция усиления связей между обособляющимися и обособленными структурными блоками, их взаимопроникновение как в вертикальном (в пределах доступной виду высоты), так и особенно в горизонтальном направлении.

Рассмотрим анизотропность и популяционную гетерогенность подробнее. Вертикальная неоднородность была первоначально осознана в форме ярусности в лесах, преимущественно бореальных. При этом внимание в основном фиксировалось на послойном расположении листвы и обычно игнорировалось, что цветки, как правило, более или менее тесно связаны с листовоизводящими системами побегов. Следовательно, ярусом является средоточие вообще физиологически активных побегов, занимающее слой пространства, достаточно четко отграниченный по высоте от других. Однако даже при отсутствии наглядно выраженной ярусности нельзя отрицать общности такого явления, как вертикальная неоднородность, анизотропность.

Трудность обнаружения ярусного строения привела некоторых ученых к отрицанию в таких случаях ярусности. Однако в московской геоботанической школе В. В. Алехина укрепилось представление, что ярусность — это свойство всякого сообщества. Аргументируя это обобщение, В. В. Алексин, как известно, привлекал экологические и исторические основания. По его воззрению, число ярусов тем больше, чем богаче почвенные и вообще экологические условия и чем древнее сообщество.

В сообществах древних, непрерывное существование которых можно допустить до нео-, а может быть и с палеогена, в благоприятной климатической среде вся зеленая масса может слиться в сплошную, непрерывную стихию — результат длительного насыщения в течение тысяч веков.

И вот интересно, что уже в 1934 г., т. е. всего через 10 лет после последнего издания «Что такое растительное сообщество?» В. В. Алехина (1924), Девис и Ричардс (Davis, Richards, 1934), применив метод вертикальной проекции (по их терминологии метод профильных диаграмм) к древостоям дождевого леса тропической зоны, обнаружили явные следы расчленения яруса крон деревьев на подъярусы, отличные по видовому составу и формам роста, подтвердив, таким образом, теоретическую концепцию В. В. Алехина. Отсутствие ярусности, по В. В. Алехину, — это невыраженная, как бы скрытая ярусность.

Ярусность, по В. В. Алехину, — функция времени, принимающая разные значения в зависимости от условий, в которых протекала эволюция фитоценоза.

В начале 20-х годов подтверждение историчности ярусного строения сообществ представил также один из крупнейших теоретиков геоботаники И. К. Пачоский (1921), сделав попытку восстановить картину «филогенеза» наземных сообществ.

Справедливо считая важнейшими факторами формирования наземных растительных сообществ водоснабжение и освещение вне воды, И. К. Пачоский пришел к выводу, что первыми поселенцами суши были низкорослые травянистые (т. е. недревеснеющие) растения, подобные мохообразным. «Лишь из них, в силу борьбы из-за света, постепенно могли развиваться более рослые растения, потребовавшие и соответственной механической опоры, т. е. деревья» (Пачоский, 1910, с. 326).

И. К. Пачоский обращается к процессу заселения свободных участков суши в настоящее время и видит в нем аналогию с тем, что совершалось в эпоху первичного заселения суши. Из приводимых им иллюстраций напомним одну, заимствованную И. К. Пачоским (1921) у Гребнера. Описывая образование болота на песках, Гребнер констатирует, что в этом случае первыми появляются цианофиции, нити которых пронизывают песок до глубины 3 мм, лишь после этого поселяются мхи.

Этот, казалось бы, совершенно частный факт в действительности имеет общее значение, так как спустя четверть века другой крупный теоретик геоботаники Б. А. Келлер (1948) обратил внимание на то, что формированию материковой растительности должен был препятствовать недостаток в субстрате связанного азота, которым бедны первозданные породы материков.

Б. А. Келлер пришел к выводу, что первичная растительность материка была водорослево-бактериальной пленкой,

где сочетались два компонента: ассимилирующая углерод синезеленая водоросль и бактерии типа азотобактера.

Развивая эту мысль, можно было бы предположить, что разное отношение фототрофной водоросли и бактерии к свету могло привести хотя бы к слабой стратификации пленки по «ярусному типу».

В то же время мы хотим обратить внимание на то, что первые поселенцы суши из числа первичных высших растений или их ближайших предков, даже если они были подобны слоевищным печоночникам, должны были наслоиться на бактериально-водорослевую пленку. Есть основания представить дальнейшие фазы развития структуры наземных сообществ как появление организмов, вертикально устойчивых и всесторонне дихотомически разветвленных, первоначально более или менее рассеянных, затем образовавших группы и, наконец, по мере размножения сомкнувшихся в ярус.

Из сказанного вытекает, что древнейшие формы континентального растительного покрова — растительные сообщества — *in statu nascendi* — в историко-геологическом аспекте этого выражения были стратифицированными образованиями. Следовательно, ярусность сообществ — «врожденное», им по природе присущее, с ними неразрывными узами связанное свойство.

Ярусность возникла как сочетание, по крайней мере, двух процессов: инкубации (наложения) и дифференциации по высоте. Оба эти процесса продолжают проявлять себя и в современном растительном покрове.

Самостоятельность ярусов в сообществах-близнецах, свобода их комбинирования друг с другом (Кернер, 1902; Липпмаа, 1946), инкубация, так интересно в свое время описанная В. Б. Сочавой (1930), — все это проявления наслоений в сообществах наших дней, сообществах, далеких от тех исходных, облик которых беглыми штрихами набросан выше.

Не вправе ли мы сказать, что это — один из общих, т. е. не зависящих от геологической эпохи и состава флоры эпохи, законов существования растительных сообществ?!

Процесс дифференцирования по высоте — другой повсеместно действующий фактор вертикальной анизотропности. Наблюдаемые сейчас явления этого рода можно рассматривать как модель других процессов, осуществлявшихся в масштабах геологических времен и связанных с видообразованием.

В настоящее время дифференциация по высоте наблюдается после катастроф, постигающих растительность: пожаров, порубок леса, сезонного отмирания надземной части травяных сообществ. Луг ежегодно начинает свою жизнь с недифференцированного разнородного более или менее сомкнутого травяного массива. С течением времени, как это было изящно показано учеником В. В. Алехина А. В. Кожевниковым (1936), происходит разгрузка нижнего яруса, приводящая к качественным

различиям в листовой массе по высоте и к выделению в особый ярус соцветий высокостебельных растений. То, что происходит в онтогенезе надземных частей современных трав, в первичной растительности выражалось процессом филогенетической дифференциации.

Мозаичность — второе проявление анизотропности — мы также склонны рассматривать как свойство изначальное, появляющееся вместе с возникновением сообществ.

Нельзя представить себе первозданную сушу как абсолютно плоскую горизонтальную равнину. Грубые породы еще до формирования растительности уже испытывали на себе и воздействие внутренних сил Земли, и влияние неравномерности нагрева.

Каменная глыба материка встречала наползающий на нее растительный покров как среда неоднородная с большими и — что важнее для нашей темы — малыми перепадами высот, т. е. с микрорельефом. Последний и мог стать первоисточником симпатрического расо- и видообразования.

В масштабе геологического времени неоднородность поверхности была достаточной причиной генетической дифференциации исходных поселений высших растений. Палеоботаники и геологи рисуют растительность даже на относительно поздних этапах ее развития как несплошную, разреженную. Плотность зачатков с удалением от производящих их особей, вообще говоря, убывает. Поэтому в еще не сомкнутом ярусе с необходимостью должны были возникать двухслойные (нижние растения + высшие растения) сочетания, отделяемые пространствами, одетыми только водорослево-бактериальной пленкой.

Двухъярусные же сочетания и стали прообразами и зачинателями будущих пятен, микроценозов, микрогруппировок. Мозаичность, стало быть, возникла вместе с ярусностью и должна была вместе и одновременно с нею войти в структуру фитоценоза как обязательный компонент.

Представляя себе историю наземных сообществ, как таковых, мы не можем игнорировать связь ее с видообразованием. Вновь возникавшие виды в силу присущего всем организмам свойства — «давления жизни» стремились проникать в сообщества, отличные от тех, где они формировались. И каждый раз инвазия должна была начинаться с внедрения единиц, сменяясь формированием групп, сложенных особями только этого вида или и других видов.

Обогащение фитоценозов новыми видами сопровождалось всегда, как сопровождается и сейчас, усилением горизонтальной неоднородности, обострением мозаичности. При расселении растений в новые области и при вселении в новые сообщества в современных условиях всякий раз как бы повторяется процесс развития первичной мозаичности. Не все части фитоценоза, всегда в какой-то мере мозаичного, одинаково воспри-

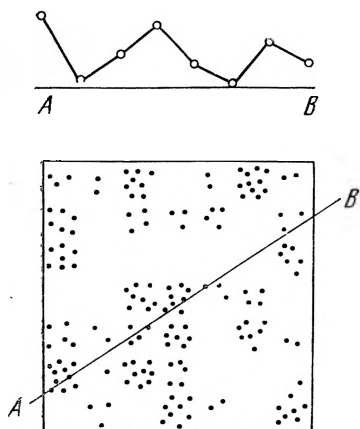


Рис. 1. Схема группового размещения особей в ценопопуляции (внизу), изменение плотности особей по линии АВ (вверху)

отсутствует, представляет для него потенциальную арену заселения. Если на такой площади поселится одна особь и она достигнет способности воспроизводить себя в потомстве, то около нее появятся молодые, которые образуют вместе с первичным поселением группу, и последняя, естественно, со временем станет уплотняться и расширяться.

Тем временем особь — родоначальник группы, а за нею и первые потомки будут стареть, их место в какой-то мере может оказаться занятым другими видами или особями того же вида.

Внедрение особей данного вида в те места, где его до сих пор не было, очевидно, происходит несинхронно, следовательно, несинхронно развиваются и стареют группы особей.

Поэтому сгущения и разрежения численности особей, соотношение в разных точках ценоза особей разной возрастной — разного возрастного уровня дают возможность, исследуя пространственную изменчивость популяции, составить себе представление о ее изменениях во времени. Для этого надо лишь научиться отличать субпопуляции², переживающие более поздний этап развития, от более молодых.

Каждая особь проходит в своем развитии определенную последовательность возрастных состояний, в силу этого в каждый

имчивы к инвазии извне, вследствие чего, как это показано П. Д. Ярошенко (1962), в сообществах возможно существование микрогруппировок реликтовых рядом с позднее возникшими, современными.

Не будет большой смелостью допустить, что всякая ценопопуляция состоит из особей, размещенных по площади ценоза неравномерно. Это значит, что всегда можно найти такой достаточно малый размер площадки, при котором, располагая площадки по закону случая, мы не на каждой из них найдем особь данного вида (рис. 1).

При ближайшем изучении популяций обнаруживается, что особи данного вида то растут скученно, то разреженно, то, наконец, на некотором протяжении вообще исчезают из ценоза. Место, где данный вид

² Субпопуляции, или ценопопуляционные локусы, можно рассматривать как элементы пространственной неоднородности фитогенного поля ценопопуляции (Уранов, устное сообщение).

момент времени она имеет свою возрастность; естественно поэтому в целях характеристики возрастности субпопуляций (как и популяции в целом) опираться на соотношение возрастных особей, наглядно выражаемое возрастным спектром.

Но возрастные спектры даже одного вида и в пределах одного ценоза бывают настолько разнообразны, что размещение их в порядке увеличения возрастности требует более сжатой — численной — квалификации по этому признаку.

Теоретическая разработка этого вопроса привела нас к формуле оценки возрастности:

$$\delta = \frac{P-p}{P+p}, \quad (1)$$

где P — число особей старой части популяции и p — молодой ее части. Эта формула в настоящее время уже не удовлетворяет нас, так как возрастность отдельных особей оценивается здесь очень грубо (подробнее см.: Уранов, 1975, с. 21).

Для более дифференцированной оценки возрастности оказалось необходимым придать каждому возрастному состоянию свой коэффициент «веса». К решению этой задачи мы подошли, опираясь на следующее. Переходы от одного возрастного состояния к следующему всегда совершаются в связи с ростовыми явлениями. Это утверждение соответствует и прямому наблюдению процесса взросления — старения, и теориям этого процесса, довольно различным в исходных посылках (теория Н. П. Кренке, 1940, теория В. О. Казаряна, 1969).

Поэтому для количественной оценки возрастных состояний мы опираемся на логистическую функцию, которая в первом приближении достаточно удовлетворительно описывает рост. По ряду соображений мы принимаем логистическую функцию в несколько упрощенном виде³:

$$m_i = \frac{1}{1 + e^{-x}}, \quad (2)$$

где m_i — «вес» возрастности особи данного возрастного состояния; e — основание натуральных логарифмов; x — балл шкалы возрастных состояний. Функция m_i аналитически определена в интервале изменения аргумента x от $-\infty$ до $+\infty$, где m_i принимает значения от 0 до 1. Точка перегиба функции соответствует $x=0$ и весу возрастности 0,5 (рис. 2).

За начало отсчета (т. е. $x=0$) в этой шкале принято возрастное состояние между g_1 и g_2 ; интервалы между возрастными

³ Настоящая статья представляет собой один из этапов работы А. А. Уранова над проблемой количественной оценки возрастности ценопопуляции. Позже автор рассматривал эту проблему в ином аспекте, исходя из нескольких отличных посылок, что привело к некоторым изменениям формулы, по которой рассчитывается возрастность особи m_i (см.: Уранов, 1975).

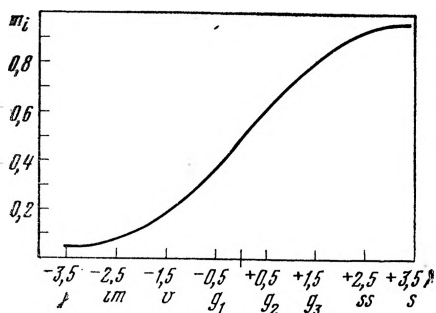


Рис. 2. Калибровочная кривая для определения «веса» возрастности разных возрастных состояний

По оси ординат — «вес» возрастности; по оси абсцисс — балловая оценка возрастных состояний. Возрастные состояния: *j* — ювенильное; *im* — имматурное; *v* — виргинильное; *g*₁ — молодое генеративное; *g*₂ — средневозрастное генеративное; *g*₃ — старое генеративное; *ss* — субсильное; *s* — сильное

состояниями приняты равными единице; состояниям *g*₁ и более ранним приписаны отрицательные значения, а *g*₂ и более поздним — положительные.

Придавая аргументу *x* значения баллов шкалы возрастности (рис. 2), получаем по формуле (2) конкретные числовые значения «веса» возрастности (*m*_{*i*}):

Возрастное состояние	<i>j</i>	<i>im</i>	<i>v</i>	<i>g</i> ₁	<i>g</i> ₂	<i>g</i> ₃	<i>ss</i>	<i>s</i>
Балл по шкале возрастности (<i>x</i>)	-3,5	-2,5	-1,5	-0,5	+0,5	+1,5	+2,5	+3,5
Вес возрастности особи (<i>m</i> _{<i>i</i>})	0,03	0,08	0,18	0,38	0,62	0,82	0,93	0,97

Возрастность всей популяции может быть записана как

$$\Delta = \frac{\sum k_i m_i}{\sum k_i},$$

где *k*_{*i*} — численность каждой возрастной группы; *m*_{*i*} — «вес» возрастности одной особи *i*-той группы. Нетрудно видеть, что возрастность популяции Δ , определяемая по этой формуле, равна *средней взвешенной возрастности одной особи*. Понятие возрастности популяции получает, таким образом, четкое математическое определение.

Исследуя возрастность отдельных частей популяции (локусов) и распределение их по площади ценоза, можно не только получить представление о динамике популяции, но и подойти к оценке воздействия ее на среду. Если индекс возрастности Δ в данной точке низок (например, близок к 0,05), то здесь популяция представлена преимущественно очень молодыми особями и, следовательно, воздействие популяции на среду в этой точке будет невелико. Если, наоборот, возрастность популяции высока (например, близка к 0,95), то популяция состоит преимущественно из старых, следовательно, ослабленных особей и ее влияние на среду будет также низким.

В точках же, где возрастность популяции приближается к 0,5 и где, следовательно, в ней преобладают наиболее жизнедеятельные особи g_1 и g_2 возрастных состояний, воздействие вида на среду будет велико.

Вообще говоря, размещение возрастности в пределах популяции должно отвечать размещению воздействия на среду. С этой точки зрения, участок ассоциации, занимаемый популяцией, можно представить как поле изменчивых напряжений воздействия вида на среду, как фитогенное поле популяции. Изображенное в разрезе, это поле напряжений выразится волнообразной кривой. Очевидно, это относится к популяциям многих видов. Волны напряжений могут налегать друг на друга, отражаться, интерферировать, может быть удастся найти в них проявление дифракции.

Эта модель подобна волновым явлениям не только в графическом смысле, но и в том, что напряжения, создаваемые популяцией в среде, смещаются: там, где вчера напряжения были малы (молодые участки популяции), они завтра могут усилиться, так как особи и число их будут расти; наоборот, на участках, сейчас старых, вследствие дальнейшего старения особей через некоторое время должно наблюдаться ослабление напряженности воздействия на среду, так как особи будут дряхлеть, но, занимая место, они воспрепятствуют, по крайней мере на некоторое время, возникновению нового подъема эдификаторного влияния, мешая росту молодежи. Такова жизнь...

Из сказанного видно, что флуктуации численности в обычном понимании, с нашей точки зрения, представляют выражение волновых процессов, составляющих содержание пространственно-временной динамики популяции как структурного элемента фитоценоза.

Мы молчаливо допускали до сих пор мирное существование популяции. Но в жизнь ее внедряются засухи и бесснежные зимы, гололед и весенние заморозки, пожары, инвазии вредителей и многие другие события катастрофического типа. Ослабление⁴ и исключение инспермации и возобновления вместе с взрослением и старением имеющихся особей может привести к тому, что возрастной спектр популяции утратит свою молодую часть, станет «правосторонним». Когда же возобновление восстановится, на остаток популяции, существовавшей до перерыва возобновления, хлынет новое свежее пополнение, которое, взрослея, образует как бы новую волну жизни.

⁴ Как показывают полевые наблюдения, прерывистый характер инспермации не обязательно связан с катастрофически резкими изменениями внешних условий. Возможно и постоянное, свойственное определенной климатической зоне или определенным ценотическим условиям, чередование благоприятных и неблагоприятных периодов для возобновления.

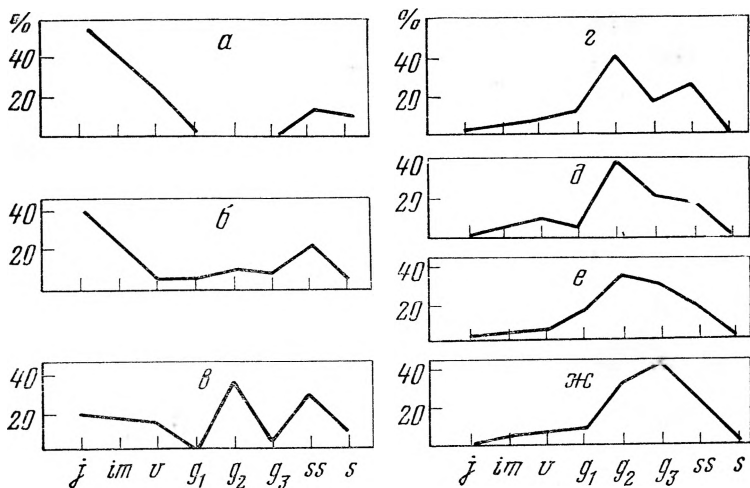


Рис. 3. Возрастные спектры ценопопуляций щучки дернистой как отражение волновых процессов развития ценопопуляций (по материалам Л. А. Жуковой) а, б, в — р. Ока; г, д, е, ж — р. Северная Двина; по оси абсцисс — возрастные группы особей; по оси ординат — доля участия (в %) каждой возрастной группы в ценопопуляции; а — появление новой волны возобновления наряду с остатками старой; б — г — постепенное перемещение максимума в спектре в связи с онтогенетическим развитием внедрившихся особей; д, е — слияние новой волны с остатками старой; ж — дальнейшее перемещение максимума в спектре в связи со старением особей, возникших в результате нескольких волн возобновления

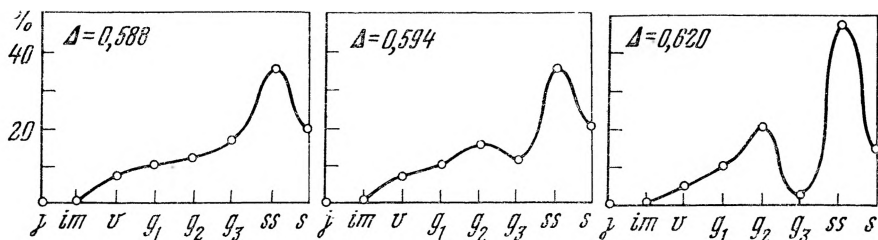


Рис. 4. Оценка возрастности разных ценопопуляций осоки ранней в Кунчеровской степи (по материалам В. С. Гращенковой)

Ценопопуляции расположены в ряд по увеличению индекса возрастности; увеличение возрастности связано с постепенным онтогенетическим развитием особей, возникших в результате волны возобновления

Такого рода волны вскрываются уже не в размещении возрастности, а в форме кривой, графически описывающей спектр популяции после пережитых ими нарушений (рис. 3, 4).

Развиваемое нами представление о волновом характере строения популяции соответствует выше выдвинутому положению, что популяции, входя в состав элементов анизотропности,

тем не менее объединяют их, стремясь невелировать границы микрогруппировок и ярусов. Последние возникают и поддерживаются вследствие наложения одинаковых фаз, а границы между ними возникают в результате интерференции в противоположных фазах (*Примечание редколлегии*. Наложение одинаковых фаз в данном случае можно понимать, например, как пространственное совпадение сгущений особей нескольких видов при анализе горизонтальной неоднородности ценопопуляции; наложение одинаковых фаз может быть выражено также в виде совпадения максимальных показателей фитомассы нескольких видов при ее вертикальном распределении. Наложение в противоположных фазах, возможно, выражается как пространственное совмещение в горизонтальном направлении сгущений одного вида с разряжением другого).

Искажение формы возрастного спектра возможно и без прекращения инспермации. Новый поток особей может возникнуть вследствие внешних и внутренних причин, вызывающих обильное размножение («волны жизни» С. С. Четверикова, 1905, популяционные волны Н. В. Тимофеева-Рессовского и др., 1973).

Эти явления еще не были предметом фитоценопопуляционного исследования, и, хотя теоретически можно предвидеть, что усложненные этим путем возрастные спектры должны отличаться от спектров восстановления популяций с нарушенным возобновлением, говорить об этом, не имея фактических данных, еще рано.

Итак, мы видим, что размещению элементов структуры свойственна волнообразность, которую по-другому можно характеризовать как периодичность. Но, как выяснено выше, пространственная периодичность отражает временную. С другой стороны, несомненно, что периодичности в обоих случаях соответствует изменение энергетического состояния среды, не сопровождаемое переносом самого материала среды. Учитывая это, мы считаем себя вправе моделировать периодичность строения и возобновления как волнообразность, а самые процессы постоянной и неизбежной перестройки и возобновления структуры сообщества рассматривать как процессы волновые.

С этой точки зрения перед современным учением о структуре фитоценозов возникают следующие три кардинальные задачи. Первая — волнообразные процессы в фитоценозе resultируются сложной функцией, далекой от синусоиды, выражающей элементарные волновые явления. Волны сообщества необходимо расчленить на элементарные. За элементарный волновой процесс естественно принять большой жизненный цикл (БЖЦ) сочленов фитоценоза. Повторяющийся из поколения в поколение БЖЦ можно рассматривать как элемент правильного волнового процесса, связанного с переносом энергии.

Эта первая задача в сущности уже была выдвинута Т. А. Работновым, правда, в несколько ином аспекте.

Вторая задача состоит в исследовании волн БЖЦ в их взаимодействиях, столкновениях и деформациях. В сущности эта задача сводится к исследованию сопряженности ценопопуляций в нашем (Уранов, 19356) понимании этого явления но с акцентом на изменения параметров сопряженности по этапам БЖЦ.

Исследования этого рода подводят нас вплотную к характеристике фитогенного поля популяции. Первые шаги в этом направлении сделаны в коллективе, работающем под нашим руководством.

Третья задача — расшифровка местных комбинаций растений в сообществе: микрогруппировок, ярусов, синузий, рассматриваемых в качестве наложений и взаимных деформаций фитоценоотических волн. Решение этой задачи подведет к исследованию и пониманию фитогенного поля фитоценоза. Это — задача будущего. Мы оставляем решение ее нашим ученикам и ученикам наших учеников.

Эти три задачи, конечно, не снимают других направлений исследования. Но мы позволяем себе думать, что изучение структуры сообществ с позиций волновых представлений должно существенно пополнить и углубить познание фитоценоза как природного явления.

2. ОСОБЕННОСТИ ПРОСТРАНСТВЕННОЙ СТРУКТУРЫ ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ РАСТЕНИЙ

Ценопопуляция как система характеризуется определенным взаимным размещением частей (элементов), т. е. пространственной структурой. В качестве элементов пространственной структуры ценопопуляций можно рассматривать ценопопуляционные локусы (см. раздел 1). Исследование взаимного размещения элементов ценопопуляции, их строения и динамики во времени составляет основную задачу при изучении пространственной структуры ценопопуляций.

Исследование пространственной структуры ценопопуляций дает возможность представить, как происходит изменение численности и возрастного состава популяции во времени, а также позволяет решать вопросы о взаимоотношениях видов в одном ценозе и на границе разных фитоценозов. Работами Н. П. Наумова (1965, 1967, 1973) показано, что пространственная структура популяций служит способом достижения оптимальной плотности населения и имеет существенное адаптивное значение.

Особенности пространственной структуры ценопопуляций у растений изучены слабо. Нельзя сказать, что размещение видов в пределах фитоценоза не привлекало внимание исследо-

вателей, но, как отмечает В. И. Василевич (1972) в сводном обзоре, силы в основном были сконцентрированы на изучении некоторых чисто статистических закономерностей, притом довольно часто исследование размещения заменялось изучением статистического распределения плотности особей или других показателей.

Наблюдения за размещением растений разных видов в ценозах (Pertulla, 1941; Работнов, 1950а, 1969; Грейг-Смит, 1967; Фрей, 1968; Василевич, 1971, 1972, 1973; и др.) свидетельствуют о том, что особи в ценозе размещены неравномерно, образуя скопления, т. е. размещение носит групповой (контагиозный — Грейг-Смит, 1967) характер, поэтому особое значение приобретают методы анализа пространственной структуры при групповом размещении особей (Harper, 1960).

В настоящее время существует сравнительно небольшое число методов, с помощью которых возможно исследовать групповое размещение особей вида в ценозе. Для этих целей можно использовать метод Грейг-Смита (1967), основанный на зависимости между дисперсией численности и размером площадок; метод вычисления основных параметров скоплений, разработанный на искусственных моделях (Cottam et al., 1957); метод итераций В. И. Василевича (1971, 1972, 1973). Основным недостатком метода Грейг-Смита является лежащее в его основе предположение о том, что скопления одного уровня имеют примерно одинаковые размеры, а это наблюдается далеко не всегда. Затруднительно использовать этот метод и в том случае, когда скопления не имеют четких границ, а довольно постепенно переходят одно в другое (Заугольнова, Шорина, 1971). Метод Коттема и др. можно использовать также по преимуществу в тех случаях, когда скопления довольно четко ограничены друг от друга, т. е. между ними есть территория, на которой особи данного вида отсутствуют (Заугольнова, Шорина, 1971). Метод, предложенный В. И. Василевичем, пригоден для полевых исследований, но позволяет получить только обобщенные характеристики (размер зон локального обилия вида).

При изучении группового размещения особей наибольшую трудность представляет выделение скоплений особей. В редких случаях оно возможно непосредственно в полевых условиях, когда их границы хорошо различимы. Опыт исследования пространственного размещения позволяет говорить о том, что наиболее точным является способ картирования особей вида с учетом их положения и возрастного состояния с последующим анализом размещения в лаборатории (см. карты размещения Шорина, 1970). При дальнейшей обработке материала использовались следующие методы выделения скоплений на основе их тщательного картирования: 1) метод визуального выделения скоплений; 2) выявление скоплений с помощью изодесм (соеди-

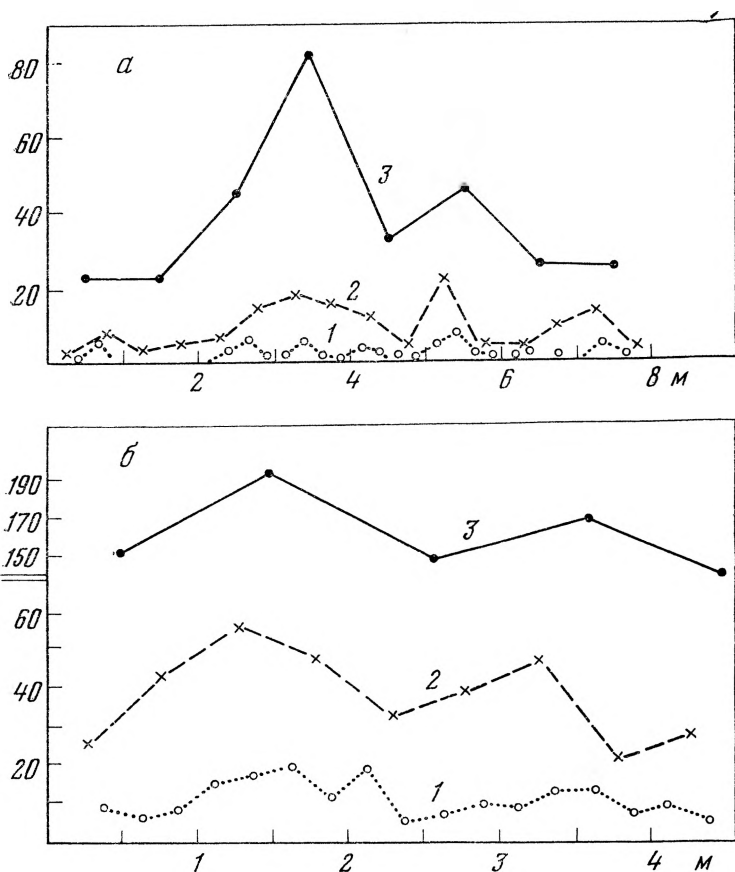


Рис. 5. Изменение плотности особей в ценопопуляциях (по трансекте)

a — *Alyssum lenense*; *б* — *Mercurialis perennis*; 1, 2, 3 — уровни агрегированности; по оси ординат — число особей на одной площадке; по оси абсцисс — последовательность площадок на трансекте; размер площадок, м²: 1 — 0,06, 2 — 0,25, 3 — 1

нение площадок, характеризующихся одинаковым классом плотности особей); 3) выделение и исследование скоплений с помощью трансект разной ширины.

В некоторых случаях границы скоплений у вида определяются глазомерно: в некоторых местообитаниях у *Galanthus vognowii* Los. — Шорина, 1970; *Medicago falcata* — Григорьева, 1975; *Potentilla glaucescens* — Заугольнова, 1974, но такое размещение сравнительно редко встречается в природе, что ограничивает применение визуального метода. Гораздо чаще, особенно у доминирующих видов скопления смыкаются и границы их визуально устанавливаются с большим трудом. Метод изодесм вообще не дал положительных результатов. Дальней-

шая работа показала, что для исследования пространственной структуры растений разных биоморф вполне применим метод трансект, подробное описание которого приводится в работе Л. Б. Заугольной (1976).

Методика работы. Трансекты закладывались таким образом, что пересекали участки, характеризующиеся как относительно высоким, так и низким обилием вида. Ширина и длина трансект варьировала в зависимости от размеров объекта и характера размещения особей. Трансекта разбивалась на площадки квадратной формы. Минимальный размер площадки примерно в три раза превосходил размер минимального фитогенного поля⁵ особи. Максимальный размер площадок (и вместе с тем наибольшая ширина трансекты) устанавливался эмпирически и был равен обычно 1—4 м². На трансекте картировались все особи исследуемого вида и отмечалось их возрастное состояние. Картирование особей позволило при обработке материала последовательно разбивать трансекту шириной 1—2 м на более узкие (шириной 0,5—0,25 м). При обработке материала строились кривые (рис. 5), отображающие изменение плотности особей на последовательно расположенных площадках определенного размера, составляющих трансекту. Подобная система изображений дала возможность выделить в рядах «всплески» численности (максимальные точки) и «провалы» (минимальные точки). Центры скоплений выделялись по максимальным точкам, а ближайшие к ним минимальные показатели плотности соответствовали границам скоплений. Участки с минимальной плотностью особей относились к разряду «промежутков» между скоплениями.

Метод трансект позволяет дать количественную характеристику скоплений в пределах ценопопуляций разных видов. Основными параметрами, предложенными нами для характеристики скоплений, являются: 1) средняя плотность особей в пределах скоплений (M_a), 2) протяженность скопления по трансекте (L_a), 3) дискретность скоплений (D).

Плотность особей в скоплениях определяется как среднее число особей на одну площадку в пределах выделенных скоплений. Протяженность также является средней величиной, полученной в результате многократного пересечения скоплений. Дискретность скоплений оценивалась двумя величинами: а) степенью отграниченности скоплений друг от друга (D_m); б) степенью отдаленности скоплений (D_L). Первый показатель оценивает то свойство скоплений, которое выражается в наличии между скоплениями зон с меньшей плотностью особей или с полным их отсутствием:

$$D_m = (M_a - M_i) / M_a,$$

⁵ Минимальное фитогенное поле в первом приближении ограничивается проекцией надземных или подземных растений (Уранов, 1965).

где M_i — плотность особей в промежутках между скоплениями.

Показатель меняется от 0 до 1; максимальной величины он достигает в том случае, когда плотность особей в промежутках между скоплениями равна 0. Степень отдаленности скоплений (D_L) характеризует относительное расстояние между скоплениями:

$$D_L = L_i / (L_i + L_a),$$

где L_i — протяженность промежутков между скоплениями.

Метод трансект позволяет получить для скопления в целом или для его большей части такую характеристику, которая ранее редко использовалась (Шорина, 1970) при анализе размещения особей, а именно возрастной спектр скопления. Если исследование пространственной структуры сочетается с наблюдениями на постоянных площадках в течение нескольких лет, можно также выяснить особенности динамики отдельных скоплений во времени.

Использованный нами метод позволил получить количественную характеристику размещения особей для следующих видов растений: *Stipa pennata*, *Festuca beckeri*, *Alyssum lenense* в условиях песчаных степей Наурзумского заповедника (Кустанайская обл.), *Medicago falcata* для пойменных лугов р. Воронеж и Медведица, *Aegopodium podagraria*, *Mercurialis perennis* для дубрав Теллермановского лесничества и Воронежского заповедника (табл. 1).

В исследованных популяциях растений обнаружены скопления разного порядка, что еще раз подтверждает наличие разных уровней агрегированности, отмеченное ранее Грейг-Смитом (1967). На нескольких примерах можно показать (рис. 5, 6), что скопления разного уровня существуют объективно и выделяются на основе статистических характеристик протяженности скопления. Для этого широкие трансекты (шириной 1 м) разбивались последовательно на все более узкие и на каждой трансекте определялась средняя протяженность скоплений и величина ошибки средней арифметической. К разным уровням были отнесены скопления, достоверно отличающиеся по средней протяженности скоплений.

Необходимо заметить, что единицей счета в исследованиях Грейг-Смита и его последователей обычно служил побег, поэтому первый уровень агрегированности совпадал с размером особи или отдельных парциальных образований; следующие уровни свидетельствовали так же, как и в наших примерах, о наличии скоплений особей или парциальных образований.

Количественная характеристика скоплений в некоторых видовых ценопопуляциях позволяет выявить особенности разме-

Таблица 1

Параметры размещения особей некоторых видов в пределах ценопопуляции

Вид	Параметр	Уровень агрегированности		
		I	II	III
<i>Stipa pennata</i> L.	L_a^*	3,7	Не выделен	Не выделен
	M_a^{**}	1,4***	»	»
	D_M	0,59	»	»
	D_L	0,27	»	»
	L_a	1,6	8,3	Не выделен
<i>Festuca beckeri</i> Hack.	M_a	4,2	1,6***	»
	D_M	0,61	0,71	»
	D_L	0,29	0,18	»
	L_a	0,7	1,5	2,8
	M_a	28,8	23,8	24,7
<i>Aegopodium podgraria</i> L.	D_M	0,52	0,35	0,33
	D_L	0,56	0,51	0,48
	L_a	0,7	1,7	2,9
	M_a	32,6	26,2	23,2
	D_M	0,58	0,39	0,26
<i>Mercurialis perennis</i> L.	D_L	0,62	0,58	0,46
	L_a	0,6	1,3	4,5
	M_a	17,4	6,2	2,8
	D_M	0,97	0,92	0,74
	D_L	0,90	0,48	0,11
<i>Medicago falcata</i> L.	L_a	0,52	1,1	2,5
	M_a	19,2	13,2	10,1
	D_M	0,87	0,56	0,35
	D_L	0,55	0,39	0,39
<i>Alyssum lenense</i> Adam.				

* L_a в м.** M_a — число счетных единиц на 0,25 м².

*** Средняя плотность только взрослых особей.

щения у растений разных жизненных форм с различным способом размножения и разной ролью в ценозе.

У стержнекорневых многолетников с активным семенным возобновлением и подчиненным положением в ценозе (ассектаторы) — *Alyssum lenense*, *Medicago falcata* — наибольшей плотностью отличаются скопления самого низкого порядка, по мере укрупнения скоплений плотность может снижаться довольно резко. Возможны два варианта группового размещения:

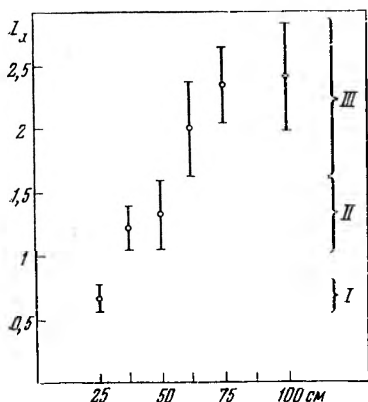


Рис. 6. Определение протяженности скоплений для установления уровней агрегированности в ценопопуляции *Aegorodium podagraria*

По оси ординат — протяженность скоплений; по оси абсцисс — ширина трансекты; точками обозначены средние величины; вертикальными линиями — зона варьирования, равная $\pm 3\sigma$; I, II, III — выделенные уровни агрегированности

а) с хорошо выраженным более плотным «центром» или «центрами» (последние соответствуют скоплениям I порядка), например *Medicago falcata*. Коэффициент плотности центра (т. е. отношение средней плотности скоплений I порядка к плотности скоплений III порядка) равен 5,8; б) более плотный «центр» выделяется слабо. Коэффициент плотности центра невысок — 1,9 (*Alyssum lenense*).

Каждое скопление более высокого уровня может включать одно или несколько скоплений более низкого уровня. Первый вариант скопления можно назвать моноцентрическим, второй — полицентрическим (рис. 7).

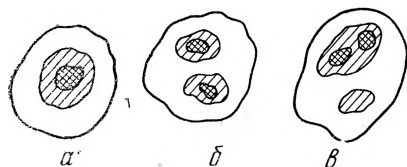


Рис. 7. Схема типов скоплений

а — моноцентрические; б, в — полицентрические; различной штриховкой показана разная плотность скоплений

Вероятно, что первый тип скоплений формируется из одного центра, которым может стать материнская генеративная особь; второй тип образуется благодаря слиянию нескольких скоплений.

У люцерны при увеличении размеров скоплений (при переходе от скоплений низкого уровня к более высокому) значительно сокращаются расстояния между скоплениями (D_L изменяется от 0,90 до 0,20); у бурачка относительное расстояние между скоплениями при увеличении их размеров также падает, но менее значительно, чем у люцерны (D_L изменяется от 0,55 до 0,39). По-видимому, различия в размещении этих двух видов заключаются в том, что у люцерны скопления более «стянуты» к центру, а у бурачка они более диффузные; у люцерны увеличение протяженности скоплений (особенно при переходе

от II уровня к III) происходит более резко, чем у бурачка. Более четкую агрегированность скоплений у люцерны подтверждают различия в величине D_m — для всех трех уровней агрегированности: этот показатель у скоплений люцерны выше, чем у скоплений бурачка. На этом основании можно различать четко групповое (*Medicago falcata*) и относительно более диффузное размещение (*Alyssum lenense*).

В ценопопуляциях плотнoderновинных злаков из группы доминант (*Stipa pennata*, *Festuca beckeri*) на исследованной территории (использованы трансекты шириной 1 м, длиной до 300 м) выделяется не более двух уровней агрегированности у овсяницы и один уровень у ковыля. Скопления у этих видов слабо дискретны (D_m составляет 0,6—0,7) и сильно сближены ($D_L = 0,29—0,18$); в результате пространственное размещение оказывается более простым по структуре и менее дискретным — границы скоплений выявить визуальным методом трудно. Такое размещение можно отнести к разряду диффузных.

В ценопопуляциях длиннокорневищных растений весьма затруднительно использовать особь как единицу счета при изучении размещения. В данном случае каждое парциальное образование (куст или побег) можно рассматривать в качестве элементарного источника фитогенного поля, в какой-то степени аналогичного особи у стержнекорневых растений или дерновине плотнoderновинных злаков (см. «Ценопопуляции растений», 1976).

У некоторых длиннокорневищных растений было исследовано размещение парциальных образований: кустов у пролесника *Mercurialis perennis* L. и побегов у сныти *Aegorodium podagraria* L. У пролесника и сныти выделены три уровня агрегированности. Параметры скоплений обоих видов практически одинаковы (различия недостоверны) и не меняются при переходе от чистой заросли одного вида к смешанной заросли обоих видов. Полное сходство характеристик скоплений обоих видов определяется изоморфной структурой их особей.

Скопления пролесника и сныти слабо дискретны (табл. 1) и практически лишены плотного центра. Коэффициент плотности центра у сныти равен 1,2, у пролесника — 1,4. У обоих видов при увеличении размеров скоплений степень их отдаленности (D_L) меняется незначительно.

Отсутствие четко выраженных центров скоплений у сныти и пролесника связано с особенностями размножения этих видов и слабой дифференциацией парциальных образований по размерам. Виды типа пролесника и сныти лишены свободно отделяющихся диаспор (семена, глубоко омоложенные зачатки), и особенности размещения последних не могут служить причиной образования скоплений с ясно выраженным центром, как это наблюдается у *Medicago falcata*.

Таблица 2

Возрастные спектры скоплений (II порядка) у люцерны и бuraчка, %

Вид	Номер скоплений	j	im	v	g ₁	g ₂	g ₃
<i>Medicago falcata</i>	1	7,7	30,8	11,5	34,6	15,4	—
	2	15,2	28,8	44,1	5,1	5,1	1,7
	3	2,5	17,5	12,5	45,0	17,5	5,0
	4	—	24,3	33,8	37,8	2,7	1,4
	5	6,1	41,6	33,8	10,8	7,7	—
	6	—	—	5,2	41,4	50,0	3,4
<i>Alyssum lenense</i>	1	35,5	29,0	16,4	6,4	9,5	3,2
	2	20,2	25,3	44,3	1,3	7,6	1,3
	3	12,1	28,7	21,2	28,0	7,5	1,5
	4	4,3	30,4	34,8	21,7	8,7	—
	5	—	15,8	15,8	52,6	10,5	5,3
	6	29,3	20,9	15,1	23,2	8,1	3,4

Исследование возрастных спектров скоплений дает возможность выявить целый ряд общих закономерностей в пространственной структуре ценопопуляции. Прежде всего различные скопления оказываются не идентичными по возрастным спектрам и у некоторых видов дают целый набор спектров от одновершинного до двувёршинных с различным сочетанием возрастных групп, создающих максимум в спектре (табл. 2). Такая динамическая картина пространственной структуры особенно характерна для некоторых стержнекорневых многолетников, возобновляющихся семенным путем (*Medicago falcata* — стержнекорневая форма, *Alyssum lenense*). У этих видов насчитывается до 10—12 вариантов возрастных спектров с учетом структуры отдельных скоплений.

Исследуя ценопопуляционные локусы этих видов в пространстве, можно подобрать практически все возможные варианты спектров и построить последовательный ряд, где положение каждого варианта будет соответствовать некоторому моменту возрастного развития скоплений (Григорьева, 1975; Заугольнова, 1976). Наблюдения за развитием скоплений конкретных видов во времени и распределение их в пространстве подтверждает положение А. А. Уранова о том, что жизнь ценопопуляции протекает в форме несинхронных возрастных изменений различных локусов, составляющих ценопопуляцию.

В данной работе приведены данные, иллюстрирующие формирование и развитие скоплений у растений некоторых жизненных форм.

Исследование ценопопуляций *Alyssum lenense* проводилось в течение нескольких лет на постоянных площадках (рис. 8, а), что позволило проследить некоторые этапы развития скопле-

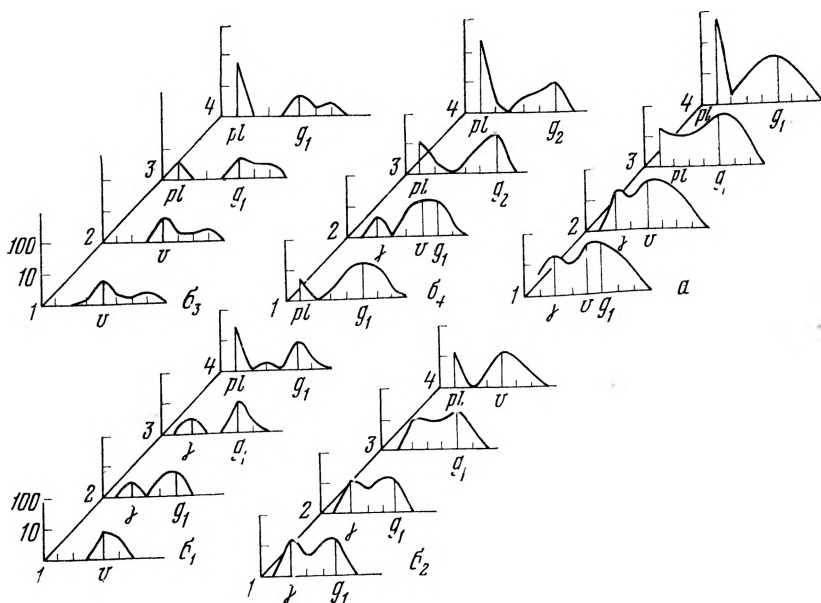
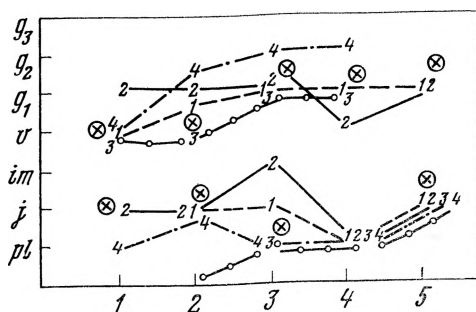


Рис. 8. Схема динамики возрастных спектров различных скоплений в ценопопуляции *Alyssum lenense*

a — изменение спектра всей популяции в течение 1972—1973 гг. Цифрами обозначены сроки наблюдений: 1 — 19/V.1972; 2 — 10/IX.1972; 3 — 12/V.1973; 4 — 10/IX.1973; по оси ординат — численность возрастных групп в логарифмической шкале; по оси абсцисс — возрастные группы; буквами отмечены только те возрастные группы, которые образуют максимум в спектре; b_1 , b_2 , b_3 , b_4 — возрастные спектры четырех скоплений в те же моменты времени

Рис. 9. Изменения в положении максимальных точек возрастных спектров скоплений (в популяции *Alyssum lenense*) во времени

По оси ординат — возрастные группы, преобладающие в возрастных спектрах скоплений; по оси абсцисс — сроки наблюдений: 1 — V.1972; 2 — IX.1972; 3 — V.1973; 4 — IX.1973; 5 — V.1974; на кривых цифрами отмечены номера скоплений; кружком — максимумы в спектре ценопопуляции



ний и выяснить, как этот процесс протекает в разных скоплениях. На рис. 8, *b* представлены возрастные спектры четырех скоплений и изменение их в течение двух лет (4 срока наблюдений). Схема позволяет говорить о периодичности возобновления как в пределах отдельных скоплений, так и популяции в целом. Наиболее активное поступление всходов имело место,

по нашим наблюдениям, осенью 1970 и 1973 гг. при условии значительного количества осадков. Весной 1972 и 1973 гг. поступление всходов было незначительным и имело место не во всех скоплениях. Осенью 1972 г. всходы практически отсутствовали. Резкие колебания количества всходов приводят к возникновению волны возобновления, которая впоследствии приводит к перемещению максимума в спектре с всходов на ювенильные, имматурные и другие особи (рис. 8, 9). Перемещение максимума отмечено и во взрослой части ценопопуляции — за время наблюдения максимум в спектре скоплений сместился с v на g_1 . Приведенные примеры иллюстрируют также несинхронность возрастных изменений в разных скоплениях (рис. 9). Практически пути развития каждого из приведенных скоплений оказались индивидуальны, что связано с разной скоростью развития и неодинаковыми темпами отмирания в разных скоплениях. Рис. 8 дает также представление о соотношении возрастного спектра исследованного участка популяции (рис. 8, а) и отдельных скоплений (рис. 8, б). Возрастной спектр популяции отражает возрастной состав наиболее часто встречающихся скоплений (т. е. модального варианта), а развитие популяции во времени происходит в соответствии с теми же закономерностями, что и развитие отдельных скоплений. Таким образом, наши наблюдения подтверждают положение А. А. Уранова о том, что жизнь популяции протекает в форме несинхронных возрастных изменений различных ценопопуляционных локусов, составляющих популяцию.

Приведенные материалы свидетельствуют о том, что пространственная неоднородность ценопопуляции связана с характером развития локусов во времени. При исследовании фитоценозов связь между пространственной и временной динамикой отмечалась целым рядом авторов. Так, Б. П. Колесников (1956) рассматривал пространственные варианты кедрово-широколиственных лесов как этапы в возрастном ряду развития кедровников. Аналогичный подход к анализу пространственной неоднородности комплексной растительности можно обнаружить в ряде работ (Watt, 1947, Швырева, 1939). Именно идея о неразрывной связи пространственно-временных изменений лежит в основе лесоведческих работ, где возрастные ряды древостоев рассматриваются на основе вариантов, существующих в пространстве. Анализ структуры ценопопуляционных локусов позволяет считать, что в основе пространственно-временной динамики фитоценозов лежат аналогичные изменения видовых популяций растений.

Метод картирования позволяет составить гипотетический ряд, иллюстрирующий последовательные этапы развития скоплений в ценопопуляциях люцерны желтой (использованы материалы по стержнекорневой жизненной форме, которая возобновляется семенным путем). Плоды и семена люцерны обычно

оппадают в непосредственной близости от материнской особи. Скопления самого низкого уровня формируются в результате обильного плодоношения средневозрастной генеративной особи. На первых этапах развития скопление представлено в основном ювенильными или имматурными особями (рис. 10, а). Молодые скопления, как правило, характеризуются относительно высокой численностью. По мере того как особи проходят основные этапы онтогенеза, скопление изреживается и стареет (рис. 10, а—в). Одновременно происходит приживание новых зачатков в пределах скопления, что приводит к усложнению его структуры и волнообразному изменению ее во времени, т. е. на фоне общего постепенного старения могут наблюдаться более кратковременные обратимые процессы возрастных изменений. Если приживание зачатков происходит за пределами рассматриваемого скопления, это приводит к формированию нового скопления и одновременно к образованию скоплений более высокого уровня агрегированности (рис. 10, г, д).

Таким образом, при формировании скоплений можно выделить несколько последовательных этапов (рис. 11):

- 1) образование скоплений низкого уровня при слабом рассеивании зачатков;
- 2) возрастное развитие скоплений, усложнение структуры, волнообразное изменение спектра, уплотнение скоплений и расширение занятой ими территории;
- 3) возникновение новых скоплений за счет плодоношения особей первой и всех последующих генераций; частичное слияние вновь образующихся скоплений друг с другом и с более старыми, формирование скоплений более высокого уровня.

Аналогично происходит формирование скоплений в ценопопуляциях *Alyssum lenense*. При сопоставлении в пределах трансекты величины общего проективного покрытия и наличия скоплений у этого вида не обнаружено какой-либо четкой связи между этими показателями; это позволяет предполагать, что фитоценотическая обстановка не является причиной образования скоплений у данного вида. Отсутствие четко выраженных изменений в составе и строении фитоценоза в пределах трансекты не дает оснований считать, что неоднородность абиотической среды может служить причиной образования скоплений. Более вероятно связывать формирование скоплений с характером семенного размножения вида (обильное плодоношение, осыпание плодов в непосредственной близости от материнских растений).

Анализ возрастной структуры скоплений у длиннокорневищных растений (*Aegopodium podagraria*, *Mercurialis perennis*) позволяет вскрыть механизмы образования и динамику скоплений у видов, возобновляющихся с помощью неглубоко омоложенных вегетативных зачатков. По особенностям возрастного

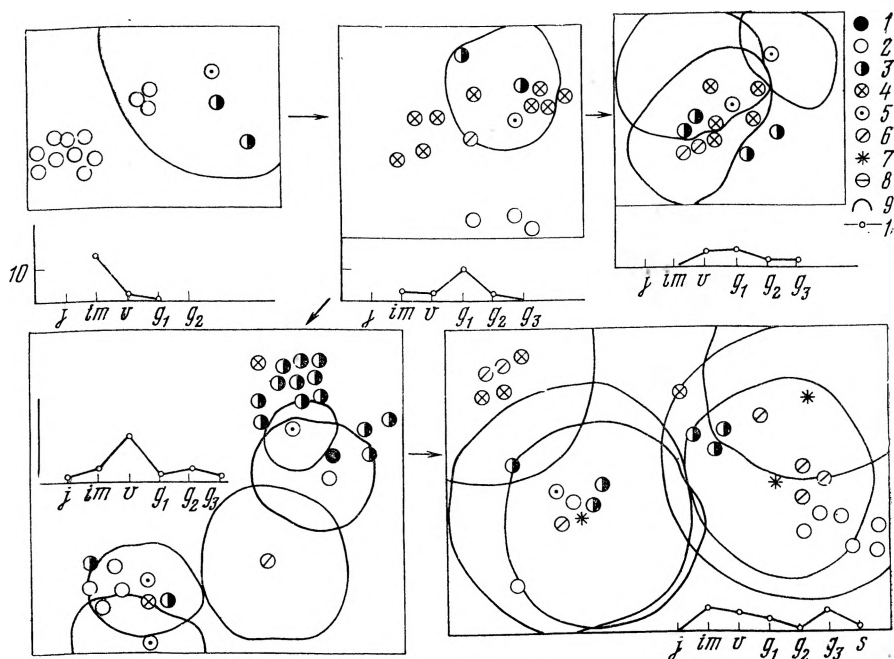
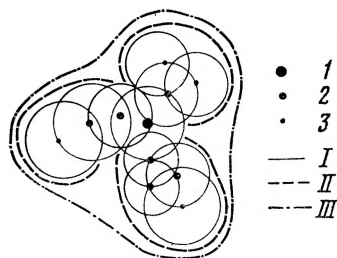


Рис. 10. Последовательные этапы развития скоплений в ценопопуляции люцерны

1 — j ; 2 — im ; 3 — v ; 4 — g_1 ; 5 — g_2 ; 6 — g_3 ; 7 — ss ; 8 — отпад; 9 — очертания надземной части генеративных особей; 10 — возрастной спектр скоплений

Рис. 11. Схема формирования скоплений разного уровня

I, II, III — границы скоплений разного уровня; 1, 2, 3 — особи разных поколений, являющиеся источниками образования скоплений



спектра среди скоплений I уровня выделяются четыре варианта (рис. 12). Скопления первого варианта отличаются преобладанием однолетних парциальных побегов, они могут быть охарактеризованы как молодые. Скопления второго варианта по преобладанию группы g_2' квалифицируются как зрелые, скопления третьего варианта — как стареющие (табл. 3, рис. 12).

Образование скоплений первого варианта происходит на освободившейся площади вследствие вегетативной инвазии (рост

Рис. 12. Развитие скоплений I уровня у пролесника и сныти

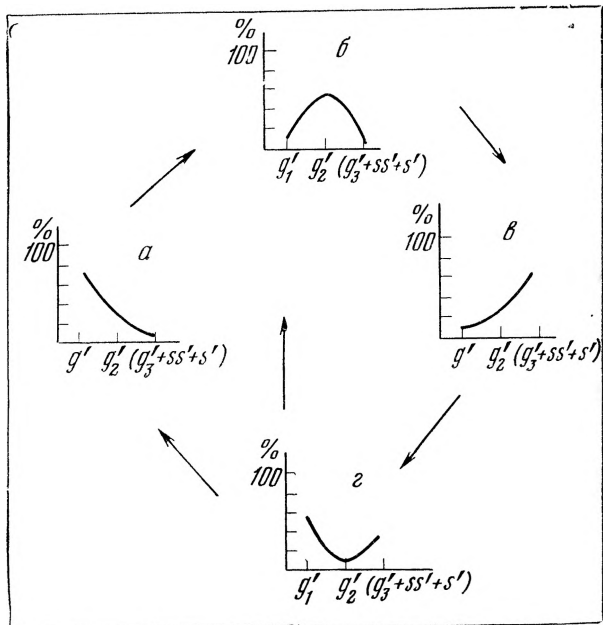
Стрелками показана последовательность прохождения скоплением отдельных фаз развития;

а — молодое скопление;

б — зрелое;

в — стареющее;

г — омоложенное



плагиотропных побегов со стороны соседних скоплений). По мере насыщения свободной территории парциальными побегам (и кустами) происходит взросление скопления, оно переходит в зрелое состояние. Дальнейшее развитие скопления заключается в старении и постепенном отмирании парциальных образований, такое скопление является стареющим. По мере освобождения площади в пределах скопления наблюдается внедрение в него новых плагиотропных побегов (новая инвазия). В тех случаях, когда в скоплении происходит внедрение и приживание новых плагиотропных побегов и одновременно еще сохраняются старые парциальные образования, в возрастном спектре наблюдается минимум на g'_2 . Этот последний, четвертый, вариант скопления может быть назван омоложенным. Дальнейшее его развитие, проявляющееся во взрослении однолетних парциальных кустов (или побегов) и перемещении максимума с g'_1 на g'_2 при одновременном отмирании старых кустов, приводит ко второму (реже к первому) варианту спектра (рис. 12). Полный цикл развития скопления занимает не менее 10—15 лет, что соответствует длительности жизни парциального образования. Циклическое развитие скоплений I уровня обусловлено периодичностью в образовании плагиотропных побегов. Длительность цикла может увеличиваться в случае продолжительного и относительно постоянного внедрения плагиотропных побегов, и скопление задерживается более длительное время в зрелом состоя-

Таблица 3

Возрастные * спектры скоплений (I уровня) у пролесника и сныти

Вид	Номер скопления	Возрастные группы				
		g ₁ '	g ₂ '	g ₃ '	ss'	s'
<i>Mercurialis perennis</i> **	1	19,2	66,4	8,1	6,3	—
	2	44,0	42,2	10,3	3,0	0,5
	3	28,0	27,4	35,1	5,0	4,5
	4	33,0	12,0	55,0	—	—
	5	40,3	34,0	20,6	5,1	—
	6	34,2	29,2	35,1	0,8	0,7
	7	15,0	12,4	60,0	9,0	3,6
	8	32,4	34,0	33,6	—	—
	9	44,0	15,4	40,6	—	—
	10	25,7	30,3	39,8	1,6	2,8
<i>Aegopodium podagraria</i>	1	18,4	48,4	24,1	8	1,2
	2	9,2	61,8	23,0	6,0	—
	3	2,3	60,1	37,6	—	—
	4	16,1	40,2	37,3	6,4	—
	5	5,0	25,0	15,0	40,0	15,0
	6	37,5	29,4	21,1	12,0	—
	7	10,2	31,4	37,2	12,1	9,1
	8	—	36,1	28,1	22,0	13,8
	9	—	51,4	20,6	14,0	14,0
	10	35,0	29,2	19,1	13,3	3,4

* Возрастные группы выделены у парциальных кустов (и побегов):

g₁' — однолетние (молодые);g₂' — двух-трехлетние (зрелые);g₃' — многолетние (стареющие) генеративные;

ss' — субсенильные;

s' — сенильные

** По неопубликованным материалам Н. А. Тороповой.

нии. Как показывают наблюдения в ценопопуляциях сныти и осоки волосистой в течение нескольких лет, периодичность образования новых плагиотропных побегов связана, по крайней мере, с двумя обстоятельствами: 1) периодичностью возникновения почек возобновления, поскольку они формируются не ежегодно (эндогенные причины); 2) колебаниями экотопических условий по годам (экзогенные причины).

Длиннокорневищные, вегетативно-подвижные доминанты травяного покрова широколиственных лесов характеризуются более высокой степенью стабильности пространственной структуры ценопопуляции (табл. 3) по сравнению со стержнекорневыми многолетниками, описанными выше.

Наибольшая стабильность свойственна скоплениям самого высокого уровня (табл. 4), скопления I и II уровня более дина-

Таблица 4

Участие скоплений разных вариантов в ценопопуляциях пролесника и сныти на трех уровнях агрегированности *

Вид	Уровни агрегированности	Варианты скоплений, %			
		1	2	3	4
<i>Mercurialis perennis</i> **	I	10	14	22	54
	II	1	4	24	71
	III	—	0,7	10	89,3
<i>Aegopodium podagraria</i>	I	6	48	42	4
	II	2	65,4	32	0,6
	III	—	86	14	—

* Процентное участие скоплений разных вариантов для обоих видов на трансектах суммарной длиной 100 м; на I уровне агрегированности исследовано 50 скоплений, на II — 35, на III — 20.

** По материалам Н. А. Тороповой.

мичны по структуре, но все же среди них доминируют спектры одного-двух вариантов из четырех возможных.

Относительная стабильность возрастной структуры скоплений у этих видов обусловлена: 1) небольшим набором возрастных состояний, выделяемых в популяциях этих видов; 2) относительной длительностью существования парциальных образований (более 10 лет), высокой степенью их выживаемости; 3) относительной стабильностью темпов их развития в разных скоплениях.

Неоднородность экологических условий в дубравах, как показали исследования В. А. Чижиковой (1967а, б), не может служить причиной образования скоплений (пятен) крупного масштаба (протяженностью несколько метров) у сныти и осоки волосистой. Еще менее вероятно объяснять неоднородностью среды образование скоплений низкого уровня. По-видимому, причины образования скоплений у исследованных видов связаны с особенностями развития ценопопуляций в разных ее точках.

Как показывает обзор литературы и наши наблюдения, основные причины пространственной неоднородности ценопопуляций у растений можно свести к следующим: 1) неоднородность абиотической среды (Работнов, 1950а; Phillips, 1954; Kershaw, 1958; Owen, Harberd, 1970); 2) взаимоотношения между видами (Работнов, 1950а; Василевич, 1970, 1972); 3) биологические свойства вида и характер развития популяции в каждой точке фитоценоза (Работнов, 1950а; Курочкина, 1970; Шорина, 1970; Заугольнова, Шорина, 1971; Донскова, 1972; Заугольнова, 1974). Необходимо заметить, что часто все эти причины действуют в совокупности, поэтому трудно бывает выделить решающую. Так,

тщательное изучение размещения видов на границе двух ассоциаций в сочетании с исследованиями некоторых свойств среды (Ниценко, 1973) все же не привело автора к положительному ответу о связи этих явлений в большинстве исследованных случаев. Вопрос о причинах образования скоплений оказывается достаточно сложным, и его, по-видимому, необходимо решать для каждого вида дифференцированно.

Довольно сложным оказывается и решение вопроса о причинах существования скоплений разного уровня агрегированности. Анализ материала по пространственной структуре ценопопуляций *Medicago falcata* и *Alyssum lepense* позволяет предполагать, что у этих видов образование скоплений разного уровня связано с этапами формирования популяционной структуры в пространстве и колебаниями общей численности вида в ценозе. Наличие четко отграниченных мелких скоплений только одного уровня свидетельствует о начальном периоде формирования пространственной структуры популяции; присутствие скоплений разного уровня агрегированности говорит о развитии и совершенствовании группового размещения; дальнейшее увеличение численности приводит к слиянию скоплений, нивелировке различий по уровням агрегированности и формированию диффузно-группового размещения особей с небольшим числом (или одним) уровней агрегированности.

Исследования пространственной структуры ценопопуляций выдвигает целый ряд вопросов, связанных со свойствами и поведением популяционных локусов у разных видов растений, степенью их динамичности и механизмами стабильности популяций, требующих дальнейшего изучения.

3. ДИНАМИКА ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ ВО ВРЕМЕНИ

Погодичная динамика ценопопуляций некоторых видов песчаных степей Наурзумского заповедника

Изменчивость во времени представляет одно из существенных свойств ценопопуляций. Формы такой изменчивости многообразны (Работнов, 1968, 1974, 1975; Куркин, 1976) и связаны как с колебаниями внешних условий (экзогенные факторы), так и с развитием самих ценопопуляций (эндогенные факторы). Но степень изменчивости различных видов, составляющих фитоценоз, оказывается не одинаковой, что позволяет одним видам сохранять доминирующее положение в ценозе в течение длительного времени, а другим — резко изменять его в зависимости от условий.

Различная степень динамичности видов нашла отражение в первых попытках классификации растений по их фитоценотической роли. Выделение групп компонентов и ингредиентов (Па-

ческий, 1917), пациентов и эксплерентов (Раменский, 1938) отражало не только ценотическую роль вида, но и способность растений изменять ее в разных условиях. Различная степень устойчивости и реактивности видов была положена в основу классификации видов, предложенной Т. А. Работновым (1955, 1966); она базируется на изменении численности особей в ценопопуляции и их жизненного состояния. Учитывая степень изменчивости возрастного состава и характер самоподдержания ценопопуляций разных видов, К. А. Куркин (1976) выделил три биологических типа популяций: а) стабильный, б) вегетативно-лабильный, в) генеративно-лабильный. Однако при отнесении популяций к тому или иному типу использованы очень приблизительные оценки структуры и численности ценопопуляций и в общем остается неясным, на основе каких критериев решается вопрос о степени лабильности ценопопуляций. Для дальнейшей разработки механизмов устойчивости и динамичности видов в ценозе необходима количественная оценка основных процессов в ценопопуляциях разных видов и выявление их связей с экологическими и ценогическими факторами. Такими процессами, видимо, можно считать: 1) характер и степень изменений численности и возрастного состава во времени, 2) интенсивность отмирания особей, 3) темпы их онтогенетического развития. Для сопоставления ценопопуляций по степени их динамичности желательно введение количественных показателей, которые помогли бы более определенно решать вопрос о степени лабильности ценопопуляций. В данном разделе мы сделали попытку сопоставить ценопопуляции некоторых степных видов на основе изменения во времени численности и возрастного состава их ценопопуляций и найти количественные характеристики для сравнения степени динамичности видов во времени.

Наблюдения проводились на постоянных площадках в течение 1970—1976 гг. на территории Наурзумского заповедника (Кустанайская обл.) в подзоне сухих степей на участках псаммофильно-разнотравной овсяницево-перистоковыльной ассоциации (*Stipa pennata* L.—*Festuca beckeri* Hack.). Почвы участка легко песчаные, темнокаштановые; общее проективное покрытие — 30—50%, высота травостоя: I ярус — 40—60 см, II ярус — 20—25 см. Наибольшую роль в ценозе играют следующие виды, имеющие обилие cop_3 — cop_4 : *Festuca beckeri*, *Koeleria glauca* (Spreng.) DC., *K. macrantha* (Ledeb.) Schult., *Phleum phleoides* (L.) Karst., *Poa bulbosa* L., *Stipa capillata* L., *S. pennata*, *Artemisia campestris* L., *Centaurea sibirica* L., *Potentilla glaucescens* Willd. ex Schlecht., *Scorzonera ensifolia* Bieb.

Наблюдения над одним из видов (*Alyssum lenense* Adam.) проводились на участке, где представлен демулационный вариант той же ассоциации; общее проективное покрытие составляет 5—30%, доминируют *Stipa pennata*, *Festuca beckeri*, но обилие их невелико и составляет cop_1 — sp, другие виды имеют обилие

sp — sol; большую роль играет *Alyssum lenense*, обилие которого составляет сор₃—сор₁, местами значительно участие однолетних (*Coryspermum hyssopifolium* L., *Polygonum arenarium* Waldst. et Kit.).

При изучении ценопопуляций⁶ использовали постоянные трансекты размером $0,5 \times 10$ м², разделенные с помощью колышков на мелкие площадки квадратной формы ($0,5 \times 0,5$ м²). В 1970 г. в начале — середине июня было проведено первичное картирование всех особей на площадках. Картирование производилось с помощью алюминиевой рамки размером $0,5 \times 0,5$ м², разделенной с помощью съемных металлических прутьев на мелкие квадраты размером в 1 дм². На миллиметровой бумаге наносили местоположение каждого растения (в масштабе 2 : 1). Каждая особь получала порядковый номер и под этим номером на перфокарте записывались: название вида, возрастное состояние растения, количество генеративных и вегетативных побегов. Ежегодно в начале июня проводился повторный учет растений на площадках. При инвентаризации отмечались изменения по указанным выше признакам, учитывались вновь появившиеся ювенильные особи, отмечались отмершие растения. Учет всходов на всей трансекте затруднителен по чисто техническим причинам, поэтому он проводился на части площадки, размером $0,2 \times 0,5$ м²; в составе трансекты учитывалось 20 таких площадок, всходы подсчитывали один раз в месяц в течение вегетационного периода.

Поскольку в состав изучаемой ассоциации входят растения разных биоморф, возникает вопрос о том, что является счетной единицей при картировании растений на постоянных площадках. Условия учета не позволяют проводить раскопки, поэтому выбор счетной единицы определяется не только принципиальными соображениями (см. «Ценопопуляции растений», 1976), но и практическими возможностями, т. е. необходимостью учесть растение, не повредив его. В одних случаях в качестве счетной единицы использовалось морфологически целостное образование — особь (стержнекорневые многолетники), в других — клон (плотнoderновинные злаки), в третьих — моноподиальный побег (некоторые короткокорневищные растения).

Рассмотрим некоторые особенности многолетней динамики ценопопуляций пяти видов растений — *Stipa pennata*, *Festuca beckeri*, *Artemisia campestris*⁷, *Alyssum lenense*, *A. tortuosum* Waldst et Kit. Первые два вида являются содоминантами сообщества и относятся к плотнoderновинным злакам; их ценопопу-

⁶ В работе кроме автора принимали участие сотрудники проблемной биологической лаборатории и кафедры ботаники МГПИ им. В. И. Ленина: Л. И. Воронцова, А. М. Былова, Е. А. Просвирнина, Д. Л. Теплов, которым автор выражает глубокую признательность и благодарность.

⁷ Приводится материал по одной из форм этого вида — *A. campestris* f. *sericea* (см. Ценопопуляции растений, 1976).

Таблица 5

Изменение численности ценопопуляций (без всходов) некоторых видов степных растений по годам (размер трансекты $0,5 \times 10 \text{ м}^2$)

Вид	Годы наблюдений						
	1970	1971	1972	1973	1974	1975	1976
<i>Stipa pennata</i>	118	138	137	126	115	106	118
<i>Festuca beckeri</i>	82	87	82	78	69	64	73
<i>Artemisia campestris</i>	85	90	71	61	51	41	28
<i>Alyssum tortuosum</i>	5	13	13	12	13	0	4
	—	—	367	369	1275	—	28
<i>Alyssum lenense</i> *			371	347	488		—

* Учет проводился два раза в сезоне: весной (числитель дроби) и осенью (знаменатель).

ляции возобновляются только семенным путем; у этих видов к концу онтогенеза происходит полная дезинтеграция особей на партикулы, составляющие клон (Беданоква и др., 1975; Ценопопуляции растений, 1976), счетной единицей является особь (до средневозрастного состояния), клон (средневозрастное, частично старое генеративное и субсенильное состояния), партикула (старое генеративное, субсенильное, сенильное состояния).

Artemisia campestris, *Alyssum lenense*, *A. tortuosum* — стержнекорневые полукустарнички, которые возобновляются также семенным путем; вегетативное размножение отсутствует; эти растения характеризуются меньшей длительностью онтогенеза по сравнению с первыми двумя видами, у бурачков дезинтеграция отсутствует вовсе, у полыни — в конце онтогенеза иногда отмечается частичная дезинтеграция особи.

В течение 7 лет наблюдений максимальная численность (табл. 5) в ценопопуляциях ковыля, овсяницы, полыни и бурачка извилистого отмечена в 1971 г., который характеризовался влажной весной и летом; значительное количество осадков отмечено и осенью предыдущего 1970 г., что способствовало появлению и приживанию всходов (табл. 6). В ценопопуляции бурачка ленского максимум численности приходится на 1974 г. в связи с тем, что осенью 1973 г. произошло массовое внедрение всходов после обильных дождей (табл. 6).

В течение 1971—1975 гг. численность особей у трех видов уменьшилась (табл. 5), произошло резкое снижение численности у *Alyssum tortuosum* до полной элиминации в пределах трансекты (1975 г.); у *A. lenense* наблюдались изменения численности флуктуационного характера и резкое падение численности в 1975 г. В 1976 г. в ценопопуляциях ковыля и овсяницы численность особей несколько увеличилась. Сходство характера изменений численности связано с общностью причин, которые их выз-

Таблица 6

Численность всходов у некоторых видов степных растений
(трансекта $0,2 \times 10 \text{ м}^2$)

Вид	1970		1971		1972		1973		1974		1975	
	V	IX	V	IX	V	IX	V	IX	V	VII	V	IX
<i>Stipa pennata</i>	2	0	12	0	12	0	1	0	0	0	13	0
<i>Festuca beckeri</i>	1	19	12	0	0	0	1	3	0	0	0	0
<i>Artemisia campestris</i>	12	0	68	0	0	0	0	94	0	28	0	0
<i>A. tortuosum</i>	0	3	2	1	1	0	0	68	0	19	0	0
<i>Alyssum lenense</i> *	—	—	—	—	81	11	251	648	21	8	—	—

* Учет проводился на трансекте размером $0,5 \times 10 \text{ м}^2$.

вали. Условия 1972—1973 гг. не способствовали появлению и выживанию всходов: во-первых, осень и весна 1972 г., весна 1973 г. были очень сухими, а в условиях степной зоны всходы появляются в массе лишь в относительно влажный период (Каме-нецкая, 1949; Понятовская, 1951; Борисова, Попова, 1972); во-вторых, 1973 и 1974 гг. характеризовались активным развитием фитофагов в генеративной сфере многих видов растений, что резко снизило их реальную семенную продуктивность (табл. 7) и привело к почти полному отсутствию всходов осенью 1973 г. у овсяницы *Festuca beckeri* (табл. 6), а в 1974 г. — у ковыля *Stipa pennata* и овсяницы и незначительному числу всходов у *Alyssum lenense*, несмотря на благоприятные погодные условия.

У ковыля снижение семенной продуктивности в 1973 г. связано также с резким уменьшением числа цветущих генеративных растений (табл. 7). У овсяницы ведущую роль в уменьшении

Таблица 7

Семенная продуктивность особей ковыля и овсяницы
(на трансекте $1 \times 10 \text{ м}^2$)

Вид	Год	Число цветущих особей	Число генеративных побегов	Число зерновок			
				общее	в % к общему числу		
					зрелые	посре- жденные	нераз- витые (щуп- лые)
<i>Stipa pennata</i>	1973	22	26	237	19,8	54,0	26,2
	1974	50	129	846	64,8	29,5	5,7
<i>Festuca beckeri</i>	1973	6	13	865	16,5	5,7	77,8
	1974	6	8	980	8,7	28,9	62,4

реальной семенной продуктивности приобретает недоразвитие зерновок (табл. 6), что приводит в конечном итоге к резкому уменьшению числа всходов, появляющихся в текущем и следующем за ним году. Таким образом, пополнение ценопопуляции всходами и ювенильными особями у изученных видов в условиях Наурзумской степи происходит эпизодически. По-видимому, такой тип семенного возобновления можно считать характерным для зоны сухих степей, так как он отмечен и в зональных условиях (Борисова, Попова, 1972; Комплексная характеристика..., 1976).

Постепенное снижение численности в ценопопуляциях ковыля, овсяницы, полыни связано с отмиранием особей и практически полным отсутствием пополнения ювенильными растениями. Всходы появлялись у некоторых видов (табл. 5) в 1972, 1973, 1974 гг., но они отмирали полностью в течение вегетационного периода и в зимнее время.

Если сопоставить амплитуду изменения численности в течение периода наблюдений (табл. 5), то она окажется самой большой у *Alyssum lenense* и *A. tortuosum*, меньше всего она у ковыля, а овсяница и полынь занимают по этому признаку промежуточное положение, т. е. наиболее динамичными оказываются два вида бурачка, наиболее стабильным — ковыль.

За истекшие семь лет возрастной состав ценопопуляций овсяницы, ковыля, полыни не претерпел существенных изменений, но соотношение возрастных групп в пределах свойственного виду типа спектра не оставалось неизменным. В общем для этих видов можно отметить старение ценопопуляций, что отразилось (рис. 13) в изменении индекса возрастности (Уранов, 1975). Минимальная величина индекса у трех видов отмечена в 1971 г., когда наблюдалось сильное омоложение ценопопуляций в результате массового образования и приживания всходов. Старение ценопопуляций в период с 1971 по 1976 г. связано как с отмиранием молодых особей, так и с накоплением сенильных и субсенильных частикул (ковыль, овсяница). Наиболее существенные изменения произошли в соотношении наиболее молодых (рис. 14) и самых старых особей. Так, в ценопопуляции ковыля локальный⁸ максимум с *j* переместился на *im* (рис. 14); за это же время в ценопопуляции овсяницы отмечено перемещение локального максимума с *j* (1970) на *v* (1976), что свидетельствует о более быстром развитии особей этого вида по сравнению с ковылем; локальный максимум на *g*₁ в ценопопуляции овсяницы к 1976 г. исчезает вовсе. Хотя в ценопопуляции ковыля абсолютный максимум сохраняется все время на *ss*, но в 1976 г. участие субсенильных особей становится равным доле сенильных растений, что связано как с переходом части *ss* особей в сенильное

⁸ Локальный максимум — это подъем в возрастном спектре, меньший, чем абсолютный максимум.

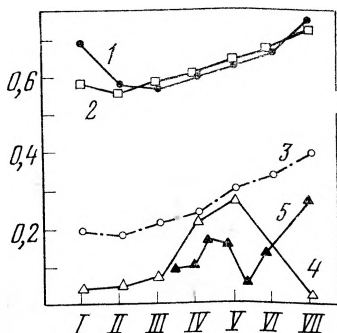


Рис. 13. Изменение индекса возрастности ценопопуляций некоторых видов с 1970 по 1976 г.

По оси ординат — индекс возрастности; по оси абсцисс — годы 1970—1976 (I—VII); 1 — *Stipa pennata*; 2 — *Festuca beckeri*; 3 — *Artemisia campestris*; 4 — *Alyssum tortuosum*; 5 — *A. ienense*

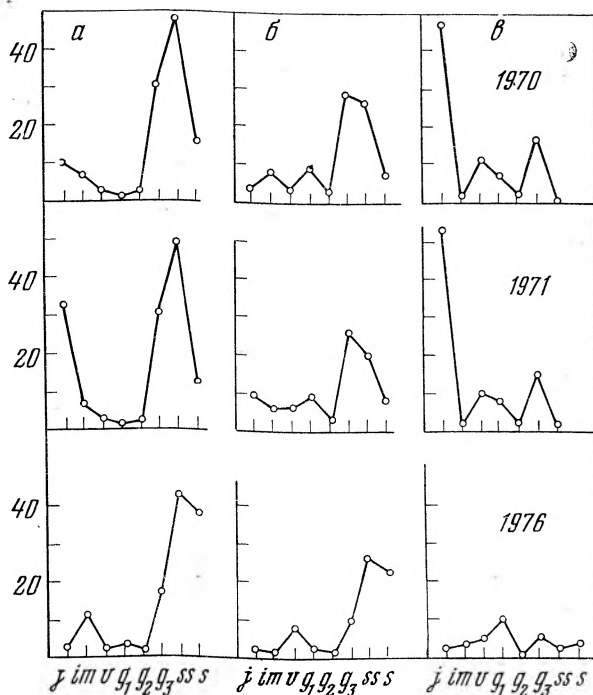


Рис. 14. Изменение возрастного спектра ценопопуляций некоторых степных видов растений

По оси ординат — численность особей на трансекте размером $0,5 \times 10$ м²; по оси абсцисс — возрастные группы (j, im, v, g₁, g₂, g₃, ss, s); а — *Stipa pennata*; б — *Festuca beckeri*; в — *Artemisia campestris*

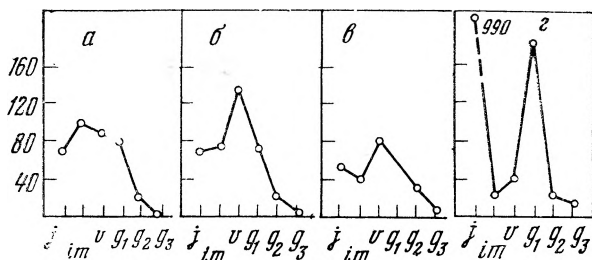


Рис. 15. Изменение возрастного спектра ценопопуляций *Alyssum lenense* по годам

По оси ординат — численность особей на трансекте; по оси абсцисс — возрастные группы (j, im, v, g₁, g₂, g₃); а — V.1972, б — IX.1972, в — V.1973, г — V.1974

состояние, так и с образованием новых сенильных партикул. У овсяницы абсолютный максимум в спектре перемещается с g₃ на ss вследствие старения генеративных особей, отмирания старых партикул и образования новых субсенильных партикул в результате дезинтеграции особей.

В ценопопуляции полыни весь период сохраняется локальный максимум на g₃, но резко сокращается доля прегенеративных растений, что и вызывает старение ценопопуляции; абсолютный максимум резко уменьшается по величине и с j перемещается на g₁, что свидетельствует о более быстром развитии особей этого вида по сравнению с первыми двумя.

Необходимо заметить, что наиболее резкое старение ценопопуляций отмеченных видов происходило в период с 1975 по 1976 г. в связи с сильной засухой летом 1975 г. Это явление аналогично тому, что описано далее для овсяцы Шелля. Сходная картина отмечена для степных растений в Западном Казахстане (Комплексная характеристика..., 1976) и луговых видов Барабы (Куркин, 1976). По-видимому, такая реакция на засуху свойственна многим длительноживущим травянистым многолетникам.

Такие виды, как *Alyssum lenense* и *A. tortuosum*, проявили значительно большую динамичность возрастного состава, что отразилось в колебательных изменениях индекса возрастности (рис. 13); в ценопопуляции *A. lenense* за довольно короткий срок (с 1972 по 1974 г.) абсолютный максимум (рис. 15) переместился с im на g₁, в ценопопуляции *A. tortuosum* за 1970—1974 гг. максимум с j переходит на g₁. Динамичные изменения спектров этих видов связаны с более быстрыми темпами развития особей и как следствие — с более короткой продолжительностью онтогенеза (Заугольнова, 1976). За период наблюдений в ценопопуляции *A. lenense* (рис. 13, 15) было отмечено омоложение, связанное с новым поступлением ювенильных особей, которое сменяется затем старением, что можно рассматривать как подтверждение по-

Таблица 8

Баланс численности (в %) разных возрастных групп за период наблюдений с 1970 по 1976 г. у некоторых видов

Вид	Составляющие баланса*	j	im	v	g ₁	g ₂	g ₃	ss	s
Stipa pennata	1	+25	+18	+5	+22	0	+4	+7	+33
	2	-8	-2	-10	0	-9	-8	-7	0
	3	-23	-9	0	0	0	-3	-2	-11
Festuca beckeri	1	+48	+38	+16	+2	0	+2	+19	+25
	2	-43	-38	-2	-8	0	-13	-6	0
	3	-14	-20	-7	-6	0	-3	-6	-6
Artemisia campestris	1	+6	+45	+8	+18	+10	+4	+67	+62
	2	-8	-17	-18	-3	-30	-11	-22	0
	3	-23	-21	-4	-11	0	-7	-22	-25
Alyssum le-nense	1	+65	+33	+28	+30	+20	—	—	—
	2	-7	-50	-37	-4	-5	—	—	—
	3	-56	-14	-5	-4	-12	—	—	—

1 — поступление особей (+); 2 — переход особей в следующую возрастную группу (—); 3 — отмирание (—).

ложений А. А. Уранова (1975) о циклическом старении и омоложении ценопопуляций в процессе их развития.

Основные процессы, которые вызывают изменения в возрастной структуре ценопопуляций — отмирание особей и переход их в следующее возрастное состояние. Как осуществляются эти процессы в ценопопуляциях разных видов и в разные годы? Наблюдения на постоянных площадках позволяют ответить на этот вопрос с помощью анализа баланса численности особей в пределах каждой возрастной группы (табл. 8). Баланс численности в пределах каждой группы определяется следующими величинами: числом особей, перешедших в следующую возрастную группу (составляющая со знаком «минус»), числом особей, поступивших из других возрастных групп (составляющая со знаком «плюс») и числом отмерших особей (составляющая со знаком «минус»). Для того чтобы можно было сравнивать все эти показатели у разных возрастных групп и различных видов, использовалась относительная их величина; с этой целью определялась средняя численность каждой возрастной группы за истекший период (7 лет), а также среднее число особей: отмерших, поступивших в группу и перешедших в другие группы и каждый показатель определялся в %

Таблица 9

Доля особей, изменивших возрастное состояние в течение определенного периода времени (в % от общего числа особей ценопопуляции в начале каждого периода)

Вид	1970— 1971	1971— 1972	1972—1973	1973—1974	1974—1975	1975—1976
<i>Stipa pennata</i>	0,8	4,3	8,7	8,7	11,3	29,2
<i>Festuca beckeri</i>	6,0	8,0	15,8	11,5	20,2	37,5
<i>Artemisia campestris</i>	2,3	3,3	14,0	26,2	9,8	17,0
<i>Alyssum lenense</i> *	—	—	24,0	15,1	3,3	—
			57,1	39,0	—	

* Учет проводился дважды в год — весной и осенью; в числителе — данные за летний период, в знаменателе — за зимний.

от средней численности данной возрастной группы за период наблюдений (табл. 8).

Онтогенетическое развитие особей. Анализ баланса численности особей (табл. 8) позволяет говорить о том, что общий баланс численности каждой возрастной группы в значительно большей степени определяется онтогенетическим развитием особей и в меньшей степени — их отмиранием. Но соотношения эти не одинаковы у разных видов растений и разных возрастных групп. Так, в динамике ювенильных особей ковыля и бурачка ленского оба процесса играют примерно одинаковую роль (табл. 8), у овсяницы преобладает влияние онтогенетического фактора, а у полыни — отмирание. В других возрастных группах соотношения более постоянные — везде преимущественное значение в балансе имеет онтогенетическое развитие особей.

Онтогенетический фактор значительно большую роль играет в балансе ювенильных, имматурных, субсенильных и сенильных растений и меньшую — у генеративных особей, т. е. последние оказываются более устойчивой группой по сравнению с остальными.

Роль онтогенетического фактора в ежегодном балансе численности возрастных групп меняется из года в год (табл. 9). Поскольку четыре вида обнаруживают различный характер изменений этого признака в течение всего периода наблюдений, можно предполагать, что эндогенные причины имеют в этом случае первостепенное значение.

Большое сходство в изменении баланса численности двух видов — ковыля и овсяницы, а также резкое увеличение роли онтогенетического фактора в 1975—1976 гг. (табл. 9) в связи со старением особей под влиянием засухи, видимо, объясняется сходством их биологических свойств; в частности, характером развития особи, ее дезинтеграцией, образованием и старением партикул.

Отмирание особей. У всех изученных видов отмирание разновозрастных особей обнаруживает сходные закономерности: интенсивность отмирания особей в онтогенезе изменяется по двувершинной кривой с подъемом в конце и начале онтогенеза (табл. 8). Сходная закономерность отмечена для луговых (Работнов, 1974) и степных растений (Комплексная характеристика..., 1976).

Количественное выражение интенсивности отмирания неодинаково у разных видов. Так, максимальная величина интенсивности отмирания отмечена у *Alyssum lenense*, что можно рассматривать в качестве еще одной причины динамичности этого вида; остальные виды по убыванию интенсивности отмирания располагаются следующим образом: полынь, овсяница, ковыль. В ценопопуляциях ковыля наиболее устойчивыми оказываются v , g_1 и g_2 особи, у полыни и овсяницы — g_2 , у этих видов в указанных группах за 7 лет отмирание не отмечено. В ценопопуляции *Alyssum lenense* у g_2 особей наблюдается усиление отмирания по сравнению с g_1 : наиболее устойчивой оказывается группа g_1 . Такие различия в интенсивности отмирания у видов можно связать, во-первых, с глубиной проникновения корневой системы и насыщенностью почвы корнями, а во-вторых, с интенсивностью плодоношения. Так, ковыль характеризуется в условиях заповедника более глубокой корневой системой по сравнению с овсяницей (Михайлова, 1975); хотя глубина проникновения корней у ковыля и полыни сходна, но корневая насыщенность у ковыля выше, чем у полыни. Сходная закономерность в интенсивности отмирания отмечена для *Stipa lessingiana* Trin., с одной стороны, и *Festuca sulcata* Hack. и *Artemisia gracilescens* Krasch. et Iljin — другой (Комплексная характеристика..., 1976). Корневая система бурачка оказывается мелко погруженной (до 50 см), что и определяет ограниченные возможности при водоснабжении особей; кроме того, образование большого количества генеративных побегов (до 80 на особь) у средневозрастных растений бурачка приводит к быстрому их истощению.

Смертность всходов и ювенильных особей также в значительной степени связана с размерами и интенсивностью роста корней у молодых растений. Наибольшие размеры имеют всходы и ювенильные особи ковыля; овсяница, бурачок ленский, полынь образуют ряд, в котором размеры проростков последовательно уменьшаются. Более высокую выживаемость ювенильных особей овсяницы (по сравнению с бурачком и полынью) можно связать с характером корневой системы.

Доля отмерших особей в ценопопуляциях изменяется по годам (табл. 10), размах колебаний этой величины у видов неодинаков и по увеличению амплитуды этого показателя они образуют такой же ряд, как и по увеличению интенсивности отмирания.

Наименьшая интенсивность отмирания во всех ценопопуляциях отмечена в 1970—1971 гг., что, видимо, связано с благоприятными погодными условиями этого периода. Максимальное отми-

Таблица 10

Изменение интенсивности отмирания * особей в разные годы у некоторых степных видов

Вид	1970— 1971	1971— 1972	1972—1973	1973—1974	1974—1975	1975—1976
<i>Stipa pennata</i>	2,5	5,7	8,6	8,6	8,6	8,4
<i>Festuca beckeri</i>	1,2	5,7	6,0	12,8	10,4	9,3
<i>Artemisia campestris</i>	1,1	21,1	16,9	19,6	19,6	29,2
<i>Alyssum lenense</i>	—	—	7,4	17,8	63,0	96,7
			7,5	7,2	—	

* Количество отмерших особей без учета всходов в % от численности особей в начале каждого периода.

вание наблюдалось в ценопопуляциях полыни и бурачка ленского в год засухи (1975/1976), т. е. у этих видов отмирание довольно тесно связано с влиянием экологических факторов. С другой стороны, у ковыля и овсяницы не отмечено столь прямой связи с экзогенными причинами. У этих видов интенсивность отмирания увеличивается с 1970 по 1973 г. и объясняется это тем, что отмирание захватило наименее устойчивую ювенильную группу, пополнившуюся в 1971 г. Затем интенсивность отмирания снижается, так как оставшиеся особи характеризуются большей устойчивостью. Это обстоятельство можно рассматривать как проявление регуляции численности ценопопуляции на основе отрицательной обратной связи.

После того как поступившие в ценопопуляцию ювенильные особи закрепились в ценозе, интенсивность отмирания устанавливается на некотором относительно стабильном уровне. Катастрофические изменения условий (засуха) не оказали существенного влияния на отмирание особей в ценопопуляциях ковыля и овсяницы (табл. 10), что еще раз подчеркивает их устойчивость по сравнению с ценопопуляциями полыни и бурачка ленского.

Основными причинами гибели растений, не достигших пределов жизни, в условиях степи, по нашим наблюдениям, можно считать иссушение почвы и в значительно более редких случаях повреждение насекомыми или роющими животными. Характер отмирания особей у разных видов не одинаков: так, у плотнoderновинных отмирание дерновины-клона сильно растянуто во времени; отмирают постепенно отдельные партикулы, а затем — вся дерновина целиком; у полыни и особенно у бурачка отмирание старых особей происходит довольно быстро (особь отмирает в течение 1—0,5 года) и даже может носить резко катастрофический характер.

Исследование различных сторон погодичной динамики разных видов растений позволяет выделить те признаки ценопопуляции, которые определяют (при семенном самоподдержании) ту или иную степень ее динамичности: интенсивность отмирания особей, темпы их развития, колебания семенной продуктивности. В зависимости от сочетания этих признаков ценопопуляции то оказываются весьма лабильными (полынь полевая, бурачки), то более стабильными (ковыль, овсяница). Степень динамичности видов связана с ролью вида в ценозе, поскольку наиболее динамичными оказываются ценопопуляции видов с чертами эксплерентов (*Alyssum lenense*, *A. tortuosum*), а наиболее стабильны ценопопуляции доминирующих видов.

Для оценки степени стабильности (или лабильности) ценопопуляций можно использовать целый ряд характеристик, каждая из которых будет отражать ту или иную сторону динамических процессов в ценопопуляции. Так, выше в качестве показателей динамичности использовались: амплитуда изменений численности особей, интенсивность отмирания, интенсивность онтогенетического развития (доля особей, перешедших из одной группы в другую). В качестве дополнительных показателей, которые характеризуют степень динамичности молодой части ценопопуляции, можно также использовать некоторые параметры волн возобновления (или так называемых малых волн, см. Ценопопуляции растений..., 1976). Волна возобновления представляет собой совокупность особей, возникших в результате однократного поступления зачатков, закрепившихся в ценозе. Волны возобновления могут различаться у разных видов мощностью поступления зачатков (амплитуда волн возобновления), эффективностью приживания их в ценозе и временем передвижения максимума волны с одной возрастной группы на последующую.

Амплитуда волн возобновления (табл. II) может быть определена размахом между минимальной и максимальной плотностью всходов, появившихся в ценопопуляции (в пересчете на 1 м^2), при этом необходимо учесть, что в некоторые годы всходы могут отсутствовать вовсе, т. е. плотность их будет равна нулю. Эффективность волны возобновления, исходя из теоретических соображений, можно оценить той долей (в % от появившихся всходов) особей, которые дожили до взрослого вегетативного состояния. Это состояние уже характеризуется высокой устойчивостью в ценозе у большинства видов. К сожалению, за семь лет у некоторых медленно развивающихся видов растений (ковыль, овсяница) определить эту величину не представляется возможным. Поэтому мы использовали несколько видоизмененный показатель и установили, какая доля всходов 1971 г. дожила до 1976 г.; для *Alyssum lenense* этот срок был более коротким (1973—1976); к этому времени у ковыля, овсяницы и полыни всходы превратились в имматурные особи или остались юве-

Таблица 11

Количественные характеристики волн возобновления в ценопопуляциях некоторых степных видов

Вид	Эффективность	Амплитуда	Время передвижения максимума*, годы
<i>Stipa pennata</i>	6	0,5—6,0	5
<i>Festuca beckeri</i>	2	0,5—9,5	1
<i>Artemisia campestris</i>	3	6—47	4
<i>Alyssum lenense</i>	0,4	1,2—129,6	0,5—1
<i>A. tortuosum</i>	0	0,5—34	0,5—1

* Учитывалось перемещение максимума с ювенильных на имматурные особи.

нильными, а у *A. lenense* достигли молодого генеративного или взрослого вегетативного состояния. Этот показатель приведен в табл. 11 в графе «эффективность».

Время передвижения максимума волны можно определить тем сроком, который необходим для перемещения максимума в возрастном спектре на одну возрастную группу, например, с ювенильных на имматурные особи (табл. 11). Необходимо заметить, что это время не будет одинаковым для разных частей спектра, даже у одного и того же вида.

В нашем распоряжении имеется довольно ограниченный материал о связи этих показателей со степенью динамичности ценопопуляций; пока можно лишь предложить некоторые гипотезы о таких связях с целью уточнения их в дальнейших наблюдениях.

Амплитуда волн возобновления определяет колебания общей численности ценопопуляции, и поэтому чем выше этот показатель, тем более динамична ценопопуляция. Наибольшая амплитуда волн возобновления отмечена у двух видов бурачка и полыни, гораздо ниже она у ковыля и овсяницы, что согласуется с общими выводами о степени динамичности этих видов.

Эффективность волны возобновления определяется устойчивостью особей на начальных этапах развития и следует предполагать, что чем выше эффективность, тем стабильнее численность ценопопуляции. Данные табл. 11 по этому показателю вполне соответствуют прежним заключениям о степени лабильности ценопопуляций.

Время передвижения максимума волны связано с темпами развития основной массы особей, составляющих одно поступление, и можно ожидать следующей зависимости: чем меньше время передвижения максимума волны, тем динамичнее возрастной спектр в той его части, где отмечается это передвижение. Действительно, наибольшее оказывается время передвижения максимума волны (с j на im) у ковыля и довольно низка эта

величина у бурячков. Однако этот показатель велик у полыни, ценопопуляции которой проявляют значительную степень динамичности возрастной структуры. Это, конечно, свидетельствует об ограниченных возможностях при использовании этого показателя.

Конечно, при оценке степени динамичности желательно иметь не много частных, а один интегральный показатель, который позволил бы установить, насколько изменчива возрастная структура ценопопуляции в целом. В качестве такого показателя мы попытались использовать индекс возрастности ценопопуляции и его изменчивость во времени. Поскольку индекс возрастности оценивает возрастной уровень ценопопуляции, то степень его изменчивости тем больше, чем динамичнее система в возрастном отношении. Для характеристики степени динамичности ценопопуляции мы использовали коэффициент вариации индекса возрастности (C_Δ), который оказался равным для *Festuca beckeri*—8,1%, *Stipa pennata*—10,3%, *Artemisia campestris*—29,3%, *Alyssum lenense*—47,3%, *A. tortuosum*—86,7%, т. е. предлагаемый показатель позволяет оценить лабильность возрастной структуры и расположить изучаемые виды в определенной последовательности по этому признаку.

Погодичная динамика ценопопуляций овсеца Шелля в северных луговых степях

Особое значение для познания механизмов динамики ценопопуляций имеет изучение таких видов, которые, с одной стороны, проявляют себя как довольно стабильные компоненты ценоза, а с другой — обладают довольно значительной динамичностью во времени. Именно такими свойствами обладает овсец Шелля. Это рыхлокустовый мелкодерновинный злак северных луговых степей. Почти во всех ассоциациях северных степей овсец Шелля присутствует как константный, верный вид. Его обширный ареал протянулся от Сахалина и Дальнего Востока до Крыма и от степей Якутии до гор Средней Азии (Рожевиц, 1934; Лавренко, 1940; Караваев, 1958; Holub, 1958; и др.). В горах Тянь-Шаня, Памиро-Алая и Саян он приурочен к горным степям, субальпийским и альпийским лугам (Коровин, 1934; Глуздаков, 1958; Шарашова, 1967; и др.). Большинство авторов оценивает его как хорошее кормовое пастбищное растение (Рожевиц, 1937, 1955; Ларин и др., 1950).

По характеру экологии овсец Шелля — ксеромезофит (Лавренко, 1940). В. Н. Голубев (1962) относит его к полуэфемероидам, так как в засушливые годы у этого вида значительно сокращается развитие наземных частей.

4 Краткая характеристика большого жизненного цикла овсеца Шелля дана нами ранее (Чебураева, 1973); основные этапы развития совпадают с таковыми у других рыхлокустовых злаков

Таблица 12

Численность и возрастные спектры ценопопуляций овсеца Шелля в Попереченской степи на водораздельном плато в разные годы (1970—1974, на площади 50 м²)

Год	Число проростков	Прегенеративные особи				Генеративные особи				Постгенеративные особи			Общая численность
		j	III	V	всего	g ₁	g ₂	g ₃	всего	ss	s	всего	
1970	15	54	102	57	213	14	39	105	158	149	38	187	558
1971	5	8	45	48	101	5	9	25	39	99	62	161	301
1972	0	0	4	4	8	1	10	24	35	12	6	18	61
1973	6	9	2	7	18	0	26	87	113	127	38	165	296
1974	0	9	8	7	24	8	21	31	60	56	4	60	144

(Ермакова, 1968; Матвеев, 1974; Егорова, 1973; и др.). У овсеца Шелля обнаружена поливариантность развития особей в онтогенезе, а именно при неблагоприятных погодных условиях особи минуют отдельные возрастные состояния, что приводит к значительному сокращению длительности онтогенеза в целом.

Численность и возрастные спектры ценопопуляций овсеца Шелля изучались с 1970 по 1974 г. в Попереченской степи Пензенской области на водораздельном плато. Растительность здесь представлена горноклеверово-кострово-типчаковой ассоциацией, на этом участке соблюдается почти заповедный режим.

Особенности методики работы связаны со спецификой объекта наблюдений, поскольку установить возрастные состояния особей овсеца можно только по совокупности признаков надземных и подземных частей, а для этого необходимо выкапывать растения. Ежегодно на площади 100 м² закладывались параллельно и вплотную друг к другу 18—20 трансект длиной 10 м и шириной 0,5 м. Трансекты разбивались на площадки размером 0,5×0,5 м². Учеты особей овсеца проводили на 200 таких площадках, расстояние между ними в пределах трансект определяли по таблице случайных чисел. Каждый год учетные площадки (размером 100 м²) закладывались рядом с предыдущей. За счетную единицу принято растение, развившееся из семени, а в случае его распада — совокупность вегетативного потомства одного семенного экземпляра (клон).

Большая повторность площадок и охват ими значительного участка ассоциации (100 м²) позволяет нам сопоставлять данные, полученные на разных учетных площадях, во временном ряду. Предварительно для уверенности сопоставлений была вычислена достоверность разницы средних величин численности особей для всех возрастных групп (Чебураева, 1976). В табл. 12 приведена суммарная численность особей на 50 м².

Сопоставление возрастных спектров овсеца в разные годы свидетельствует, с одной стороны, о большом сходстве и ста-

бильности спектров и, с другой — демонстрирует динамичность в соотношении некоторых возрастных групп. Общие черты возрастной структуры заключаются в следующем: 1) все спектры полночленны, т. е. в них представлены особи всех возрастных состояний; 2) в ценопопуляции всегда преобладают старые генеративные и субсенильные особи, т. е. спектры имеют правосторонний характер; 3) в отдельные годы кроме абсолютного максимума, приходящегося на старые генеративные и субсенильные растения, в ценопопуляции появляется второй, локальный, максимум, образованный проростками, ювенильными или имматурными растениями; в этих случаях спектры становятся двугранными.

В 1970 г. в изучаемой ценопопуляции локальный максимум приходился на имматурные, а в 1971 г. — на молодые вегетативные и имматурные особи. Если принять во внимание абсолютный возраст этих растений (Чебураева, 1976), можно предположить, что последнее массовое пополнение ценопопуляции семенным путем началось, видимо, в 1966 г. и в 1968 г. достигло апогея. Проростки, возникшие в эти годы, в силу благоприятных условий закрепились в ценозе и в 1970 г. составили основу прегенеративной фракции. В дальнейшем начиная с 1971 г. вследствие сухости почвы и воздуха в условиях засухи численность этих особей резко сократилась (табл. 12), а новое пополнение оказалось весьма малочисленным; в результате локальный максимум в этой части ценопопуляции в 1972—1974 гг. практически отсутствовал. Таким образом, вследствие эпизодического семенного возобновления, характерного для степной зоны (Богдановская-Гиенэф, 1926, 1954; Зеленчук, 1964; и др.), развитие прегенеративной части ценопопуляции носило волнообразный характер.

Как уже было отмечено, в ценопопуляции овсеца постоянно преобладают старые особи. Возникает вопрос: почему наиболее мощные средневозрастные генеративные особи сравнительно малочисленны (их доля не превышает 15%)? Казалось бы, что преобладание в ценопопуляции наиболее конкурентноспособных особей с высокой семенной продуктивностью и мощно развитой вегетативной сферой более выгодно с точки зрения видовой стратегии. Мы склонны объяснять эту закономерность особенностями большого жизненного цикла овсеца Шелля в данных условиях. Темпы развития особей овсеца неодинаковы в разные периоды онтогенеза. Во второй половине большого жизненного цикла наблюдается некоторое замедление темпов развития, что и приводит к накоплению в ценопопуляции старых растений. Эта тенденция еще более усиливается благодаря способности овсеца сокращать онтогенез за счет выпадения отдельных возрастных состояний: молодые вегетативные особи могут пополнять группы старых генеративных и субсенильных растений, минуя молодое генеративное и средневозрастное состояния.

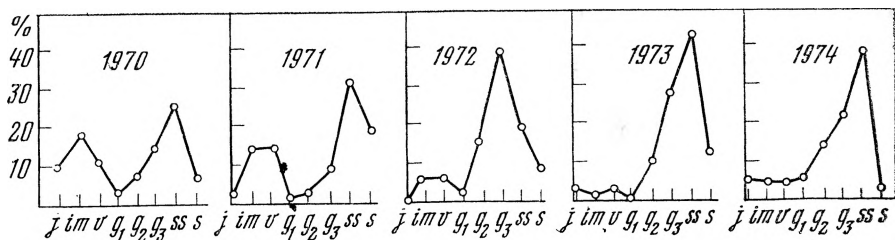


Рис. 16. Возрастные спектры ценопопуляций овсеца Шелля в Попереченской степи на водораздельном плато в разные годы (1970—1974) на площади 50 м². По оси ординат — участие возрастных групп в % от общей численности; по оси абсцисс — возрастные группы

В 1971 г. возрастной спектр ценопопуляции сохранил двувершинный характер (рис. 16), но преобладание в нем старых растений (g_3 — s) было выражено более четко, чем в 1970 г., как за счет увеличения относительной доли сенильных и субсенильных растений, так и за счет снижения доли прегенеративных растений. Видимо, этим обстоятельством можно объяснить увеличение индекса возрастности ценопопуляции от 0,55 в 1970 г. до 0,63 в 1971 г. Абсолютное и относительное увеличение сенильных особей связано с тем, что особи других возрастных состояний (g_1 , g_2 , g_3 , ss) после выхода из состояния вторичного покоя имеют облик сенильных растений, т. е. эта группа может пополняться за счет различных возрастных групп.

Хотя в 1972 г. наступила засуха, возрастной спектр ценопопуляции овсеца изменился не столь существенно, как это можно было ожидать: исчезли проростки, сократилось участие ювенильных имматурных, взрослых вегетативных растений. Все это связано как с отмиранием этих особей и онтогенетическим развитием, так и с отсутствием пополнения ценопопуляции в 1971 и 1972 гг. Наибольшее значение приобрели старые генеративные растения. Заметно уменьшилось участие сенильных растений. Показатель возрастности в 1972 г. увеличился и стал равным 0,71, что свидетельствовало о продолжающемся старении ценопопуляции. Резкое снижение численности в 1972 г. коснулось всех возрастных групп. Если в прегенеративной части ценопопуляции это обстоятельство, видимо, всецело связано с отмиранием особей, то в генеративной и постгенеративной дело обстоит сложнее. Поскольку в 1973 г. численность взрослых (g_1 — s) особей вновь сильно увеличивается (иногда до исходной величины 1971 г.), можно полагать, что временное снижение численности генеративных и постгенеративных растений связано со способностью особей овсеца переживать засуху в состоянии вторичного покоя.

Резкое изменение внешних условий в неблагоприятную сторону (засуха) воздействуют не столько на соотношение возра-

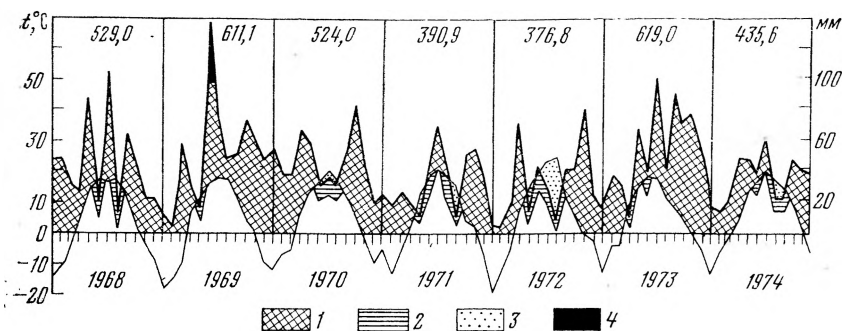


Рис. 17. Климатодиаграмма Попереченской степи за 1968—1974 гг.

1 — период с достаточным увлажнением; 2 — период с недостаточным увлажнением; 3 — период с явлениями засухи; 4 — период с среднemesячной суммой осадков более 100 мм; в верхней части рисунка — количество осадков за год (мм)

стных групп (тип спектра у этого вида сохраняется в 1972 г.), сколько на численность ценопопуляции.

1973 г. по сравнению с другими был наиболее благоприятным в метеорологическом отношении (рис. 17), но, несмотря на это, ценопопуляция овсеца продолжала стареть, показатель возрастности достиг величины 0,82. В 1970—1972 гг. старение ценопопуляции в основном было вызвано сокращением численности прегенеративных особей в результате отмирания и соответственным усилением роли старых растений, тогда как в 1972—1973 гг. оно обусловлено возрастанием численности (после временного падения) у старых особей, которое оказывается более существенным (в 4—10 раз), чем у особей прегенеративных (в 2 раза). Это связано с тем, что многие особи после выхода из состояния вторичного сырья оказываются более старыми.

Хотя вегетационный сезон 1974 г. был более влажным, чем в 1972 г., однако количество осадков все же было ниже средней годовой нормы. Численность прегенеративных растений была весьма сходна с этим показателем в 1973 г., но несколько выше, чем в год засухи. Резкое сокращение численности генеративных и постгенеративных растений в 1974 г. по сравнению с 1973 г. способствовало омоложению ценопопуляции. Показатель возрастности снизился до 0,65.

Сравнение возрастных спектров ценопопуляций овсеца Шелля на водораздельном плато за ряд лет показывает, что, с одной стороны, они сохраняют основные черты возрастной структуры, а с другой — испытывают хорошо выраженные флуктуации в зависимости от погодных условий; эти изменения отражаются на колебании показателя возрастности ценопопуляции. Механизм флуктуаций возрастной структуры у овсеца довольно сложен и определяется сочетанием таких процессов, как отмирание особей,

их онтогенетическое развитие и переход в состояние временного покоя.

Использование ранее предложенной оценки степени динамичности возрастной структуры ценопопуляций с помощью коэффициента вариации индекса возрастности также свидетельствует об относительной устойчивости возрастного состава ценопопуляции овсеца ($C_d = 15,2\%$). Если возрастная структура этого вида относительно стабильна, то анализ численности свидетельствует о высокой степени динамичности этого популяционного показателя (табл. 12): максимальная величина превосходит минимальную в 9 раз. Обращает на себя внимание циклический характер изменений численности особей как прегенеративной фракции, так и среди генеративных и постгенеративных растений. В прегенеративной части ценопопуляции снижение численности вызвано, видимо, в основном отмиранием особей, а увеличение численности связано с новыми пополнениями за счет семенного размножения. Резкое снижение численности генеративных особей вряд ли может быть связано с их массовым отмиранием, так как эта группа растений отличается наибольшей устойчивостью. Новое увеличение численности этих особей заставляет думать, что эти колебания не могут объясняться одним отмиранием особей.

По-видимому, основной причиной таких колебаний численности является способность вида переносить неблагоприятные условия в состоянии вторичного покоя. Подобное явление отмечено у целого ряда растений (Куркин, 1976) и может определять особенности их ценопопуляционной динамики (Работнов, 1964). Поскольку особи разных возрастных состояний могут обладать разной длительностью вторичного покоя и разной вероятностью перехода в него (Пошкурлат, 1973), в результате таких колебаний численности могут несколько меняться и соотношения возрастных групп, что в совокупности с другими причинами (отмирание, онтогенетическое развитие, пополнение) приводит к циклическим изменениям возрастности ценопопуляции вида.

Сравнивая поведение степных видов в условиях засухи, можно наметить некоторые типы реакций в зависимости от степени стабильности или лабильности ценопопуляций. Первый тип представлен поведением ковыля перистого и овсяницы Беккера и заключается в стабилизации отмирания особей и постепенном старении ценопопуляций. Второй тип реакции — резкое сокращение численности в результате отмирания особей и одновременное старение ценопопуляции — наблюдается у полыни полевой. Третий тип — катастрофическое уменьшение численности до почти полного выпадения вида; примером могут служить два вида бурчака. Четвертый тип реакции — резкое (но легко восстанавливаемое) сокращение численности в основном за счет перехода особей в состояние вторичного покоя и частично за счет отмира-

ния и одновременное старение ценопопуляций; примером может служить овсец Шелля.

Анализ изменения численности и возрастных спектров ценопопуляций позволяет выделять несколько показателей для оценки динамичности как отдельных частей ценопопуляций, так и всей системы в целом. Динамичность численности оценивается с помощью амплитуды изменения этого показателя; в качестве частных оценок можно использовать также интенсивность отмирания особей и амплитуду ее изменчивости. В качестве частных оценок степени лабильности возрастной структуры можно использовать долю перешедших из одной группы в другую особей, которая определяется темпами онтогенетического развития особей, а также ряд характеристик волны возобновления. Интегральным показателем лабильности возрастной структуры может служить коэффициент вариации индекса возрастности (C_{Δ}).

Сложность классификации ценопопуляций по степени их лабильности заключается прежде всего в том, что даже основные характеристики ценопопуляции (численность, возрастной спектр) могут варьировать в разной степени у ценопопуляций одного и того же вида (примером может служить овсец Шелля). Однако изучение тех видов, у которых эти изменения происходят более или менее согласованно, позволяет несколько видоизменить и расширить ту классификацию, которая предложена К. А. Куркиным (1976).

Прежде всего имеет смысл различать ценопопуляции по характеру их самоподдержания, поскольку это свойство определяет механизм динамики. По этому признаку можно выделить, по крайней мере, два типа ценопопуляций: самоподдержание осуществляется в основном 1) семенным путем или 2) вегетативно. Возможен еще один вариант, когда оба способа играют одинаковую роль, но динамика такого типа ценопопуляций изучена слабо, что затрудняет их типологию.

В пределах каждого типа можно выделить стабильные и лабильные ценопопуляции, степень их динамичности определяется на основе изменений численности и возрастного спектра. Мы считаем возможным относить ценопопуляцию к стабильному типу при колебании абсолютного максимума в спектре в пределах двух соседних возрастных групп. Таким образом, можно выделить не три (Куркин, 1976), а, по крайней мере, четыре типа ценопопуляций по степени динамичности и механизму осуществления динамики. В качестве примеров приведем следующие: 1) стабильные ценопопуляции при семенном самоподдержании — *Stipa pennata*, *Festuca beckeri*, 2) стабильные при вегетативном самоподдержании — *Aegopodium podagraria* L., *Carex pilosa* Scop., 3) лабильные при семенном самоподдержании — *Alyssum lenense*, *A. tortuosum*, *Artemisia campestris*, 4) лабильные при вегетативном самоподдержании — *Phragmites*

communis Trin. Возможно, что стабильность и лабильность ценопопуляций целого ряда видов связана не только с видовыми свойствами, но и с особенностями тех ценозов, в состав которых эти виды входят. Так, хорошо известна лабильность луговых фитоценозов, с одной стороны, и высокая степень стабильности широколиственных лесов, с другой.

Как показывают наши наблюдения, ценопопуляции разных видов могут образовывать практически непрерывный ряд по увеличению степени лабильности, и чем полнее будет этот ряд, тем труднее определить грань между двумя типами — лабильным и стабильным.

4. ДИНАМИКА ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ НА ПРОТЯЖЕНИИ ИНТЕРВАЛОВ ВРЕМЕНИ РАЗНОГО ПОРЯДКА НА ПРИМЕРЕ СНЫТИ

Для ценопопуляций свойственны два основных типа смен: 1) циклические (обратимые) изменения, 2) сукцессионные (необратимые, однонаправленные) изменения. Первые предполагают возможность возвращения ценопопуляции или ценоза в целом практически в прежнее состояние (Сукачев, 1972; Работнов, 1973). Временной масштаб циклических изменений различен. Для ценопопуляций выделяют сезонные, погодичные и многолетние (вековые) циклические изменения.

Многолетние циклические смены наиболее детально исследованы на примере лесных биогеоценозов (Сукачев, Поплавская, 1927; Колесников, 1956; Скрыбин, 1964; и др.). При этом основным объектом изучения являлись эдификаторы лесных ценозов — древесные породы. Однако и жизнь популяций видов, доминирующих в травяном покрове лесных ценозов, в значительной степени определяется циклическими изменениями в жизни древесных пород, в частности изменениями в соотношении материнских растений и подроста.

В настоящем разделе разбираются разномасштабные временные изменения (сезонные, погодичные и многолетние) ценопопуляции сныти обыкновенной (*Aegorodion podagraria* L.) — одного из наиболее широко распространенных доминантов в травяном покрове европейских широколиственных лесов. Снытевые дубравы и липняки занимают наибольшую площадь среди широколиственных ценозов на территории европейской части СССР (Алехин, 1951; Петров, 1957; Курнаев, 1968; и др.). Сныть представляет значительный интерес и с точки зрения особенностей экологии этого вида.

В плотносомкнутых теневых широколиственных лесах сныть обычно не цветет. Она зацветает и образует зрелые плоды лишь на вырубках и в «окнах», возникающих в старых и перестойных насаждениях вследствие выпадения ряда деревьев. Уже одно это

свойство заставляет сделать предположение о эпизодичности семенного возобновления популяций сныти.

По мнению ряда авторов, сныть не является автохтонным дубравным видом. Она входит в историческую березняковую свиту растительности, в ее древнеберезняковый вариант (Зозулин, 1955). Растения этого типа отличаются обширными, часто разобщенными ареалами. Они сформировались в мелколиственных лесных группировках при суровых климатических условиях, когда не могли развиваться плотнотомкнутые, теневые широколиственные леса. Впоследствии эти виды глубоко внедрились в область распространения лесов неморального типа и зачастую потеряли ясно заметную связь с группировками березняковой свиты (Клеопов, 1941; Зозулин, 1955, 1957). Данные об особенностях фотосинтеза этого вида подтверждают его светлолюбивую природу. Весной по активности фотосинтеза сныть не уступает эфемероидам, летом интенсивность фотосинтеза у этого вида заметно падает, в некоторых случаях до уровня точки компенсации (Горышина, 1969; Митина, 1969). Предварительные исследования изменения травяного покрова широколиственных лесов в связи с возрастом древостоя (Сахарова, 1940; Сахаров, 1948, 1951; и др.) и специальные работы, проведенные в Воронежском заповеднике и Теллермановском опытном лесничестве Воронежской области (Матвеева, 1954, 1957; Ремезова, 1957, 1961), наметили основные изменения количественного участия сныти в травяном покрове дубовых и дубово-ясеневых насаждений, образующих возрастные ряды. Начальными членами этих рядов были 10—15-летние естественные насаждения дуба, конечными—150—250-летние насаждения. В возрастных рядах древостоев А. А. Матвеевой (1954, 1957) и Г. Л. Ремезовой (1957, 1961) учитывалось обилие, покрытие и численность побегов сныти на единицу площади. Было установлено, что в молодых насаждениях при сильном затенении сныть почти полностью отсутствует. Изредка встречающиеся отдельные экземпляры растений находятся в угнетенном состоянии. С увеличением возраста древостоя число побегов сныти возрастает и жизненность ее повышается. В спелых и перестойных насаждениях численность побегов сныти достигает максимально возможной и отдельные экземпляры зацветают «в окнах». После вырубki старых древостоев и последующего формирования молодых насаждений повторяются описанные выше изменения численности и жизненности сныти.

Однако проделанные наблюдения не дают возможности составить четкое представление об особенностях возрастной структуры и динамики ценопопуляций сныти в разных временных интервалах.

Изучение динамики ценопопуляций сныти проводилось в восьмичленном возрастном ряду естественных дубовых древо-

стоев на территории Теллермановского опытного лесничества⁹. Характеристика конкретных участков ассоциаций приведена в табл. 13, 14.

Начальный и конечный члены ряда (вырубка 3-летней давности и 250-летняя дубрава) исследовались в течение 1971—1974 гг. ежегодно, остальные участки — в 1973—1974 гг. Все члены ряда представляют собой конкретные участки одного типа леса — снытевой дубравы. Одинаковое положение в рельефе, однотипный гидрологический режим и почвы дают возможность рассматривать исследуемый пространственный ряд древостоев как ряд временной. Ниже кратко охарактеризованы изменения структуры древостоя в рассматриваемом возрастном ряду.

После смыкания полога (10—12 лет) образуется одноярусное насаждение высотой 4—5 м, которое состоит из орешника, ясеня, липы, полевого и остролистного кленов и дуба. Сомкнутость крон достигает 1,0.

К 35—40 годам формируется двоярусное насаждение, в первом ярусе господствует дуб, во втором — клены полевой и остролистный. Сомкнутость крон несколько уменьшается — 0,8—0,9.

К 80—90 годам древостой уже имеет сложное трехъярусное расчленение, в первом ярусе господствует дуб, иногда с примесью липы и ясеня, во втором ярусе — клен остролистный, липа, ильм, в третьем — главным образом клен полевой.

Дальнейшие изменения древостоя заключаются в значительном изреживании первого яруса, появлении крупных «окон» в древостое, уменьшении сомкнутости крон до 0,5—0,6. В 250-летнем насаждении наблюдается интенсивное выпадение деревьев первого яруса.

В рассматриваемом возрастном ряду древостоев от момента смыкания полога (10—12 лет) до 20—25 лет травяной покров слабо развит, общее покрытие составляет 10—30%, наиболее часто встречающийся балл обилия по шкале Друде — *sol*, число видов 10—16. Среди травянистых растений относительно более обильным видом является звездчатка ланцетолистная (*Stellaria holostea* L.). К 25—30 годам, по данным Г. Л. Ремезовой (1957), общее покрытие травяного покрова достигает 70—80%, число видов увеличивается до 20, среди них господствуют звездчатка ланцетолистная и осока волосистая (*Carex pilosa* Scop.), баллы обилия обоих видов — *cop*₂. К 40 годам полное господство в травяном покрове переходит к осоке волосистой, сныть в это время существует в виде отдельных небольших пятен. Господство осоки длится до 80—90 лет, но уже в 100-летних

⁹ Все выбранные участки характеризуются одинаковым положением в рельефе и с момента основания опытного лесничества — одинаковым хозяйственным воздействием. По данным таксационных описаний, последние 40 лет, а для более молодых насаждений соответственно меньший срок, опытные участки находятся полностью на заповедном режиме (Елагин, 1963; Молчанов, 1963, 1964; Основы лесной биогеоценологии, 1964; и др.).

Таблица 13

Краткая характеристика древостоя и кустарникового яруса на исследованных участках

Названия участков ассоциаций	<i>Coryletum aegorodiosum</i>	<i>Coryletum aegorodiosum</i>	<i>Quercetum carleso- aegorodiosum</i>	<i>Quercetum carleso- aegorodiosum</i>	<i>Quercetum aegorodiosum- carlesum</i>	<i>Quercetum aegorodiosum</i>	<i>Quercetum aegorodiosum- mercurialisum</i>
Возраст насаждений, годы	3	5-6	10-12	40	90	180	250
Сомкнутость крон дре- весного полога	—	0,9-1,0	0,9-1,0	0,8-0,9	0,7-0,8	0,6-0,7	0,5-0,6
Число ярусов древостоя	—	1	1	2	3	3	3
Число деревьев 1 и 2 яруса на 1 га	—	—	1980	1466	611	361	113
Формула древостоя 1 яруса	—	—	10 ДедКлоЯс	10 ДедКлоЯс	7Д2Лп1Яс	6Д2Лп2Кло	7Д3Кл оедЯс
Виды, господствующие в кустарниковом ярусе	<i>Corylus avellana</i>	<i>Corylus avellana</i>	<i>Corylus avellana</i>	<i>Corylus avellana</i>	<i>Corylus avel- lana Evony- mus europaea</i>	<i>Corylus avellana</i>	<i>Corylus avellana</i>
Сомкнутость полога ку- старников	0,5-0,6	0,8-0,9	0,6-0,7	0,3-0,4	0,3-0,4	0,3-0,4	0,2-0,3

насаждениях оба вида занимают приблизительно одинаковые позиции, в 200—250-летних насаждениях господство почти полностью переходит к сныти.

Прежде чем перейти к анализу ценопопуляций сныти в возрастном ряду древостоев, необходимо остановиться на особенностях методики сбора материала.

Как было показано ранее (Ценопопуляции растений, 1976) в ценопопуляционных исследованиях в настоящее время используются две счетные единицы: морфологическая и фитоценотическая. Первая для всех жизненных форм представляет собой особь, вторая изменяется в зависимости от типа биоморфа. У полицентрических длиннокорневищных растений, к которым относится сныть, в качестве фитоценотической счетной единицы выступает либо первичный побег ($p-v$), либо парциальный побег (g'_1-s'). При изучении динамики ценопопуляций сныти в возрастном ряду древостоев была использована фитоценотическая счетная единица. Выбор такой счетной единицы определялся особенностями возрастной и пространственной структуры ценопопуляций сныти. Исследования возрастной структуры ценопопуляций сныти в пределах ареала показали, что практически любая ценопопуляция этого вида в естественных сообществах является нормальной неполночленной, т. е. в ее составе имеются только генеративные, субсенильные и сенильные особи, причем первые обычно господствуют (Смирнова, 1968; Ценопопуляции растений, 1976).

Применение морфологической счетной единицы при анализе ценопопуляций сныти обычно не выявляет протекающих в них динамических процессов, все ценопопуляции характеризуются как относительно стабильные. Это связано с тем, что основные изменения в ценопопуляции осуществляются не на уровне особи, а на уровне парциального побега. В ценопопуляциях постоянно происходят динамические процессы: появление новых парциальных побегов и отмирание старых,— но возрастное состояние и численность особей в это же время могут оставаться относительно постоянными. Кроме того, исследование изменений пространственной структуры ценопопуляций полицентрических видов возможно лишь при использовании в качестве счетной единицы отдельного центра (парциального побега у сныти).

Полицентрические особи сныти имеют сложную конфигурацию, они лишены единого, общего для особи центра воздействия на среду, захват новой или освобождение занятой территории осуществляется не особью целиком, а ее отдельным центром (парциальным побегом). Динамика ценопопуляции в пространстве и процессы взаимодействия осуществляются здесь не на уровне особи, а на уровне парциального побега.

При использовании фитоценотической счетной единицы были выделены возрастные группы среди парциальных побегов, относящихся к генеративным, субсенильным и сенильным

Таблица 14

Краткая характеристика травяного покрова на исследованных участках

Название участков ассоциаций	Aegopodioso-herbosum	Coryletum aegopodiosum	Coryletum aegopodiosum	Quercetum caricoso — aegopodiosum	Quercetum caricoso — aegopodiosum	Quercetum aegopodioso-carucosum	Quercetum aegopodiosum	Quercetum aegopodioso-mercurialisiosum
Возраст насаждений, годы	1	3	5—6	10—12	40	90	180	250
Освещенность на высоте 1,3 м над поверхностью почвы, в % от полной освещенности	100	100	0,8	1,3	2,2	4,1	5,9	7,8
Общее покрытие, %	90	100	20	20—30	60—70	80	80	90
Общее число видов	25	30	20	14	16	20	22	25
Виды, господствующие в весенней синузии	<i>Corydalis marschalliana</i> , <i>C. solida</i> , <i>Scilla sibirica</i> , <i>Gagea lutea</i> , <i>Anemone ranunculoides</i>	<i>Tulipa biebersteiniana</i> , <i>Corydalis marschalliana</i> , <i>C. solida</i> , <i>Scilla sibirica</i> , <i>Anemone ranunculoides</i>	<i>Corydalis marschalliana</i> , <i>C. solida</i> , <i>Scilla sibirica</i> , <i>Anemone ranunculoides</i>	<i>Scilla sibirica</i> , <i>Corydalis solida</i> , <i>Anemone ranunculoides</i>	<i>Scilla sibirica</i> , <i>Corydalis solida</i> , <i>Anemone ranunculoides</i>	<i>Corydalis marschalliana</i> , <i>C. solida</i> , <i>Scilla sibirica</i> , <i>Anemone ranunculoides</i>	<i>Corydalis marschalliana</i> , <i>C. solida</i> , <i>Anemone ranunculoides</i> , <i>Scilla sibirica</i>	<i>Corydalis marschalliana</i> , <i>C. solida</i> , <i>Gagea lutea</i> , <i>Anemone ranunculoides</i> , <i>Scilla sibirica</i>

Таблица 14 (окончание)

Название участков ассоциаций	Aegopodioso-herbosum	Coryletum aegopodiosum	Coryletum aegopodiosum	Quercetum caricoso — aegopodiosum	Quercetum caricoso — aegopodiosum	Quercetum aegopodioso-carucosum	Quercetum aegopodiosum	Quercetum aegopodioso-mercurialisiosum
Виды, господствующие в летней синузии	<i>Aegopodium podagraria</i> , <i>Carex pilosa</i> , <i>Asarum europaeum</i> , <i>Stellaria holostea</i>	<i>Aegopodium podagraria</i> , <i>Urtica dioica</i> , <i>Cirsium arvense</i>	<i>Stellaria holostea</i> , <i>Carex pilosa</i> , <i>Asarum europaeum</i> , <i>Aegopodium podagraria</i>	<i>Stellaria holostea</i> , <i>Carex pilosa</i> , <i>Asarum europaeum</i> , <i>Aegopodium podagraria</i>	<i>Carex pilosa</i> , <i>Stellaria holostea</i> , <i>Aegopodium podagraria</i>	<i>Aegopodium podagraria</i> , <i>Carex pilosa</i> , <i>Stellaria holostea</i> , <i>Orobis vernus</i>	<i>Aegopodium podagraria</i> , <i>Carex pilosa</i> , <i>Asarum europaeum</i> , <i>Polygonatum multiflorum</i>	<i>Aegopodium podagraria</i> , <i>Mercurialis perennis</i> , <i>Polygonatum multiflorum</i> , <i>Carex pilosa</i> , <i>Asarum europaeum</i>
Среднее обилие доминантов	<i>Aegopodium podagraria</i> cop ₂₋₃ , <i>Carex pilosa</i> sp—cop ₁	<i>Aegopodium podagraria</i> cop ₂ , <i>Carex pilosa</i> —sp	<i>Carex pilosa</i> sol—sp, <i>Aegopodium podagraria</i> sol	<i>Carex pilosa</i> sp—cop ₁ , <i>Aegopodium podagraria</i> sol	<i>Carex pilosa</i> cop ₁ , <i>Aegopodium podagraria</i> sol—sp	<i>Carex pilosa</i> cop ₂₋₃ , <i>Aegopodium podagraria</i> cop ₁₋₂	<i>Aegopodium podagraria</i> cop ₂₋₃ , <i>Carex pilosa</i> cop ₁₋₂	<i>Aegopodium podagraria</i> cop ₂₋₃ , <i>Mercurialis perennis</i> —cop ₁ , <i>Carex pilosa</i> cop ₁

Таблица 15

Краткая характеристика возрастных состояний парциальных побегов сныти

Возрастные состояния	Молодое	Зрелое	Стареющее	Субсенильное	Сенильное	Отмирающее
Индексы	g_1'	g_2'	g_3'	ss'	s'	sc'
Календарный возраст, годы	1	2—3	4—8	9—10	11—12	3—12
Число растущих корневищ	1—2	0—1	0—1	—	—	—
Число ростовых придаточных корней	3—5	6—8	10—12	4—6	2—3	—
Число ассимилирующих листьев	2—3	3—4	3—4	1—2	1	—

Таблица 16

Изменение численности проростков и ювенильных растений по сезонам в 250-летней пролесково-снытевой дубраве (особи/м²) *

Год	Проростки	Ювенильные	
	конец апреля	середина июня	конец августа
1971	4,8	0,06	—
1972	3,2	0,02	—
1973	5,3	0,17	0,01

* У проростков и ювенильных растений морфологическая и фитоценотическая счетные единицы совпадают: и та, и другая представлены особью.

особям. При этом оказалось, что наблюдается прямая зависимость между календарным возрастом¹⁰ и возрастным состоянием у парциальных побегов, входящих в состав генеративных особей. Краткие характеристики возрастных состояний парциальных побегов сныти приведены в табл. 15. В течение большого жизненного цикла объем фитоценотической счетной единицы у сныти меняется следующим образом: у проростков, ювенильных и имматурных растений счетной единицей является особь, которая представлена первичным побегом и главным корнем; у всех остальных растений счетной единицей является парциальный побег с придаточными корнями, причем у сенильных и отчасти субсенильных растений особь представлена одним парциальным побегом.

¹⁰ Возраст парциальных побегов у сныти определялся путем деления общего числа листовых рубцов у побега на число рубцов, образовавшихся за год (Шиж, 1953).

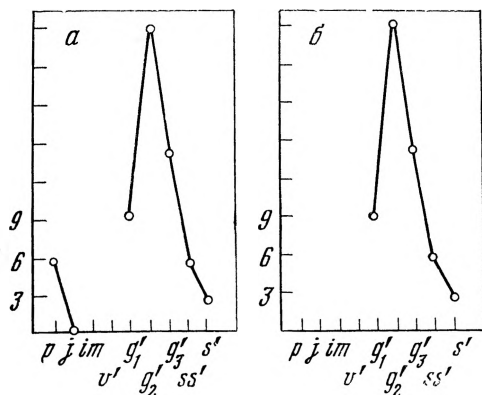
Рис. 18. Сезонные изменения возрастного состава ценопопуляций сныти в 250-летней дубраве

a — конец апреля;

б — конец августа;

по оси ординат — численность на 1 м² особей ($p - im$) и парциальных побегов ($v^1 - s^1$);

по оси абсцисс — возрастные состояния



Как отмечалось выше, для ценопопуляций сныти оказалось возможным выделить сезонные, погодичные и многолетние изменения общей численности и возрастного спектра.

Изменение общей численности и возрастного спектра ценопопуляции сныти по сезонам отчетливо проявляется лишь в старых и перестойных насаждениях, где сныть регулярно цветет в «окнах».

Сезонная динамика ценопопуляций сныти состоит в резком колебании всходов и ювенильных особей в течение вегетационного периода. Кроме того, численность проростков несколько варьирует от года к году (табл. 16), что составляет особенности их погодичной динамики. Особенно большое количество проростков возникает в годы, следующие за массовым цветением сныти (1970 и 1972 гг.) в Теллермановском опытном лесничестве.

Семена сныти прорастают в середине — конце апреля. Возрастные спектры сныти в старых дубравах в это время могут быть изображены прерывистой кривой (рис. 18, *a*) с абсолютным максимумом на g_2^{11} и локальным — на p . К середине лета волна семенного возобновления почти полностью исчезает, погибают все проростки, остаются единичные экземпляры, которые перешли в ювенильное состояние. Однако они все гибнут в конце лета, не доживая до зимы (рис. 18, *б*). Основной причиной гибели подраста в старых дубравах является, видимо, жестокая конкуренция с материнскими растениями за влагу. В лесостепных дубравах в начале августа наблюдается острый дефицит влаги, в это время обычно отмечается потеря тургора листьями сныти (Нешатаев и др., 1967; Горышина, 1969; Митина, 1969).

Десятилетние периодические исследования ценопопуляции

¹¹ Для обозначения фитоценологических счетных единиц здесь и ранее (см. Ценопопуляции растений, 1976) используются соответствующие значки возрастных состояний со штрихом вверх.

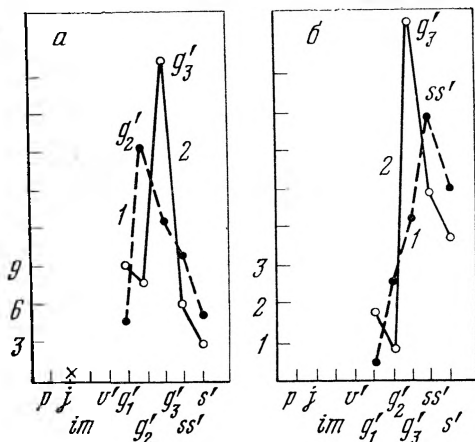


Рис. 19. Погодичные изменения возрастного состава ценопопуляций сныти

a — 250-летняя дубрава;

б — 40-летняя дубрава;

1 — данные июня 1971 г.;

2 — данные июня 1973 г.;

остальные обозначения те же, что на рис. 18

сныти в дубравах Воронежского заповедника и Теллермановского опытного лесничества показали, что на ненарушенных участках появляющийся весной подрост сныти всегда погибает в состоянии либо проростков, либо ювенильных растений. Молодые растения сныти в таких условиях никогда не достигают имматурного или молодого вегетативного состояний.

Таким образом, изменения возрастного состава ценопопуляций сныти по сезонам можно охарактеризовать как циклические. Периодически возникающие весной волны семенного возобновления к концу вегетационного периода обычно полностью исчезают.

Изменения такого типа можно трактовать как осцилляции (Куркин, 1976). Погодичные изменения возрастного состава ценопопуляций сныти исследовались в старых и перестойных насаждениях Теллермановского опытного лесничества в 1971—1973 гг. Погодичные изменения наблюдаются как в молодой части ценопопуляции (*p*, *j*), при сборах материалов весной, так и во взрослой части ценопопуляции (g_1' , g_2' , g_3' , ss' , s') ¹¹.

Погодичные изменения во взрослой части ценопопуляции в старых дубравах даже в контрастные по метеоусловиям годы носят характер осцилляций ¹².

Сравнение спектров ценопопуляций, полученных в разные годы, показывает, что размах осцилляций соответствует одному возрастному состоянию парциальных побегов. Так, у исследованных ценопопуляций после засушливого 1972 г. максимум с g_2' переместился на g_3' (рис. 19, *a*). Перемещение максимума

¹² Дополняя представления К. А. Куркина (1973), мы понимаем осцилляции как циклические изменения общей численности и возрастного состава ценопопуляций, не сопровождающиеся переходом ее из одного класса ценопопуляций в другой. Классы ценопопуляций трактуются по классификации А. А. Уранова и О. В. Смирновой (1969).

в ценопопуляциях сныти связано с периодичностью образования растущих корневищ, а следовательно, и с периодичностью развития однолетних (молодых) парциальных побегов, которые возникают на следующий год после образования корневищ из их верхушечных почек. Неравномерность пополнения группы молодых парциальных побегов (g_1') определяет, в свою очередь, неравномерность пополнения групп g_2' и g_3' . Кроме того, погодичная изменчивость проявляется в изменении численности групп ss' и s' , но так как в старых дубравах они не образуют максимума, возрастная структура ценопопуляций при этом существенно не меняется.

Погодичные изменения возрастного состава ценопопуляций сныти в молодых насаждениях могут иметь характер как осцилляций, так и флуктуаций¹³, в первом случае положение максимума сохраняется на группе ss' , во втором наблюдается перемещение максимума с группы ss' на группу g_3' и обратно (рис. 18, б).

Таким образом, погодичные изменения возрастного состава ценопопуляций следует рассматривать как циклические, имеющие характер осцилляций и флуктуаций. Причины погодичных изменений ценопопуляций сныти отчасти рассмотрены в монографии «Ценопопуляции растений» (1976).

Многолетние изменения в ценопопуляциях сныти удалось проследить в восьмичленном возрастном ряду древостоев: от однолетней вырубki до 250-летнего насаждения.

Для удобства изложения в начале этого ряда следует поставить 250-летнее насаждение.

Все учеты проводились в два срока: весной, когда можно учесть периодически появляющуюся и отмирающую к середине лета молодую часть ценопопуляции, и в середине — конце лета, когда полностью сформировались растущие корневища, по числу верхушечных почек которых можно определить потенциальное число однолетних парциальных побегов будущего года. Последнее дает возможность делать прогнозы о численности молодых (одно-двухлетних) парциальных побегов в последующие годы.

Возрастной спектр ценопопуляций сныти в 250-летнем насаждении весной имеет неполночленный прерывистый характер с основным максимумом на g_2' и дополнительным максимумом на p , летом в ценопопуляции наблюдается один максимум на g_2' . Общая численность фитоценоотических счетных единиц (первичных и парциальных побегов) — 56,62 шт/м².

После полного уничтожения древостоя и подлеска развитие ценопопуляций сныти на вырубке идет несколько по-разному

¹³ Флуктуации в данном и последующих разделах мы рассматриваем как циклические изменения общей численности и возрастного состава ценопопуляций, приводящие к переходу ценопопуляций из одного класса в другой.

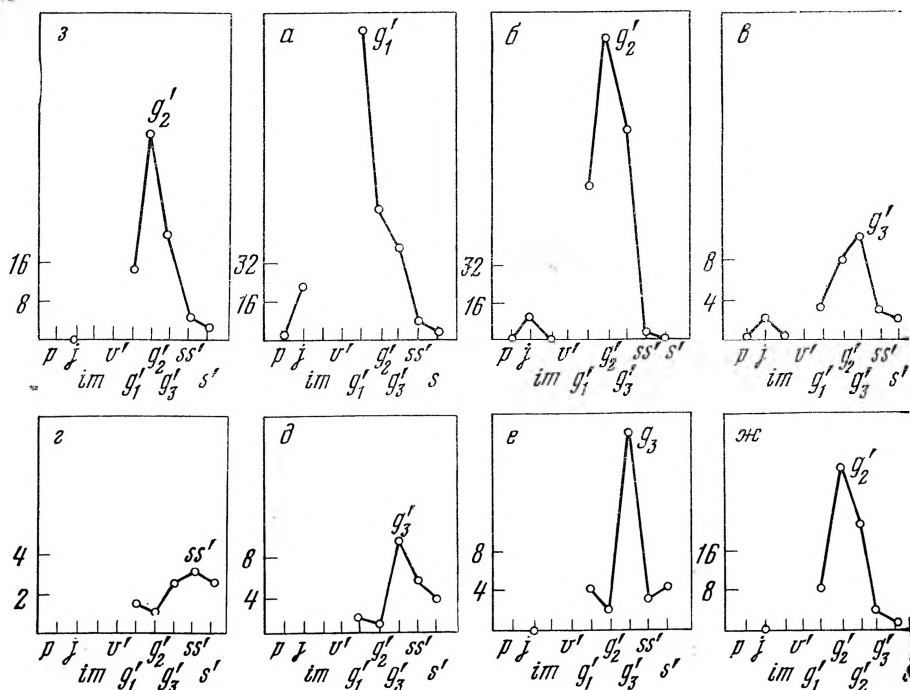


Рис. 20. Многолетние изменения возрастного состава ценопопуляций сныти (в абсолютных числах) в возрастном ряду древостоев

а — вырубка первого года; **б** — вырубка 3-х лет; **в** — 5-6-летняя вырубка; **г** — 10-12-летнее насаждение; **д** — 30-40-летнее насаждение; **е** — 90-летнее насаждение; **ж** — 180-летнее насаждение; **з** — 250-летнее насаждение дуба

в местах, где травяной покров полностью уничтожен (в частности, в посадках дуба), и на относительно неповрежденных участках. На последних в первый год после вырубания леса наблюдается резкое увеличение численности проростков и отчасти ювенильных особей (рис. 20, а). У взрослых генеративных побегов резко увеличивается число растущих корневищ. Максимум среди взрослых побегов приходится на g_2' . На второй год из верхушечных почек растущих корневищ образуется множество однолетних парциальных побегов, в связи с этим максимум во взрослой части ценопопуляции перемещается на группу g_1' . Вполне вероятно, что причинами резкого увеличения численности растущих корневищ (в 2,5 раза на однолетней вырубке и почти в 6 раз на трехлетней вырубке по сравнению с 250-летним насаждением) и соответственно однолетних парциальных побегов, видимо, следует считать ослабление конкуренции за воду (в связи с уничтожением деревьев и кустарников)

и усиление радиации. В литературе имеются указания (Серебряков, 1947, 1949, 1952), что усиленная радиация приводит у сныти к развитию всех листовых зачатков, заложившихся в почке, в то время как под пологом леса развивается лишь часть их.

Одновременно усиленное освещение вызывает пробуждение почти всех спящих почек как у молодых, так и у старых (сенильных) парциальных побегов, что также приводит к омоложению ценопопуляции. Резко возрастают размеры растений и биомасса популяции в целом (табл. 17).

Одновременно со значительным увеличением числа взрослых парциальных побегов число проростков и ювенильных растений сокращается, видимо, вследствие усиления конкуренции за воду с материнскими растениями. На трехлетней вырубке численность взрослой части ценопопуляции сныти достигает максимальной величины и равняется 360 побегам/м², это приблизительно в 6 раз больше численности сныти в старых насаждениях; число растущих корневищ увеличивается более чем в 20 раз. В это время плотность парциальных побегов сныти, видимо, становится предельно возможной и дальнейшего увеличения численности взрослой части ценопопуляции не происходит, максимум во взрослой части ценопопуляции перемещается на g_2' .

Одновременно с достижением вегетативно возникшей частью ценопопуляции максимальной плотности семенное потомство в ней начинает усиленно сокращаться. В это время оно состоит из трех возрастных групп r , j , im . В дальнейшем вегетативная часть популяции полностью подавляет на ненарушенных участках семенное потомство.

На полностью разрытых участках вырубки поселяются сорняки, и там семенного возобновления сныти не наблюдается. Единственным возможным местом для развития подростка оказываются постоянно подновляемые борозды, в которых посажен дуб.

Однако семенное потомство, возникшее весной, при рыхлении борозд полностью уничтожается, в случае же прекращения ухода за посадками борозды зарастают сорняками или здесь начинает господствовать вегетативное потомство сныти.

Таким образом, по нашим наблюдениям, семенное возобновление сныти на вырубках полностью погибает либо вследствие конкуренции с материнскими растениями, энергия роста которых возрастает здесь в десятки раз, либо вследствие конкуренции с сорняками. В любом случае пополнения ценопопуляций сныти семенным потомством на вырубках, как это можно было ожидать, не происходит. Даже в том случае, если единичные экземпляры доживают до виргинильного состояния и начинают размножаться вегетативно, сколь-нибудь заметной роли в возрастном спектре ценопопуляций сныти они играть не могут.

Таблица 17

Некоторые показатели ценопопуляций сныти в возрастном ряду древостоев

1	2	3	4	5	6	7	8
Номер участков ассоциаций							
Возраст насаждения, годы	3	5—6	10—12	40	90	180	250
Общая численность парциальных побегов, шт/м ²							
Общая биомасса (воздушно - сухой вес), г/м ²	122,84±1,81	303,56±1,24	26,14±0,64	18,68±0,18	20,56±0,21	30,88±0,31	52,12±0,27
Надземная биомасса, г/м ²	420,48±3,62	740,46±2,44	68,16±0,42	41,34±0,24	30,18±0,18	50,46±0,44	89,62±0,56
Подземная биомасса, г/м ²	180,40±2,14	290,04±1,64	26,07±0,56	16,07±0,16	12,00±0,09	19,28±0,16	35,43±0,48
Число растущих корневищ, шт/м ²	240,08±3,11	450,42±2,34	42,09±0,34	25,27±0,27	18,18±0,18	31,18±0,21	54,19±0,31
Суммарная длина растущих корневищ, м/м ²	139,48±2,32	310,72±3,14	0,61±0,06	0,87±0,08	1,32±0,04	5,12±0,06	13,36±0,62
	30,16±0,68	66,44±0,48	0,14±0,01	0,30±0,02	0,48±0,06	1,08±0,02	4,24±0,08

После смыкания полога орешника и сопутствующих пород (клена, ясеня) начинается усиленное сокращение численности ценопопуляций сныти, цветение полностью прекращается, все взрослые побеги относятся к временно нецветущим. Фракция подроста в 5—6-летних насаждениях становится минимальной, а в 10—12-летних насаждениях полностью исчезает (рис. 20, г). Ценопопуляции неполноценные с максимумом на g_3' или ss' , резко сокращаются численности ценопопуляций. Наиболее сильное сокращение численности ценопопуляций сныти происходит в 10—12- и 30—40-летних насаждениях (табл. 17). Сныть из разряда доминантов или содоминантов переходит в разряд сопутствующих видов с обилием $sol-sp$. В ценопопуляциях господствуют старые генеративные и субсенильные особи, максимум приходится на $g_3'-ss'$. Популяции такого типа могут быть охарактеризованы как стареющие или переходные к регрессивным.

Резкое падение освещенности (табл. 14) при смыкании полога сначала орешника, а затем и древесных пород приводит к сокращению общей численности ценопопуляции в 12 и более раз (табл. 16), что сопровождается и заметным старением ценопопуляции. В течение нескольких десятков лет ценопопуляция существует в состоянии, близком к регрессивному. Затем, по мере увеличения освещенности, численность ценопопуляции начинает медленно расти. Наблюдения показывают, что увеличение численности происходит за счет пробуждения у старых парциальных побегов спящих пазушных почек и образования сначала растущих корневищ, а затем новых парциальных побегов на участках, характеризующихся несколько большей по сравнению с соседними освещенностью. Появление молодых парциальных побегов приводит к омоложению отдельных локусов в ценопопуляции. Омоложение возрастного состава локусов ценопопуляции в наиболее освещенных участках ценоза и определяет пятнистое распределение ценопопуляций сныти в 30—40-летних насаждениях. По мере дальнейшего увеличения освещенности соседние пятна сныти смыкаются и в 90—100-летнем насаждении образуется более или менее сплошной осоково-снытевый покров.

В насаждениях 90—100-летнего возраста по сравнению с 30—40-летними насаждениями численность ценопопуляций сныти увеличивается в 1,5 раза, сныть начинает играть заметную роль в травяном покрове, переходя в разряд содоминантов. Максимум в ценопопуляции приходится на группы $g_3'-g_2'$ (рис. 20, е).

Наблюдавшиеся изменения связаны со значительным увеличением освещенности (почти в 2 раза) при переходе от 40-летних к 90—100-летним насаждениям. В 150-летних насаждениях сныть становится доминантом в травяном покрове и ее ценопопуляции по особенностям возрастной структуры и числен-

ности практически не отличаются от таковых в 250-летних насаждениях. В этих ценозах наблюдается цветение сныти, что связано с появлением «окон» в древостое; начинает проявляться сезонная динамика ценопопуляций.

Таким образом, циклические изменения ценопопуляции сныти охватывают период 150—200 лет. Этот период практически совпадает с циклом развития древесных пород, в настоящих условиях всецело регулируемым деятельностью человека.

Исследование особенностей экотопа в рассматриваемом ряду древостоев показывает, что наиболее резко в нем меняется освещенность (табл. 14).

Основные показатели ценопопуляции сныти: численность, биомасса, возрастность и способность взрослых особей к цветению — изменяются согласованно с изменениями освещенности (табл. 17).

Многолетняя цикличность ценопопуляций сныти наиболее резко проявляется в ряду одновозрастных насаждений, в значительной степени возникших искусственно. Следует предположить, что в отдельных частях разновозрастных девственных насаждений широколиственных пород можно было бы наблюдать процессы, аналогичные тем, которые происходят на разных этапах развития одновозрастных насаждений.

Таким образом, рассматривая возрастной ряд древостоев как временной ряд, мы попытались выяснить особенности динамики ценопопуляций сныти во временном ряду протяженностью около 200 лет.

Основными и наиболее существенными особенностями ценопопуляций сныти в этом ряду являются исключительно вегетативное самоподдержание, способность к резкому омоложению при усилении освещенности и длительному существованию в состоянии, близком к регрессивному.

Таким образом, у сныти наблюдаются сезонные, погодичные и многолетние (вековые) циклические (обратимые) изменения общей численности и возрастного состава ценопопуляций. Сныть представляет собой вид, у которого содержание динамических процессов в ценопопуляции на протяжении интервалов времени столь разного порядка практически не меняется. Все динамические процессы проявляются на уровне парциально-го побего (фитоценоотические единицы, см. Ценопопуляции растений, 1976) и представляют собой осцилляции или флуктуации.

Динамические процессы такого же типа следует ожидать у видов, близких к сныти по биологическим свойствам: на первое место здесь, видимо, следует поставить полицентричность взрослых особей и почти исключительно вегетативное самоподдержание ценопопуляций неглубоко омоложенными особями.

Виды типа сныти характеризуются наибольшей стабильностью возрастных спектров ценопопуляций. Следует отметить, что эта группа не является единственной среди видов, самоподдержание ценопопуляций которых происходит вегетативным путем. Лабильность ценопопуляций таких видов существенно изменяется в связи с изменением глубины омоложения вегетативного потомства и фитоценотической ролью вида.

Одной из основных черт структурной организации ценопопуляций растений является неоднородность их в пространстве, которая выражается в неравномерном (групповом) размещении особей вида по площади фитоценоза. Фитогенные поля особей, составляющих ценопопуляцию, в совокупности образуют фитогенное поле данной ценопопуляции. Элементами неоднородности фитогенного поля ценопопуляции можно считать ценопопуляционные локусы, которые характеризуются протяженностью (или площадью), степенью дискретности, возрастным спектром и плотностью. Ценопопуляционным локусам свойственно изменение во времени, связанное с процессами онтогенетического развития особей, с их возобновлением и элиминацией. Развитие локусов во времени носит периодический, волнообразный характер, и положение каждого локуса в ряду развития может быть оценено с помощью индекса возрастности. Разные локусы развиваются несинхронно, создавая постоянно меняющуюся картину из пятен разной плотности, протяженности, возрастной структуры и местоположения. Пространственные варианты ценопопуляционных локусов можно рассматривать как отражение разных этапов их развития во времени.

Динамика ценопопуляций во времени и пространстве связана с изменением таких показателей, как численность, возрастной состав, жизненное состояние особей и др. Можно различать эндо- и экзогенные факторы динамики, которые действуют в совокупности. Ценопопуляции, входящие в состав устойчивых фитоценозов, испытывают обратимые динамические процессы изменения структуры (осцилляции и флуктуации), которые могут охватывать различные по длительности периоды времени. Длительные (вековые) обратимые изменения ценопопуляций включают целые серии более кратковременных обратимых процессов.

В зависимости от способа самоподдержания и степени омоложения потомства (семенного или вегетативного) динамические процессы в ценопопуляциях (и локусах) осуществляются преимущественно на уровне либо особей, либо их частей, выступающих как самостоятельные фитоценотические единицы (элементарные источники фитогенных полей), либо — на том и другом уровне одновременно. У видов, возобновляющихся глубоко омоложенными диаспорами, обратимые изменения ценопопуляций или их локусов связаны с колебаниями числен-

ности особей разных возрастных состояний в результате их отмирания, возникновения и онтогенетического развития. У видов, возобновляющихся неглубоко омоложенными диаспорами, изменения могут быть вызваны появлением, развитием и отмиранием парциальных образований (побегов или кустов).

Возрастные спектры и численность ценопопуляций большинства видов в дефинитивном состоянии характеризуются относительной устойчивостью, которая определяет в конечном итоге устойчивость фитоценозов; но любая ценопопуляция не остается неизменной как во времени, так и в пространстве, при этом ценопопуляции разных видов различаются по степени динамичности признаков. Жизнь ценопопуляций выражается в диалектическом сочетании относительной стабильности и динамичности свойств и признаков.

ВЗАИМООТНОШЕНИЯ ЦЕНОПОПУЛЯЦИИ В ФИТОЦЕНОЗАХ

Сложение и развитие растительного сообщества, его видовое богатство, обилие отдельных видов, биологическая продуктивность ценопопуляций в большой степени определяются характером взаимоотношений между растениями. На современном этапе приобретают особое значение поиски методов детального изучения механизмов взаимодействия ценопопуляций. В геоботанике наметились два пути изучения взаимовлияния растений: 1-й путь — экспериментальный, включающий исследование чистых и смешанных посевов, посадок, подсевов в естественные ценозы, в том числе изучение аллелопатического влияния растений; 2-й путь выявляет взаимоотношения растений в естественных ценозах. Исследования в естественных ценозах ведутся в двух направлениях.

Первое основано на учете совместной встречаемости видов или сопряженной встречаемости (Гордягин, 1933; Кац, 1930, 1943, 1948, 1957; Миркин, Денисова, 1969; Миркин и др., 1970). В исследованиях сопряженной встречаемости видов применяются многочисленные коэффициенты межвидовой сопряженности и индексы перекрывания (Василевич, 1969).

Во втором направлении учитываются количественные отношения между видами в ценозе, или сопряженность. Основоположником этого направления был А. А. Уранов, предложивший еще в 1935 г. теорию сопряженности и описавший пять типов ее: положительный, отрицательный, двузначный, сложный и нейтральный.

А. А. Уранов (1935а, б; 1955, 1968б) и его ученики Ю. А. Злобин (1960, 1961), Е. И. Курченко (1967, 1972), Л. А. Жукова (1967), Л. И. Воронцова (1968, 1971), И. М. Ермакова (1969) рассматривают сопряженность как взаимозависимое изменение концентрации (покрытие, численность, микровстречаемость) одного вида при увеличении концентрации другого. Графическое изображение этих зависимостей — кривые сопряженности — описаны с помощью теоретического уравнения сопряженности, предложенного А. А. Урановым (1968б).

Данное уравнение в отличие от перечисленных выше коэффициентов позволяет рассматривать не только непосредствен-

ную зависимость между количеством действующего и подчиненного вида (см. глава II, раздел 5), но и дает возможность определить степень влияния различных экологических факторов.

В этой части монографии представлены материалы по изучению сопряженности ряда доминирующих видов луговых ценозов в различных экологических и географических условиях. В данном коллективном исследовании, выполненном под руководством А. А. Уранова и при его непосредственном участии, впервые сделана попытка изучить влияние группы видов на один из доминирующих видов ценоза. В разделе 6 излагаются данные о взаимоотношении доминант степей Наурзумского заповедника, полученные методом фитометра. Этот новый метод, также разработанный А. А. Урановым, дает более наглядное представление о влиянии действующего вида на подчиненные виды, а также позволяет определить величину фитогенного поля особи.

Под фитогенным полем А. А. Уранов (1965) предложил понимать «часть пространства, в пределах которой среда приобретает новые свойства, определяемые присутствием в ней данной особи растения» (с. 251). Он подчеркивал, что неоднородность, мозаичность фитогенных полей связаны с автономностью отдельных частей растения и ограниченностью действия его активных органов. Основными причинами, вызывающими изменение напряженности фитогенных полей, можно считать следующие: 1) изменение внешних условий существования; 2) внутренний наследственно закрепленный ритм развития растения; 3) возрастные изменения растений.

В 7-м разделе рассматривается в качестве одного из возможных механизмов воздействия фитогенного поля одного вида на другие аллелопатическое влияние вида и изменение этого влияния в онтогенезе.

«Проникновение в сущность внутренней среды сообщества через изучение фитогенных полей должно дать в руки биолога важные сведения, необходимые как в целях прогноза, так и планирования направленного вмешательства человека в структуру и жизнь сообщества» (Уранов, 1965, с. 251).

5. ВЗАИМООТНОШЕНИЯ НЕКОТОРЫХ ЛУГОВЫХ РАСТЕНИЙ

Изучение взаимоотношений ценопопуляций растений разных жизненных форм возможно методом сопряженности, предложенным А. А. Урановым (1935б). Исследования Ю. А. Злобина (1960), В. Н. Егоровой (1966), Л. А. Жуковой (1967), Е. И. Курченко (1967, 1972), Л. И. Воронцовой (1968, 1971) показали, что в резко отличных экологических условиях и при разном хозяйственном использовании тип взаимоотношений

видов может оставаться постоянным или меняться как по силе влияния, так и по его характеру.

При изучении взаимного влияния некоторых луговых растений методом сопряженности нами были поставлены следующие задачи: выяснить, как один вид влияет на ряд видов в одном ценозе и какое воздействие он испытывает с их стороны; определить совокупное влияние группы видов на изучаемый вид; установить характер взаимовлияния отдельных пар видов в сходных и различных экологических условиях, а также в разных точках ареала.

В статье используются материалы, собранные Л. А. Жуковой на пойменных лугах р. Северной Двины (с. Холмогоры Архангельской обл.), Н. М. Григорьевой, Л. А. Жуковой — на пойменных лугах р. Оки (с. Дединово Московской обл.), Н. М. Григорьевой, В. Н. Егоровой, И. М. Ермаковой, А. Р. Матвеевым, Н. С. Сугоркиной — на пойменных лугах р. Угры (с. Дворцы Калужской обл.). Всего было изучено более 50 видов луговых растений. В настоящей статье не представляется возможным обсудить весь фактический материал по каждому виду. Более детально авторы анализируют его в отдельных сообщениях и статьях, подготовленных к печати и опубликованных (Ермакова, Сугоркина, 1974).

Сопряженность изучалась методом микровстречаемости (Уранов, 1968). На площадку размером $0,5 \times 0,5 \text{ м}^2$ накладывалась сетка, состоящая из 100 квадратов, размером $5 \times 5 \text{ см}$, затем подсчитывалось число квадратов, в которых встретились укоренившиеся побеги интересующих нас видов. Полученная величина составляла сумму баллов микровстречаемости или процент микровстречаемости (вся площадка — 100 квадратов — принималась за 100%). Она использовалась в качестве меры обилия вида и являлась показателем участия его в той части ценоза, которая представлена на данной площадке. Получив таким путем показатели с большого числа площадок (100—400), мы располагали их в порядке возрастания микровстречаемости одного вида (действующий вид — ДВ) и рассматривали, как изменяется при этом микровстречаемость другого вида (подчиненный вид — ПВ). «Графическое изображение связи двух величин — кривые сопряженности — представляют эмпирические линии регрессии обилия ПВ и ДВ» (Уранов, 1968б, с. 189).

А. А. Урановым (1935б) было установлено существование пяти типов сопряженности: 1 — положительный: увеличение количества ДВ приводит к увеличению количества ПВ, на графике эта зависимость выражается восходящей кривой;

¹⁴ В 1967 г. на пойменных лугах р. Угры Н. М. Григорьева для изучения сопряженности люцерны серповидной с другими видами использовала площадку в $0,1 \text{ м}^2$ ($0,35 \times 0,35 \text{ м}$).

2—отрицательный: увеличение количества ДВ приводит к уменьшению количества ПВ, на графике эта зависимость выражается нисходящей кривой; 3—двузначный: увеличение ДВ сначала приводит к увеличению ПВ, затем по достижении максимума—к его убыванию, кривая имеет максимум; 4—сложный: увеличение ДВ сначала ведет к убыванию ПВ, затем к увеличению его количества, кривая имеет минимум; 5—индифферентный: количество ПВ остается постоянным при увеличении количества ДВ.

Все типы сопряженности могут быть описаны с помощью теоретически обоснованного уравнения¹⁵, предложенного А. А. Урановым (1968б):

$$y = y_0 e^{ax^2 + cx}, \quad (1)$$

где y — среднее количество ПВ; y_0 — количество ПВ при отсутствии ДВ; x — количество ДВ; e — основание натурального логарифма, a и c — постоянные величины для данной пары видов в данных условиях. «Коэффициент a отражает уровень возможности влияния отдельной особи ДВ на особь ПВ по первой составляющей экологического потенциала». К первой составляющей относятся факторы, «местные изменения напряженности которых, вызываемые влиянием растений на среду, практически не выравниваются: элементы минерального питания, почвенная вода и т. д.». Коэффициент c определяет возможность восприятия особью ПВ влияния ДВ по второй составляющей экологического потенциала, которая включает «условия (пары, газообразные вещества, свет), концентрация которых, вследствие турбулентности, быстро выравнивается при возмущениях» (Уранов, 1968, с. 191).

В настоящей статье при сравнении полученных результатов впервые использовались некоторые новые приемы и коэффициенты, предложенные А. А. Урановым (устное сообщение).

1. Для характеристики силы влияния ДВ на ПВ подсчитывалась величина y удельное (y_u), равная среднему значению изменения количества ПВ при увеличении ДВ на 1% микро-встречаемости. Этот показатель вычисляется для участка кривой сопряженности до и после достижения ею экстремума, т. е. точки перегиба, по формулам:

$$y_{u1} = (y_E - y_0) / x_E, \quad (2)$$

$$y_{u2} = (y_n - y_E) / (x_n - x_E), \quad (3)$$

¹⁵ Теоретически формула (1) определяет наличие только двух кривых — линий регрессий, имеющих максимум и минимум. Все типы сопряженности могут быть описаны этими двумя кривыми. Линии регрессии при положительной и отрицательной сопряженности представляют собой соответственно восходящие или нисходящие части названных кривых.

Рис. 21. Влияние группы видов (обобщенные кривые) в одном ценозе пойменного луга р. Угры (с. Дворцы, 1965) на

1 — овсяницу луговую; 2 — костер безостый; 3 — ежу сборную; 4 — тимopheвку луговую; 5 — люцерну желтую; x , y — см. объяснения в тексте

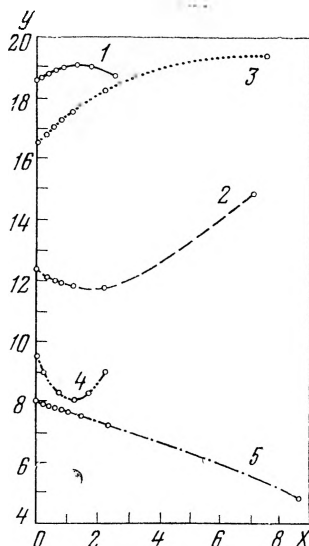
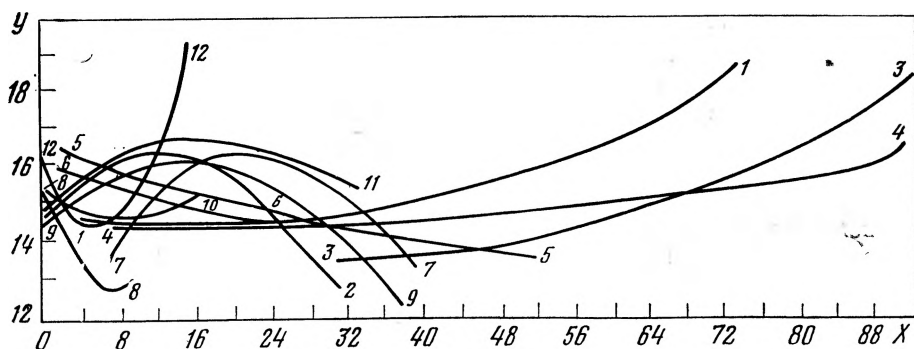


Рис. 22. Действие группы видов на овсяницу луговую в одном ценозе пойменного луга р. Угры

x — микровстречаемость действующего вида: 1 — овсяница красная; 2 — люцерна желтая; 3 — будра плющевидная; 4 — вербейник монетчатый; 5 — свербига восточная; 6 — тысячелистник обыкновенный; 7 — ежа сборная; 8 — лисохвост луговой; 9 — клевер ползучий; 10 — клевер луговой; 11 — горошек мышиный; 12 — тимopheвка луговая; y — микровстречаемость подчиненного вида: овсяницы луговой



где x_E — обилие ДВ, а y_E — обилие ПВ в экстремальной точке, x_n — максимальное значение x , y_n — значение y при x_n . Чем больше абсолютная величина y_n , тем влияние ДВ на ПВ сильнее. Знак при y_n показывает положительный или отрицательный характер этого влияния.

2. Для перехода от изучения взаимовлияния отдельных пар видов к исследованию сложных взаимоотношений между видами в ценозе впервые была сделана попытка определить совокупное влияние целого ряда видов ценоза на один. При этом под действующим видом понимали совместное влияние группы видов на один, и это влияние выражали в «обобщенной» кривой.

Для того чтобы иметь возможность сравнивать суммарное влияние разных видов на один подчиненный¹⁶, необходимо значения микровстречаемостей ДВ видов выразить в одной общей сравнимой шкале, т. е. соотносить количество x_i со средним количеством x_{0i} , освобожденным от обратного влияния подчиненного вида y на действующие виды. Иными словами, суммировать следует доли (нормированные количества) x_i/x_{0i} , а не сами x_i .

С этой целью с каждым действующим видом в отдельности производили следующую операцию: значение количества действующего вида делили на среднее количество его, которое было бы в ценозе, если бы отсутствовал подчиненный вид.

Количество ДВ при отсутствии подчиненного можно определить по формуле (1), но уже для обратной зависимости, когда действующий вид становится подчиненным, эта величина представляет собой x_0 . Другими словами, все значения x делили на x_0 , и тем самым все значения x приводили к одной шкале.

Полученные относительные величины (x_i/x_{0i}) по всем действующим видам располагали в один общий вариационный ряд и строили «обобщенную» кривую зависимости подчиненности вида от совокупного влияния действующих видов.

Рассмотрим некоторые обобщенные кривые, которые были получены при обработке материала по сопряженности группы видов луговых растений в пойме р. Угры. Обобщенная кривая влияния 12 видов на луговую овсяницу, выступающую в данном ценозе в роли кодоминанта, оказалась очень слабой двузначной, близкой к нейтральной кривой (рис. 21, 1). Из чего же сложился такой тип сопряженности, или, иными словами, как действовали отдельно виды, входящие в эту группу, на овсяницу луговую? Оказалось, что их влияние было различным (рис. 22): сложным, двузначным, положительным, отрицательным. Но если попытаться отложить все кривые на одном графике, то они сгруппируются в одну зону, положение которой по отношению к оси абсцисс определяет характер обобщенной кривой сопряженности. В рассматриваемом случае эта зона располагается почти параллельно оси абсцисс, лишь слегка отклоняясь вверх. И обобщенная кривая оказывается очень слабо положительной, почти нейтральной.

Действие этих же видов в том же ценозе на люцерну желтую выражается отрицательным типом сопряженности (теоретиче-

¹⁶ Строго говоря, суммарное влияние группы видов на один вид надо определить по формуле, предложенной Т. А. Урановой:

$$y = y_0 e^{\sum_{i=1}^n a_i x_i^2 + c_i x_i},$$

но пока не представилось возможности осуществить эту работу, поэтому описанный метод рассматривается как первое приближение к решению поставленной задачи.

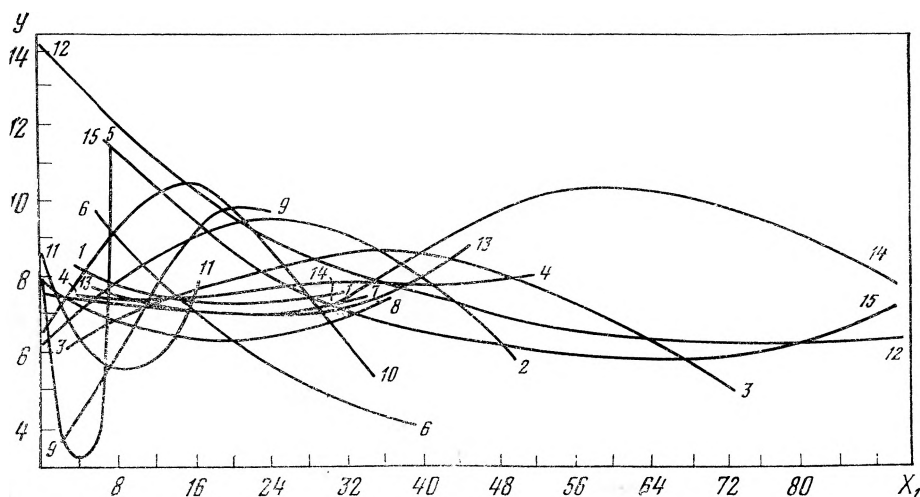


Рис. 23. Действующие группы видов на люцерну желтую в одном ценозе пойменного луга р. Угры

x — микровстречаемость действующего вида: 1 — овсяница луговая; 2 — тимopheевка луговая; 3 — овсяница красная; 4 — свербига восточная; 5 — лисохвост луговой; 6 — ежа сборная; 7 — костер безостый; 8 — клевер ползучий; 9 — тысячелистник; 10 — горошек мышиный; 11 — клевер луговой; 12 — мятлик луговой; 13 — одуванчик лекарственный; 14 — будра плющевидная; 15 — вербейник монетчатый; y — микровстречаемость подчиненного вида люцерны желтой

ская кривая — двузначная). Это так же, как и в первом примере, является отражением направленности пораздельного влияния видов.

Однако в этом случае (рис. 21, 5, 23) видно, что характер обобщенной кривой в основном определяется наиболее массовыми видами, особенно такими злаками, как овсяница красная или ежа сборная.

Описанный метод в дальнейшем был использован при анализе сопряженности группы видов в одном ценозе и в разных экологических условиях.

Взаимные отношения ценопопуляций ряда луговых растений в одном ценозе

В 1965 г. была изучена сопряженность рыхлокустовых злаков овсяницы луговой (*Festuca pratensis* Huds.), тимopheевки луговой¹⁷ (*Phleum pratense* L.), ежи сборной¹⁷ (*Dacty-*

¹⁷ В дальнейшем в тексте для данного вида будет употребляться только родовое название, так как других видов в исследованных ценозах не встречалось.

Действующие виды	Овсяница луговая	Костер безостый	Ежа сборная	Тимофеевка луговая	Овсяница красная	Лисохвост луговой	Мятлик луговой	Линцерия желтая	Клевер луговой	Клевер ползучий	Горюшек мышинный	Свербига восточная	Тысячелистник обыкновенный	Одуванчик лекарственный	Будра плосцевидная	Чай луговой
Виды подчиненные																
Овсяница луговая		⌒	⌒	⌒		⌒		⌒	⌒	⌒	⌒	⌒	⌒		⌒	⌒
Костер безостый	⌒		⌒		⌒	⌒	⌒	⌒	⌒	⌒	⌒	⌒	⌒	⌒	⌒	⌒
Ежа сборная	⌒	⌒		⌒	⌒	⌒	⌒	⌒	⌒	⌒	⌒	⌒	⌒	⌒	⌒	⌒
Тимофеевка луговая	⌒	⌒	⌒		⌒		⌒	⌒	⌒	⌒	⌒	⌒	⌒	⌒	⌒	⌒
Овсяница красная	⌒	⌒	⌒	⌒				⌒								
Лисохвост луговой	⌒	⌒	⌒	⌒				⌒								
Мятлик луговой	⌒	⌒	⌒	⌒												
Линцерия желтая	⌒	⌒	⌒	⌒	⌒	⌒	⌒		⌒	⌒	⌒	⌒	⌒	⌒	⌒	⌒
Клевер луговой	⌒	⌒	⌒	⌒				⌒								

Клевер ползучий	⌒	⌒	⌒	⌒			⌒									
Горюшек мышинный	⌒	⌒	⌒				⌒									
Свербига восточная	⌒	⌒	⌒	⌒			⌒									
Тысячелистник обыкновенный	⌒	⌒	⌒	⌒			⌒									
Одуванчик лекарственный	⌒	⌒	⌒				⌒									
Будра плосцевидная	⌒	⌒	⌒	⌒			⌒									
Чай луговой	⌒	⌒	⌒	⌒			⌒									

Рис. 24. Кривые сопряженности некоторых видов луговых растений в разнотравно-луговой и красноовсяницево-мятличной ассоциации в пойме р. Угры (с. Дворцы, 1965)

lis glomerata L.), корневищного злака костра безостого¹⁷ (*Zerna inermis* (Leys.) Lindm.), корневищно-стержнекорневой и стержнекорневой формы люцерны желтой¹⁷ (*Medicago falcata* L.) как друг с другом, так и с другими 15 видами. Среди них были выбраны из злаков: мятлик луговой (*Poa pratensis* L.), овсяница красная (*Festuca rubra* L.), лисохвост луговой¹⁷ (*Alopecurus pratensis* L.); из бобовых: мышиный горошек¹⁷ (*Vicia cracca* L.), клевер луговой (*Trifolium pratense* L.) и ползучий (*T. repens* L.); из разнотравья: будра плющевидная¹⁷ (*Glechoma hederacea* L.), вербейник монетчатый¹⁷ (*Lysimachia nummularia* L.), свербига восточная¹⁷ (*Bunias orientalis* L.), одуванчик лекарственный¹⁷ (*Taraxacum officinale* L.), тысячелистник обыкновенный¹⁷ (*Achillea millefolium* L.). Материал собирался на участке полидоминантного кострово-овсяннично-разнотравного луга среднего уровня, сильно засоренного свербигой восточной (табл. 18). Этот участок находился на вершине гривы в центральной пойме правого берега реки Угры в Калужской области.

В изученном ценозе были обильными (сор_2)¹⁸: костер, овсяницы луговая и красная, вербейник; довольно обильными (сор_1): ежа и мятлик луговой; встретились рассеянно (sp): тимopheевка и одуванчик; остальные виды были единичны (sol). Судя по шкалам Л. Г. Раменского и др. (1956), тимopheевка, лисохвост, клевер ползучий и луговой, люцерна, горошек, одуванчик, тысячелистник и будра не достигли в 1965 г. в данном ценозе того обилия, которое они могли бы иметь в данных экологических условиях.

Луговая овсяница выступала в роли кодоминанта (обилие ее сор_2 , процент микровстречаемости¹⁹ в среднем 20,2%). Действие овсяницы на 15 видов этого ценоза оказалось различным (рис. 24).

Теоретические кривые сопряженности ее с пятью видами (костром, лисохвостом, клевером луговым, люцерной, будрой) были сложные, с остальными двузначные. Точка перегиба всех кривых сопряженности лежит в области обилия овсяницы, равном 15—25% микровстречаемости. Овсяница луговая в данном ценозе оказывает отрицательное влияние на свербигу и одуванчик. Линии регрессии представлены нисходящей частью двузначной кривой, значения «х» отрицательные. Положительный тип сопряженности обнаружен при действии луговой овсяницы на вербейник (восходящая часть двузначной кривой). Так как, согласно А. А. Уранову (1968б), при сложной кривой сопряжен-

¹⁸ Обилие видов определялось по методу Друдэ — Уранова (Уранов, 1935а, 1964). Названия категорий обилия приводятся по А. А. Уранову (1935а).

¹⁹ Средний процент микровстречаемости рассчитывали как среднюю величину показателей микровстречаемости данного вида на всех площадках и использовали в качестве меры обилия вида в ценозе.

Таблица 18. Характеристика участков луга в центральной части поймы р. Угры Калужской области

Номер участка	Год исследования	Местоположение		Ступени по шкалам Раменского				Почвы	Ассоциация	Хозяйственное использование	Проектное покрытие, %
		берег	элемент мезорельефа	увлажнение*	богатство почвы**	переменность увлажнения***	влажность****				
II а	1967	Правый	Вершина гривы	63,5	11,9	9,5	7	Пойменные дерновые, слабо дернистые на гумифицированном мелкопесчаном аллювиальном наносе, подстилаемые песком. Признаков оглеения нет	Бобово - разнотравно-бобово-овсяническая	Двухукосный сенокос	76
II б		»	Склон гривы	63,5	12,1	10,8	7		Бобово - разнотравно-лугово-овсяническая		95
II в		»	Межгрядное понижение	63,8	11,6	11,8	7		Разнотравно - бобово-лугово - овсяничево-лисохвостная		86
V	1965	»	Вершина гривы	62,2	12,6	—	—	Дерновые, зернистые, среднесуглинистые, слабоглееватые на более тяжелом гумифицированном аллювии	Разнотравно- лугово-красно - овсяничево - мятличная	»	80
VI	1966	Левый	»	65,3	12,6	10,4	7	Дерновые, зернистые, среднесуглинистые на оглеенном тяжелосуглинистом наносе	Полидоминантная мятлично - тимовеевично - лугово - овсянично - разнотравная	Сенокоснопахотное	80

* По шкале увлажнения ступени 53—63—увлажнение сухих и свежих лугов. Почвы дерновинные, подзолистые. Соответствуют дренажным местностям лесной зоны. В сухие годы травостой здесь страдает от недостатка влаги. Ступени 64—76—влажнолуговое увлажнение. Почвы без признаков оглеения. Преобладает на достаточно дренажных и повышенных частях пойм.

** По шкале активного богатства и засоленности почвы все участки относятся к ступени 10—13 — довольно богатые почвы; pH—6,0—7,5.

*** По шкале переменной увлажненности ступени 9—11 соответствуют умеренно переменной увлажненности для растений. Лучшие луговые залежи, омоложение в этих условиях мало развито. Местобитания такой переменной увлажненности благоприятны для растений.

**** По шкале аллювиальности ступени — 5—7—умеренно аллювиальные местообитания. Отложение наилка: около 0,5 см—для 5 ступени, около 1 см — для 6 и около 2 см — для 7.

ности коэффициент a всегда является величиной положительной, то можно предположить, что у овсяницы луговой с выше перечисленными шестью видами нет конкурентных отношений по первой составляющей экологического потенциала. Конкурентные отношения овсяницы луговой с этими видами, видимо, определяются по второй составляющей экологического потенциала (коэффициент c отрицательный).

С другой группой видов (мятликом луговым²⁰, овсяницей красной²⁰, ежой, мышиным горошком²⁰, клевером ползучим, вербейником²⁰) овсяница луговая связана двузначной сопряженностью, и конкуренция, вероятно, происходит из-за факторов, входящих в первую составляющую экологического потенциала (коэффициент a отрицательный). Влияние ДВ на свербигу и одуванчик по первой и второй составляющей экологического потенциала отрицательное. Отсутствие конкуренции за свет (коэффициент c положительный) между овсяницей луговой и красной, мятликом луговым, ежой, клевером ползучим, по-видимому, объясняется тем, что у всех этих видов листья расположены в приповерхностном слое и не очень затеняют друг друга. В связи с тем, что будра и вербейник достаточно теневыносливы, конкуренция за свет между ними и овсяницей луговой не играет существенной роли. Наиболее сильное влияние овсяница луговая оказывает на злаки (максимальные абсолютные величины коэффициентов). Сравнение y_v (изменение количеств ПВ при увеличении ДВ на 1%) показало, что среди злаков наиболее сильному, но не одностороннему влиянию (коэффициенты положительные и отрицательные) подвержены костер и овсяница красная, наиболее слабому — ежа, тимopheевка и лисохвост. Так, увеличение количества ДВ на каждый 1% микровстречаемости приводит сначала (до достижения x_E) к возрастанию овсяницы красной в среднем на 1,24%, мятлика лугового — на 0,74, а ежи только на 0,17, тимopheевки на 0,11%. Одновременно происходит уменьшение количества лисохвоста — на 0,05%. Затем, после прохождения через экстремум, при увеличении ДВ на 1% падение обилия (y_{v_2}) ПВ составляло у овсяницы красной 1,05%, у мятлика лугового — 0,40, у тимopheевки — 0,14, у лисохвоста — 0,04%. Среди бобовых более сильному влиянию подвержен клевер луговой ($y_{v_1} = 0,51$, $y_{v_2} = -0,14$). Из разнотравья наиболее чутко реагируют на изменение обилия овсяницы луговой ползучие растения: луговой чай и будра плющевидная (соответственно y_{v_1} и y_{v_2} составляют +0,31 и —0,08; —0,10 и +0,49). Положительные и отрицательные значения этих величин указывают, какое влияние, положительное или отрицательное, преобладает.

Приведенные выше количественные характеристики взаимного влияния видов могут быть в ряде случаев объяснены

²⁰ Отмеченные виды являются характерными видами луговоовсянничников (Eilenberg, 1952; Быков, 1962).

наблюдениями других исследователей за поведением этих растений при совместном произрастании. Так, известно, что овсяница луговая сильно затеняет костер в смешанных посевах (Маркова, 1956) и тем самым мешает интенсивному кушению и росту побегов в длину. Следовательно, отрицательная величина коэффициента c в уравнении для этой пары видов зависит в первую очередь от фактора освещенности, который определяет отрицательное воздействие на костер.

Обратное влияние ряда растений на луговую овсяницу в этом ценозе также оказалось различным. Сложный тип сопряженности обнаружен с такими видами, как тимopheевка, лисохвост, клевер луговой. По-видимому, между этими видами существует конкуренция за легко выравниваемые факторы среды, в том числе за освещенность (коэффициент c отрицательный). Растения тимopheевки, лисохвоста и клевера лугового располагают большую часть своих листьев выше листового аппарата овсяницы луговой (Алексеев, 1967), затеняют ее и тем самым (по Рытовой, 1969) препятствуют кушению. При двузначной сопряженности (коэффициент a отрицательный) с костром, ежой, люцерной, клевером ползучим, горошком, по-видимому, виды конкурируют за факторы, относящиеся к первой составляющей экологического потенциала (вода, минеральное питание и т. п.), причем наиболее сильное отрицательное влияние на овсяницу луговую оказывает костер, меньшее — мышиный горошек. У ряда видов при действии на овсяницу линия регрессии представлена только одной частью сложной теоретической кривой: при действии свербиги и тысячелистника — нисходящей, а при действии будры, вербейника — восходящей. Сравнение y_v каждой пары видов в случае, когда овсяница луговая выступает как подчиненный вид, показывает, что в ценозе нет видов, сильно изменяющих обилие овсяницы. Наиболее резко влияет на нее люцерна ($y_v = +0,69$ и $-0,13$) и тимopheевка ($y_v = -0,26$ и $+0,49$). Остальные виды (ДВ) действуют слабо: при увеличении их микровстречаемости на 1% количество ПВ изменяется лишь на 0,1—0,01%.

Разностороннее и не очень сильное влияние разных видов на луговую овсяницу приводит в целом к почти полному уравниванию их действия, что и отражает обобщенная кривая (см. рис. 21, 1). Такая способность этого вида противостоять действию других видов, по-видимому, и дает ему возможность занимать доминирующее положение в ценозе.

Другой доминант — **костер безостый** (обилие его в среднем — 19,2% микровстречаемости или сор₂ по Друдэ — Уранову) — также по-разному действовал на произрастающие с ним в одном ценозе виды (рис. 24). Сложная сопряженность наблюдалась у него со свербигой, тысячелистником, со всеми бобовыми, с такими верховыми злаками, как лисохвост и тимopheевка, двузначная — с овсяницей красной и луговой, мятликом, будрой,

вербейником и одуванчиком. С первой группой видов у костра, располагающего свои надземные органы в одном с ними ярусе, конкурентные отношения определяются в основном взаимным затенением и недостатком света (коэффициент s отрицательный). Со второй группой видов возникает конкуренция скорее всего за источники минерального питания (коэффициент a отрицательный). Сравнение всех пар видов (костер — ДВ) показало, что костер сильнее всего воздействовал на свербигу ($y_v = -0,82$ и $+0,34$), луговой чай ($+0,82$ и $-1,7$), мятлик луговой ($+0,8$ и $-0,69$), овсяницу красную ($+0,36$ и $-0,47$).

Отрицательное влияние костра на тимopheевку и овсяницу красную на пойменных лугах Татарии отмечали Е. Л. Любарский (1960) и И. К. Киршин (1962). Сильная конкурентная способность костра обусловлена быстрым ростом его побегов, вызывающих затенение других растений, а также отрицательным аллелопатическим влиянием его на семена и проростки, что выяснено многими исследователями (Лебедев, 1959; Лебедев и др., 1962; Киршин, 1962; Овеснов, 1962) в лабораторных условиях. Два кодоминанта — овсяница луговая и костер — влияют друг на друга в основном отрицательно. По данным С. А. Марковой (1956), костер действует благоприятно на общее число побегов овсяницы, их высоту, вес, но при этом уменьшается число генеративных побегов и вес зерновок овсяницы с единицы площади. При действии овсяницы луговой у костра снижается общее число побегов, длина корневищ, высота побегов. Механизм действия овсяницы на костер заключается, возможно, в затенении, а также в задержании луга, которое приводит к увеличению плотности почвы, уменьшению аэрации (коэффициент s отрицательный).

Менее сильное воздействие на костер, меняющее характер по мере увеличения количества ДВ, оказывают лисохвост (возрастание его обилия на 1% уменьшает количество костра на 0,85, а затем увеличивает на 0,61), клевер луговой ($-0,62$ и $+0,64$), люцерна ($-0,54$ и $+0,61$), мышиный горошек ($+0,15$ и $-0,58$), вербейник ($+0,44$ и $+0,05$). Большинство видов, оказывающие существенное влияние на костер, действуют отрицательно по второй составляющей экологического потенциала; тип сопряженности сложный. Поэтому кривая, выражающая обобщенное действие всех видов на костер, тоже сложная (рис. 21, 2).

Следующий изученный вид — **ежа сборная** — был менее обилен (сор.), чем два первых. Среди видов, связанных с ежой сложной сопряженностью, наиболее сильному влиянию, но более слабому, чем у предыдущих видов, были подвержены вербейник ($y_v = -0,33$ и $+0,23$), мышиный горошек ($y_v = -0,21$ и $+0,04$). На будру и тимopheевку ($y = -0,15$ и $+0,54$) ежа действовала отрицательно (нисходящая часть сложной кривой; рис. 24). Отрицательное влияние на эти виды осуществлялось по второй

составляющей экологического потенциала. С клевером ползучим, костром и свербигой ежа связана в данном сообществе положительной связью (линия регрессии выражается восходящей частью сложной теоретической кривой, x лежит в отрицательной части системы координат, коэффициенты a и c положительные). Для каждой пары видов, связанных двузначной сопряженностью, увеличение количества действующего вида влекло за собой в основном более сильное увеличение обилия подчиненных видов, по сравнению с уменьшением последних после достижения экстремума.

Интересно, что совокупное действие видов на ежу в основном благоприятно для нее (рис. 24); если оно и ведет к уменьшению количества ежи, то лишь незначительно. При увеличении ДВ на 1% количество ПВ уменьшается не более чем на 0,15, в то время как увеличение ПВ происходит на гораздо более ощутимую величину: на 2,8—4,6 у овсяницы красной, на 0,49 у свербиги, на 0,32 у лисохвоста и т. д. Клевер луговой действует на ежу положительно (0,75 и 0,01; восходящая часть теоретической сложной кривой).

Таким образом, в данном сообществе отношения ежи сборной с другими видами складываются так, что позволяют ей достигать максимально возможного в данных экологических условиях (судя по экологической шкале Раменского, 1956) обилия.

Тимофеевка луговая имела в изучаемом ценозе еще меньшее обилие, чем ежа (sr или в среднем 77% микровстречаемости). Она сопряжена с большинством видов сложной связью (рис. 24). Наиболее сильное влияние она оказывает на свербигу ($y_v = -0,77$ и $+0,88$), одуванчик ($-0,44$ и $+0,21$), клевер ползучий ($-0,39$ и $+0,21$), мятлик луговой ($-0,29$ и $+0,09$)²¹. Двузначно сопряжена тимофеевка с ползуче-корневищными растениями: вербейником, будрой, люцерной и горошком. Наиболее сильное влияние она оказывает на первые два вида ($y_v = +0,93$ и $-0,92$; $+0,66$ и $-0,77$). На тысячелистник и красную овсяницу она действует в данном ценозе отрицательно (в первом случае это отображается нисходящей частью двузначной кривой, во втором — сложной кривой).

По-видимому, тимофеевка на большинство видов действует угнетающе по второй составляющей экологического потенциала, затеняя их. Действие тимофеевки на другие виды оказалось несколько сильнее, чем влияние ежи, но слабее, чем овсяницы луговой и костра.

Влияние большинства видов (9 из 15) на тимофеевку луговую происходило тоже по сложному типу сопряженности, и обобщенная кривая влияния всех видов на нее слабовыражен-

²¹ По С. А. Марковой (1956), тимофеевка отрицательно влияет на число побегов, их высоту и семенную продуктивность мятлика.

ная, сложная (рис. 21, 4). Наиболее сильно действовали горошек ($y_{\text{г}} = -0,52$ и $+0,37$), ежа ($-0,17$ и $+0,56$), лисохвост ($+0,20$ и $-0,29$). Люцерна влияла на тимopheевку отрицательно (проявлялась нисходящая часть сложной кривой). При сложном типе сопряженности коэффициент с отрицательный. Следовательно, отрицательное влияние на тимopheевку осуществлялось в основном посредством изменения факторов, входящих во вторую составляющую экологического потенциала.

Участие **люцерны желтой** в изучаемом сообществе было невелико (sol или 8,2% микровстречаемости), однако действие ее на остальные виды весьма существенно. Увеличение обилия люцерны на 1% ведет к значительному изменению обилия ПВ. В большинстве случаев отрицательное влияние (как при сложной, так и при двузначной сопряженности) сильнее, чем положительное. По первой составляющей экологического потенциала люцерна отрицательно действует (двузначная сопряженность) на такие верховые злаки, как овсяница луговая, костер, ежа, лисохвост, на бобовые — клевер луговой и мышиный горошек и представителей разнотравья — будру и тысячелистник. Ход кривой сопряженности люцерны (ДВ) и овсяницы луговой показывает, что при действии небольшого (до 2,4%) количества люцерны увеличение количества овсяницы более значительно, чем уменьшение ее после достижения экстремума ($[+0,69] > [-0,13]$). Это согласуется с опытными данными П. В. Лебедева с соавт. (1962), показавшими, что люцерна способствует увеличению кустистости и приживаемости проростков овсяницы луговой. Положительное влияние на овсяницу луговую по первой составляющей экологического потенциала связано, по-видимому, со способностью люцерны обогащать почву азотом. По второй составляющей экологического потенциала люцерна отрицательно действует как на низкорослые травы, которые она затеняет (чай луговой, одуванчик, клевер ползучий, овсяницу красную), так и на виды, произрастающие с ней в одном ярусе, или даже более высокие (свербигу, тимopheевку). Наиболее сильно влияет она на вербейник ($-2,32$ и $+0,78$), овсяницу красную ($-1,68$ и $+0,89$) (сложная сопряженность). Обратное действие на люцерну группы видов в целом выражается как сложной, так и двузначной сопряженностью. Линии регрессии состояли только из восходящей части при действии свербиги и тысячелистника (в первом случае сложной кривой, во втором — двузначной кривой) и только из нисходящей части сложной теоретической кривой при действии ежи.

Действие на люцерну осуществляется в основном по второй составляющей потенциала. Связано это во многих случаях, по-видимому, со светолюбием люцерны, не выносящей затенения (Культиасов, 1967). Наибольшее воздействие на люцерну оказывают из злаков лисохвост ($-1,32$ и $+1,77$) и из бобовых —

клевер луговой ($-0,36$ и $+0,28$). Общее влияние всех изученных видов было отрицательным (рис. 22, 5). Так, возможно, объясняется малое обилие люцерны в этом ценозе.

Таким образом, изучение сопряженности видов в одном ценозе Угринских лугов показало чрезвычайно сложную картину взаимозависимостей. Наиболее распространенными типами сопряженности рассмотренных пар видов оказалась сложная и двузначная.

Таким же способом было проведено изучение воздействия луговика дернистого на некоторые луговые растения, произрастающие совместно с ним в красноовсяницево-полевицево-щучковой ассоциации сенокосных лугов Оки и Северной Двины. Вычисленные кривые сопряженности луговика дернистого (действующий вид) с полевицей побегообразующей (*Agrostis stolonifera* L.), овсяницей красной и будрой плющевидной (*Glechoma hederacea* L.) имеют в обследованном фитоценозе окских лугов двузначный характер, в то же время для полевицы побегообразующей здесь проявляется лишь отрицательное воздействие в виде нисходящей части теоретической кривой. Отрицательная сопряженность в данных условиях выявлена для луговика дернистого с мятликом обыкновенным (*Poa trivialis* L.), двукисточником обыкновенным (*Digraphis arundinacea* Trin.) и вербейником монетчатым (*Lysimachia nummularia* L.). Она отражает только нисходящую часть сложной теоретической кривой, в то время как положительная сопряженность с клевером ползучим (*Trifolium repens* L.) выражена восходящей частью такой же сложной теоретической кривой. И лишь для луговика дернистого и лютика ползучего (*Ranunculus repens* L.) полностью совпадают эмпирическая и теоретическая кривая, выявляя сложную сопряженность этой пары видов.

На северодвинских лугах взаимодействие щучки дернистой с 5 видами: тимopheевки луговой, овсяницей красной, чиной луговой (*Lathyrus pratensis* L.), погремком большим (*Rhinanthus major* Ehrh.), лютиком золотистым (*Ranunculus auricomus* L.) носит двузначный характер, о чем свидетельствует как теоретическая, так и эмпирическая кривая. В этом же ценозе сопряженность луговика дернистого с пятью другими видами: овсяницей луговой, мятликом луговым, полевицей побегообразующей, лютиком ползучим и подмаренником северным (*Galium boreale* L.) — описывается сложной теоретической кривой. Нисходящая часть этой кривой отражает отрицательный тип сопряженности щучки и овсяницы луговой, для остальных видов теоретическая и эмпирическая кривые одинаковы.

Таким образом, в каждом конкретном фитоценозе даже виды-эдификаторы, в том числе и луговик дернистый, проявляют в зависимости от условий различные стороны теоретически возможного разнообразия взаимодействий. Изменение одного из факторов внешней среды может изменить отношение вида к

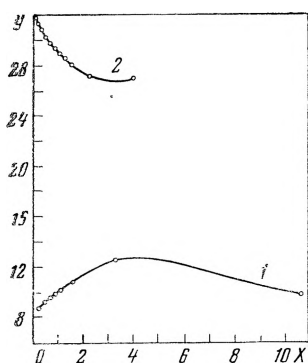


Рис. 25. Влияние группы видов на луговик дернистый

1 — на пойменном лугу р. Оки (с. Дединово); 2 — на пойменном лугу р. Северной Двины (с. Холмогоры)

другим факторам, в том числе и к другим видам. Этим обеспечивается динамичность фитоценоза как системы.

Кроме изучения сопряженного влияния модельных пар видов в одном ценозе также была сделана попытка построить по описанной выше методике обобщенную кривую, показывающую обратное влияние наиболее обильных видов этих ценозов на луговик дернистый. На р. Оке действие перечисленных выше 8 видов на щучку — доминант сенокосных лугов выражается двузначной теоретической кривой, нисходящая и восходящая части которой взаимно уравниваются (рис. 25, 1). Таким образом, совокупное влияние изученных видов на луговик дернистый остается почти нейтральным.

Обобщенная теоретическая кривая сопряженности группы 10 видов (доминант, субдоминант и ассектаторы изученного фитоценоза северодвинских лугов) с луговиком дернистым может быть описана как сложная с более выраженной нисходящей частью кривой (рис. 25, 2). Тем не менее можно считать, что она сохраняет почти нейтральный характер, так как увеличение относительной доли участия группы действующих видов более чем в 200 раз приводит к уменьшению подчиненного вида (щучки) на 5% микровстречаемости.

Следовательно, луговик дернистый при всей динамичности взаимоотношений с другими видами проявляет достаточную устойчивость к их воздействию и может являться, по выражению С. С. Шварца (1971), ценотическим ядром, определяющим положение ценоза в биосфере.

Анализируя обобщенные кривые действия группы видов на овсяницу луговую, костер безостый, ежу сборную, тимopheевку луговую и люцерну желтую в ценозе пойменного луга р. Угры и ряда видов на луговик дернистый на окских и северодвинских лугах, мы приходим к выводу, что положение вида в ценозе обуславливается, во-первых, позицией самого вида в данных условиях, реализацией его биологических возможностей, во-вторых, действием других видов. Так, на субдоминанты и ассектаторы общее действие оказалось четко выраженным: положительным на ежу (рис. 21, 3) и отрицательным на люцерну (рис. 21, 5). Следовательно, субдоминанты и ассектаторы (ежа сборная, люцерна желтая) испытывают более сильное воздействие и поэтому динамичны. На эдификатор данного ценоза — луговую овся-

ницу другие виды почти не влияют (рис. 21, 1, 2): отрицательное влияние одних уравнивается положительным воздействием других.

Таким образом, виды, являющиеся в данных условиях доминирующими (овсяница луговая, костер безостый, луговик дернистый), менее подвержены совокупному влиянию других видов. Это, по-видимому, является одним из факторов устойчивости фитоценозов, сложившихся в ходе эволюции растительного покрова.

Взаимоотношения некоторых луговых растений в разных условиях

Изучение сопряженности отдельных пар видов проводилось в разных географических (Архангельская и Московская обл., Архангельская и Калужская обл.), в резко отличных экологических условиях поймы рек Оки и Угры, при разном сельскохозяйственном использовании угодий, в сходных эколого-ценотических условиях (разные части очень пологого склона гривы в центральной пойме Угры). Оно выявило два типа взаимоотношений: стабильный и изменчивый. Каждый из них проявляется во всем диапазоне изученных условий. Для большинства изученных пар видов свойствен изменчивый тип. Наиболее наглядно это можно проследить на взаимоотношениях модельных пар видов в пойме р. Угры.

На р. Угре участки IIa, IIб и IIв расположены на вершине гривы, на ее склоне и в межгрядном понижении, разница по высоте верхнего и нижнего участка 58 см. Они очень сходны по экологическим условиям и характеру растительности, одинаково используются. И овсяница луговая, и тимopheевка представлены на них весьма сходными по составу и численности старыми нормальными ценопопуляциями, в которых максимум приходится на субсенильные особи.

V участок (1965) на вершине гривы в центральной пойме правого берега сходен по характеру растительности, экологическим условиям и использованию с участками IIa, б, в, особенно с IIб и IIв. Ценопопуляция луговой овсяницы здесь более молодая (стареющая нормальная).

VIa участок (наблюдения производились в 1966 г.) отличается большой влажностью и богатством почв, большей численностью овсяницы, иным режимом использования (сенокосно-пастбищный в отличие от двухукосного сенокоса).

Все участки, кроме V, находятся в зоне оптимальных режимов увлажнения и богатства почвы, соответствующих высокому обилию ($\text{сор}_3 - \text{сор}_2$) этих видов. На V участке в год изучения (1965) были несколько худшие условия увлажнения, чем в 1966 г. на VI и в 1967 г. на IIa, б, в участках. Овсяница на всех участках была кодоминантом и имела обилие $\text{сор}_3 - \text{сор}_2$, тимо-

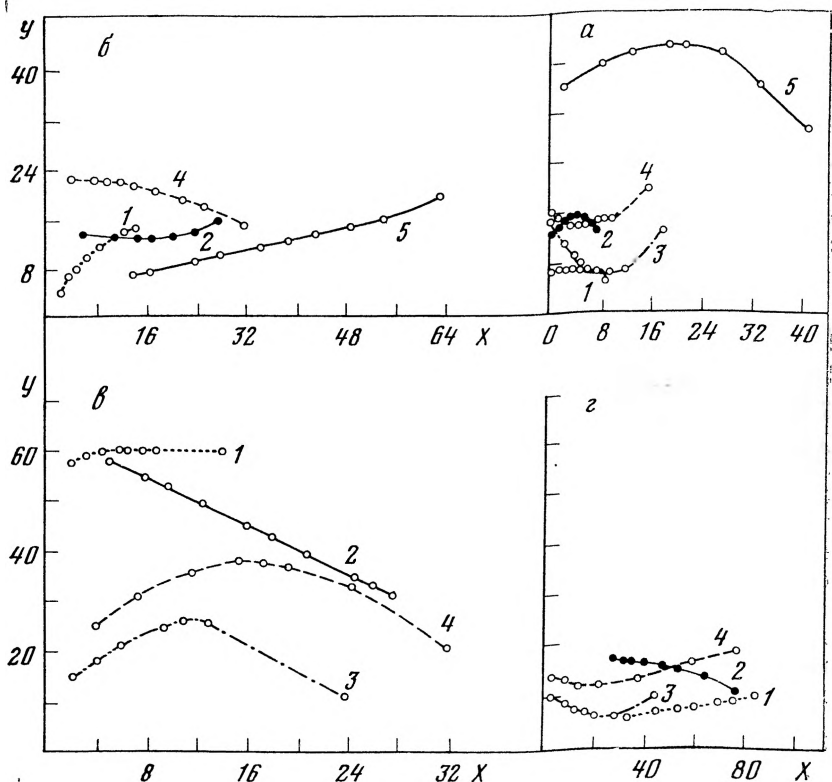


Рис. 26. Сопряженность пар видов луговых растений в разных эколого-цено-
тических условиях центральной поймы р. Угры

а — тимopheевка луговая (ДВ), овсяница луговая (ПВ), б — овсяница луговая (ДВ), свер-
бига восточная (ПВ); в — овсяница луговая (ДВ), овсяница красная (ПВ); г — овсяница
красная (ДВ), овсяница луговая (ПВ); 1 — вершина гривы; 2 — склон гривы; 3 — межгров-
ное понижение; 4, 5 — участки V и VI

феевка же нигде не превышала обилия сор₁, на V и VI участке —
сп, Пб — сол.

В качестве примера изменчивого поведения видов как в
сходных, так и в отличных экологических условиях рассмотрим
действие тимopheевки луговой на овсяницу луговую (табл. 19).
Оба эти вида принадлежат к одной жизненной форме — рыхло-
кустовым злакам.

Требования к среде обитания у них весьма сходны. Корне-
вая система расположена в одних почвенных горизонтах. Раз-
лично у них расположение листьев: у овсяницы они образуют
прикорневую розетку, у тимopheевки кроме розеточных вегета-
тивных есть удлиненные вегетативные побеги, на которых листья
расположены более равномерно по стеблю. По данным

Таблица 19

Параметры сопряженности овсяницы луговой и тимopheевки луговой

Участок	$a \cdot 10^5$	$c \cdot 10^{-4}$	y_0	y_E	x_E	y_{y_1}	y_{y_2}
Овсяница (ДВ) — тимopheевка (ПВ)							
II а	+31,5	-297,4	4,35	2,16	47,18	-0,05	-0,03
II в	-620,3	+1034,4	4,36	6,72	8,34	+0,28	-5,43
V	-103,2	+280,2	7,33	13,58	8,86	+0,71	+0,11
VI а	-0,29	-86,9	30,44	0,05	1490,26	-0,02	-0,01
Тимopheевка (ДВ) — овсяница (ПВ)							
II а	-890,5	+564,7	6,01	6,57	3,17	+0,18	-0,009
II б	-1081,5	+369,4	12,85	15,30	4,02	+0,61	-1,34
II в	+1416,0	-2425,8	15,52	5,49	8,57	-0,31	+1,00
V	-10,92	+15,29	15,12	15,20	7,00	+0,01	-0,08
VI	-77,1	+288,78	33,26	43,60	18,73	+0,55	-0,65

Л. Н. Алексеенко (1967), растения с таким листорасположением хорошо дополняют друг друга в ценозе.

Действие тимopheевки на овсяницу луговую показано на рис. 26, а. На вершине гряды, где количество ДВ колеблется от 0 до 9,9%, а количество ПВ — от 4,9 до 6,7%, сопряженность слабо выраженная двузначная, близка к отрицательной. С увеличением количества тимopheевки количество овсяницы луговой слегка растет, затем при достижении ДВ количества, равного 5%, падает.

На склоне гряды, где микровстречаемость тимopheевки изменяется от 0 до 7% (средняя — 3,1%), а количество овсяницы луговой сначала увеличивается от 13 до 15,3% и затем уменьшается до 14% (в среднем 14,7%), тип теоретической кривой сопряженности тот же, но более ярко выражен (сопряженность двузначная), причем уменьшение количества овсяницы после достижения максимума начинается при микровстречаемости тимopheевки около 5% в том и другом случаях.

На участке в основании гряды тип сопряженности этих видов сложный. С возрастанием количества тимopheевки (в среднем микровстречаемость ее 5,6%) количество овсяницы луговой резко уменьшается (от 14,3 до 5,6% при среднем количестве 8%), достигая минимума в той же точке кривой, в которой на двух других кривых достигается максимум (5%). Затем количество овсяницы луговой растет до 8,4% при микровстречаемости тимopheевки 16,5%. Общая заселенность двумя видами во всех трех ценозах возрастает с увеличением микровстречаемости

тимофеевки (ДВ) в основном за счет последней, но увеличение ДВ не приводит к пропорциональному уменьшению ПВ.

На V и VI участках наблюдается тот же двузначный тип сопряженности, что и на вершине, и склоне гривы. Особенно ярко выраженным он был на VI участке, где оба вида встречались в наибольших количествах, причем экстремум для обеих кривых сопряженности приходится на количество действующего вида, равное 17—20%. Однако на V участке наблюдалось только уменьшение подчиненного вида (нисходящая часть двузначной кривой). Отсутствие ДВ во всех случаях не привело бы к увеличению подчиненного вида более чем на 25%.

Таким образом, при рассмотрении взаимоотношений тимофеевки луговой и овсяницы луговой в разных экологических условиях была обнаружена их изменчивость. Аналогичные явления встречены еще в ряде случаев.

Так, взаимоотношения овсяницы луговой с другим луговым злаком — овсяницей красной — отражены в табл. 20 и на рис. 26, в, г. Овсяница красная — корневищно-рыхлокустовый мелкоукореняющийся низовой злак (Дмитриев, 1948), светолюбивый, засухоустойчивый, но в то же время с высокой продуктивностью на влажных низинных местообитаниях. Экологические условия всех 5 участков потенциально обеспечивают (Раменский и др., 1956) этому виду возможность быть очень обильным. Однако лишь на участке VI он достигает максимального обилия (cop_3), на участке IIа обилие его cop_{1-2} , на V участке овсяница красная обильна (cop_1); на склоне рассеяна (sp), в понижениях единична (sol).

В более сухих условиях существования на вершине гривы оба вида овсяницы в разные годы вели себя по-разному: в более влажные годы доминировала овсяница луговая (1967 г.), в более сухие (1969 г.) — овсяница красная.

В 1967 г. сопряженность овсяниц луговой и красной на этом участке была двузначной. При этом типе сопряженности коэффициент c положительный, что означает, по-видимому, отсутствие конкуренции за свет (листья у данных видов располагаются на одном уровне) и другие перераспределяющие факторы. При небольшом обилии овсяницы луговой на вершине гривы, частично в межгривном понижении и на V участке возрастало по мере увеличения ДВ количество овсяницы красной (восходящая часть кривой сопряженности). При значительном обилии овсяницы луговой на первое место выступала борьба за влагу (отрицательный коэффициент a) на участках IIв и V (нисходящая часть кривой сопряженности — рис. 26, б). При усилении роста овсяницы луговой за счет некоторого увеличения влажности на склоне гривы она оказывала подавляющее воздействие на овсяницу красную.

Таким образом, на всех участках при воздействии овсяницы луговой на овсяницу красную теоретическая зависимость выра-

Таблица 20

Параметры кривых сопряженности овсяницы луговой и красной

Участок	$a \cdot 10^{-3}$	$c \cdot 10^{-4}$	y_0	y_E	x_E	y_{y_1}	y_{y_2}
Овсяница луговая (ДВ) — овсяница красная (ПВ)							
II а	-13,1	+82,6	58,33	64,16	31,47	+0,19	+0,16
II б	-28,02	-147,5	61,94	75,2	-26,31	-0,50	-0,78
II в	-460,7	+1071,1	13,15	24,51	11,63	+0,98	-1,02
V	-237,5	+778,8	19,48	36,88	16,40	+1,06	-1,05
Овсяница красная (ДВ) — овсяница луговая (ПВ)							
II а	+9,9	-91,6	7,31	5,91	46,17	-0,03	+0,02
II б	-25,04	+125,8	14,84	17,38	25,11	+0,10	-0,17
II в	+87,5	-471,5	12,21	6,47	26,93	-0,21	+0,12
V	+7,4	-25,2	14,71	14,40	16,98	-0,02	+1,24

Таблица 21

Параметры сопряженности овсяницы луговой и свербиги восточной

Участок	$a \cdot 10^{-3}$	$c \cdot 10^{-4}$	y_0	y_E	x_E	y_{y_1}	y_{y_2}
Овсяница луговая (ДВ) — свербига восточная (ПВ)							
II а	-941,9	+2057,0	4,29	13,20	10,92	+0,82	-0,05
II б	+114,19	-314,3	15,89	12,80	13,76	-0,22	+0,22
V	-37,3	-3,9	22,88	22,88	-0,52	0	-0,23
VI	+2,8	+152,0	6,46	0,84	-268,9	+0,02	+0,05
Свербига (ДВ) — овсяница (ПВ)							
II а	+111,6	-204,5	6,32	5,75	9,16	-0,06	+0,12
II б	-14,6	+102,3	13,23	15,84	35,07	+0,07	+0,02
II в	+13579,3	-2178,4	7,87	7,21	0,80	-0,82	+2,60
V	+4,0	-61,7	16,76	13,21	77,08	-0,05	-0,01
VI	-18,31	+165,0	33,01	47,92	45,11	+0,33	+0,09

жаются однотипно (теоретическая кривая двузначная), а эмпирическая зависимость оказывается различной (на вершине — положительная, на склоне — отрицательная, а в понижении и на V участке — двузначная).

Следовательно, конкретные экологические и фитоценоотические условия определяют в каждом случае проявление одной из возможных сторон взаимоотношений видов.

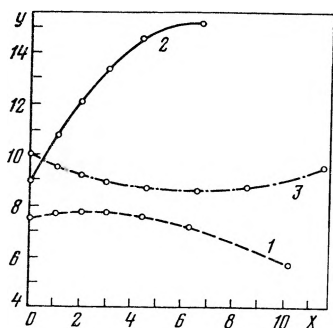


Рис. 27. Сопряженность борщевика сибирского (ДВ) и люцерны желтой (ПВ)

1, 2, 3 — то же, что на рис. 26

на вершине — двузначный, на склоне — положительный (восходящая часть двузначной теоретической кривой), в понижении — сложный (рис. 27).

Ежа действовала на люцерну в трех сообществах при сходных обилиях того и другого вида по двузначному типу, обнаруженному на участке в межгрядном понижении, но на вершине и склоне взаимоотношения этих видов выражались только нисходящей частью кривой сопряженности.

Таким образом, анализ взаимоотношений ряда видов луговых растений в различных экологических условиях позволяет выделить следующие типы взаимоотношений.

I. Лабильный тип:

А) виды с меняющимся характером теоретической кривой сопряженности;

В) виды со стабильным характером теоретической кривой сопряженности, но различным проявлением типа сопряженности.

II. Стабильный тип:

С) виды со стабильной теоретической кривой сопряженности и стабильным типом сопряженности.

К группе А относятся: тимopheевка (ДВ) и овсяница луговая; овсяница луговая (ДВ) и свербига, борщевик сибирский (ДВ) и люцерна. В группу В входят такие пары видов, как овсяница луговая (ДВ) и красная, ежа (ДВ) и люцерна. Видов, взаимоотношения которых были стабильны (группа С), даже в сходных экологических условиях очень немного. Это люцерна желтая (ДВ) и клевер ползучий, связанные отрицательной связью (теоретическая кривая двузначная); люцерна желтая (ДВ) и ежа сборная (сложная сопряженность). Отношения этих видов ока-

Другая пара видов — овсяница луговая (ДВ) и свербига восточная (ПВ), принадлежащие к совершенно различным жизненным формам, — были сопряжены также по-разному в разных ценозах: двузначно на вершине гряды, сложно — на склоне, положительно (восходящая часть сложной кривой сопряженности) на VI участке и отрицательно (нисходящая часть теоретической кривой, выражающей сложную сопряженность) на V участке (рис. 26, б, табл. 21).

Аналогичный пример — действие борщевика сибирского на люцерну желтую. В трех сообществах на вершине, склоне и межгрядном понижении тип сопряженности различен:

зались стабильными на вершине, склоне гривы и в межгривном понижении.

Такое же подразделение можно провести и для видов, у которых взаимоотношения изучались в различных географических условиях. Большинство исследованных пар, сопряженность которых изучалась в Калужской и Архангельской областях, относятся к группе А. В группу В входят только: полевица белая (ДВ) и щучка дернистая, овсяница красная (ДВ) и щучка, овсяница луговая (ДВ) и красная.

Пар видов, относящихся к группе С, при изучении сопряженности в разных географических пунктах не было обнаружено. Можно предположить, что потенциально взаимоотношения между парами видов могут быть как угодно разнообразны, что обеспечивает для видов в ценозе огромное число взаимных сочетаний и тем самым позволяет сохранить устойчивость в меняющихся условиях среды. Конкретные экологические и фитоценотические условия определяют в каждом конкретном случае проявление одной из возможных сторон взаимоотношения видов.

Сравнение обобщенных кривых сопряженности в разных условиях показало, что не только меняется взаимоотношение пар видов, но и отношение группы видов к одному виду. Так, в условиях Калужской области, как было показано выше, группа видов почти не влияла на изменение количества овсяницы луговой, а в Архангельской области на пойменном лугу, где овсяница не занимала господствующего положения, воздействие на нее группы видов было положительным (рис. 28). На люцерну желтую группа видов на V участке действовала, как было показано выше, слабоотрицательно, а на склоне гривы отрицательно.

Таким образом, в изученных ценозах наиболее распространенными типами сопряженности рассмотренных пар видов оказались сложная и двузначная.

Тип взаимоотношений видов может быть стабильным и динамичным. Наиболее распространенным оказался второй, при котором характер взаимоотношений меняется не только в разных географических пунктах, не только при сильно отличных экологических условиях, но и при незначительном их изменении. Встречен как бы промежуточный тип взаимоотношений, когда теоретическая кривая остается постоянной в разных условиях, а тип сопряженности различен. Изменению подвержены не только взаимоотношения пары видов, но и характер влияния группы видов на один вид.

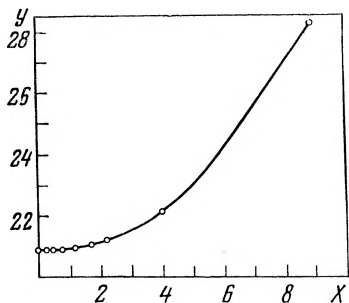


Рис. 28. Влияние группы видов на овсяницу луговую в ценозе пойменного луга р. Северной Двины (с. Холмогоры, 1968)

Характер и сила влияния не всегда могут быть связаны с экологическими факторами и с непосредственным воздействием одного вида на другой. Чаще взаимовлияния видов осуществляются косвенно через изменение среды обитания. Достаточно, вероятно, небольшой разницы в условиях, чтобы вызвать изменения в системе биоценоза. Мы наблюдали лишь конечный результат сложных взаимоотношений.

6. О ХАРАКТЕРЕ ВЗАИМООТНОШЕНИЙ НЕКОТОРЫХ ПЛОТНОДЕРНОВИННЫХ ЗЛАКОВ

Мнение о том, что отдельные растения и ценопопуляции в процессе жизнедеятельности изменяют условия среды и тем самым оказывают влияние друг на друга, общепринято.

Каждое растение преобразует условия среды в своих окрестностях, что не может не отразиться на растениях, произрастающих по соседству, в частности на их численности, мощности развития (биомассе растений), размещении.

Ведущая роль в создании особых условий среды вокруг отдельных особей и во всем ценозе принадлежит видам — эдификаторам, средообразующим действием которых в значительной степени определяется облик ценоза. В связи с этим изучение средообразующей роли эдификаторных видов, каковыми в степях являются плотнoderновинные злаки, приобретает особо важное значение.

Многие исследователи (Савич, 1914; Высоцкий, 1915; Пачоский, 1921; Коровин, 1934; Лавренко, 1940; и др.) в своих работах указали на тот факт, что в зоне степей злаковый дерн определяет развитие всех других компонентов ценоза. Однако количественные данные о средообразующем влиянии отдельных особей и популяций плотнoderновинных злаков на другие растения степных ценозов и друг на друга в литературе практически отсутствуют.

В степных травостоях Наурзумского заповедника (Кустанайская область), эдификаторами являются дерновинные злаки — ковыль перистый (*Stipa pennata* L.) и овсяница Беккера (*Festuca beckeri* Hack.). Учитывая важную роль ковыля перистого и овсяницы Беккера в сложении растительных сообществ на песчаных почвах, мы, исследуя взаимное размещение особей этих злаков, попытались определить характер связи и количественные взаимоотношения между ними.

Одним из способов количественной характеристики влияния одних растений на другие через изменения условий среды может служить поведение растений вида, выполняющего роль фитометра.

При этом растение, влияние которого изучается, принимается за действующий вид — ДВ, а фитометр — за подчиненный вид — ПВ (Уранов, 1935б, 1968б).

Для установления характера связи между ковылем и овсяницей нами разработан метод, основанный на теоретических положениях А. А. Уранова (1965) о фитогенном поле. Детальное описание этого метода приводится в работе А. А. Уранова и Н. Ф. Михайловой (1974).

Здесь следует лишь отметить, что за источник, возбуждающий фитогенное поле, принимали дерновины²² злака (действующий вид — ДВ). При этом вокруг отдельных особей этого злака закладывали кольцевидные площадки (ширина кольца 3 см) последовательно одну за другой до столкновения границы последнего кольца с другой, ближайшей к первой, дерновиной действующего вида.

При изучении влияния растений ковыля (ДВ) в пределах каждого кольца учитывали изменение общей плотности особей (численность на единицу площади), плотности каждой возрастной группы (ПВ) овсяницы (Михайлова, 1975). По изменению плотности особей овсяницы судили о характере влияния ковыля на овсяницу, о величине сферы влияния отдельного растения, об изменении силы этого влияния с удалением от центра дерновины ДВ.

В данной работе мы рассматриваем дерновины исследованных злаков как сложное образование, выступающее в качестве источника фитогенного поля. В дерновине можно различать ее надземную часть (побеги с листьями), приземно-подземную (основания побегов и придаточных корней) и подземную (корни). Наиболее компактной у овсяницы и ковыля (как и у других плотнoderновинных злаков) оказывается приземно-подземная часть дерновины, границы которой в горизонтальном направлении выделяются довольно четко. В дальнейшем при изложении материала мы включаем в понятие «дерновина» надземную и приземно-подземную части растения.

При анализе изменений в размещении и плотности овсяницы с удалением от центра дерновины ковыля (Уранов, Михайлова, 1974) выяснилось, что дерновины ковыля в результате жизнедеятельности преобразуют условия среды в пределах некоторого пространства — фитогенного поля и тем самым оказывают на особи овсяницы подавляющее влияние. Причем с удалением от дерновины ДВ угнетающее воздействие ее уменьшается и плотность особей подчиненного вида (овсяницы) возрастает. Максимум плотности приходится на 2-е кольцо. Такое изменение плотности ПВ свидетельствует об отрицательной (Уранов, 1935б) сопряженности между ковылем и овсяницей.

Неблагоприятное для ПВ влияние дерновины ковыля проявляется при измерении нашим методом на небольшом расстоянии

²² В качестве счетной единицы использовалась особь семенного происхождения или компактный клон, возникший из такой особи вследствие ее дезинтеграции.

от нее — во втором кольце, т. е. там, где сконцентрирована основная масса органов растения ковыля. Далее это влияние не исчезает, но проявление его маскируется действием фитогенного поля ближайшей особи ковыля (Уранов, Михайлова, 1974).

Если установлено, что один вид неблагоприятно влияет на другой, то из этого еще не следует, что обратное влияние второго вида на первый обязательно будет неблагоприятным. Так, данные о сопряженности черники и брусники показывают, что влияние брусники на чернику по обоим составляющим экологического потенциала оказалось отрицательным, а обратное влияние черники на бруснику по второй составляющей экологического потенциала оказалось положительным (Уранов, 1968б).

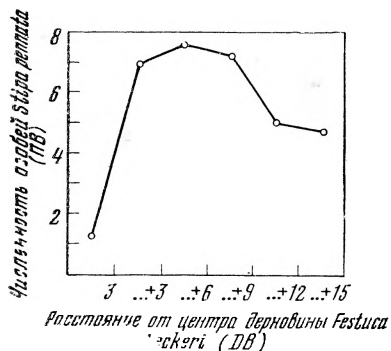


Рис. 29. Кривая распределения общей численности ковыля перистого (ПВ) на кольцевидных площадках, в разной степени удаленных от центра дерновины овсяницы Беккера (ДВ)

Координатные точки приурочены к средние учетных площадок

Основываясь на этом положении, мы попытались выяснить характер отношений между ковылем и овсяницей, приняв последнюю за ДВ, а ковыль — за ПВ.

При этом мы использовали ту же методику, что и при выяснении средопреобразующего действия ковыля перистого (Уранов, Михайлова, 1974).

Данные об общей плотности и плотности особей ПВ разного возрастного состояния в дерновине и на кольцевидных площадках, в разной степени удаленных от центра дерновины ДВ, статистически обработаны и приведены в табл. 22.

Асимметричная кривая распределения (рис. 29) общей плотности особей ковыля перистого по кольцевидным площадкам показывает, что и в данном случае (так же, как при использовании ковыля в качестве действующего, а овсяницы как подчиненного вида) максимум плотности растений ковыля наблюдается во второй кольцевидной площадке, между 3 и 6 см, считая от края дерновины ДВ (овсяницы). Ход кривой распределения особей ковыля позволяет установить (рис. 29), что в пределах площадок, включающих дерновину ДВ, растений ковыля встречается мало, они «избегают» дерновин овсяницы. Зато на некотором расстоянии от дерновины овсяницы (кольцевые площадки 1—3)

Таблица 22

Размещение разновозрастных особей ковыля перистого (ПВ) на кольцевидных площадках вокруг дерновины овсяницы Беккера (ДВ)

Номер пло- щадки	Радиус площадки, см	Размер пло- щадки, м.см ²	Плотность особей ковыля перистого*						Общая плотность особей ПВ	
			<i>i</i>	<i>im_i</i>	<i>v</i>	<i>g₁</i>	<i>g₂</i>	<i>g₃ + ss</i>		<i>s</i>
0	3	28	0,7**±0,5	—	0,7**±0,5	0,7**±0,5	0,7**±0,5	1,4**±0,7	0,7**±0,5	4,9±1,2
1	+3	85	3,8±0,7	3,9±0,8	5,0±0,4	2,1±0,5	1,0*±0,4	6,7±0,9	4,9±0,8	27,4±1,7
2	+6	141	4,5±0,6	3,8±0,5	4,4±0,2	1,2±0,3	1,7±0,4	10,4±0,8	3,8±0,5	29,8±1,4
3	+9	186	4,1±0,5	4,8±0,6	3,9±0,5	1,1±0,3	2,3±0,4	8,9±0,7	3,2±0,4	28,3±1,2
4	+12	266	2,7±0,5	3,4±0,5	2,6±0,4	0,8±0,2	1,1±0,3	6,4±0,7	2,9±0,5	19,9±1,2
5	+15	314	2,4±0,5	2,3±0,4	4,0±0,2	0,4**±0,2	1,2±0,3	6,0±0,7	2,6±0,5	18,9±1,4

* Все показатели численности рассчитаны на 1 см² и увеличены в 10⁴; ** — отмечены случаи с большой ошибкой средней. Площадка 0 совпадает с очертаниями дерновины ДВ (радиус площадки равен половине диаметра дерновины).

наблюдали максимальную плотность особей ПВ. Далее плотность растений ковыля вновь уменьшается. Это происходит потому, что при удалении от дерновины ДВ, принятой за источник влияния²³, особи ПВ неизбежно оказываются ближе к другой дерновине ДВ — ближайшей к центральной — и попадают в пространство, где ослабленное фитогенное поле центральной дерновины усиливается за счет частичного наложения поля ближайшей к ней дерновины овсяницы. Угнетающее влияние овсяницы, таким образом, вновь возрастает и плотность особей ПВ падает (рис. 29).

Анализ распределения особей ковыля относительно дерновины овсяницы показывает, что сопряженность между этими видами оказывается отрицательной независимо от того, какой из видов выступает в качестве действующего.

Распределение особей ПВ по отношению к ДВ по одновершинной кривой можно объяснить на основе особенностей строения плотнодерновинных злаков (*Stipa pennata* L., *Festuca beckeri* Hack.) и их средообразующего влияния.

Основание дерновины овсяницы и ковыля, как и у других плотнодерновинных злаков, образованное базальными частями побегов и корней, оказывается довольно плотным, и кратковременные летние дожди не всегда промачивают почву под дерновиной. Иссущению почвы под дерновиной и рядом с нею также способствуют многочисленные поверхностные корни этих злаков, сконцентрированные в сравнительно небольшом объеме почвы. Наши измерения показывают, что у изученных злаков основная надземная и подземная масса растения сосредоточена в пределах небольшого пространства — в дерновине и ближайших окрестностях ее (кольцевидная площадка 1). Это, видимо, и приводит к тому, что в пределах этого пространства дерновины злаков перехватывают атмосферную влагу. Измерения относительной влажности почвы показывают явную тенденцию к уменьшению этого показателя под дерновиной злаков (на глубине 5—10 см) по сравнению с открытым пространством. Концентрация активных и отмерших частей растения в области дерновины создает препятствие для проникновения других растений в это пространство.

Именно эти обстоятельства приводят к тому, что наименьшая численность ПВ наблюдается в пределах дерновины ДВ (табл. 23, Уранов, Михайлова, 1974).

В пределах второй кольцевидной площадки количество надземных частей растения практически равно нулю, количество корней уменьшается вдвое, вследствие чего ослабляется угнетающее влияние дерновины ДВ и усиливается ее положительное воздействие, которое заключается, во-первых, в затенении окружающей поверхности почвы, а во-вторых, в накоплении гу-

²³ Далее мы ее называем центральной

муса. Наши измерения позволили установить, что в условиях Наурзумской степи разница температур на затененных и открытых участках почвы летом может достигать 12°, что оказывает существенное влияние на выживание особей и в конечном итоге на их размещение. По-видимому, именно таким сочетанием положительного средовлияния и уменьшения конкурентного воздействия корневой системы ДВ можно объяснить максимальную численность ПВ в области второй кольцевой площадки (табл. 23, Уранов, Михайлова, 1974). Анализ данных о распределении особей ковыля (ПВ) по кольцевым площадкам показывает, что влияние одной дерновины овсяницы проявляется на небольшом расстоянии (6 см) от ее края, т. е. в пределах пространства, наиболее насыщенного органами данного растения; далее начинает преобладать действие соседа — влияние второй, ближайшей к первой, дерновины.

Поскольку ценопопуляция подчиненного вида состоит из особей разного возрастного состояния, было бы интересно установить, существует ли различие в размещении разновозрастных особей, тем более, что для овсяницы (ПВ) ранее (Уранов, Михайлова, 1974) была установлена различная реакция возрастных групп на воздействие ковыля (ДВ). Положение максимума плотности ковыля перистого (ПВ) не обнаруживает четкой закономерности у особей разных возрастных групп (табл. 23); так, максимум численности ювенильных, имматурных и средневозрастных особей приходится на вторую или третью кольцевидную площадку (6—9 см от края дерновины ДВ), у взрослых вегетативных, молодых генеративных, сенильных — на первую или вторую, у старых генеративных и субсенильных — на вторую. К сожалению, в настоящее время затруднительно найти объяснение подобному характеру размещения особей ковыля.

Дополнительный материал о влиянии овсяницы на разные возрастные группы ПВ может дать анализ относительного градиента²⁴ изменений плотности особей ПВ на соседних кольцевидных площадках; по-видимому, чем выше этот градиент, тем более чувствительна та или иная возрастная группа на воздействие дерновины ДВ. Определение градиента плотности особей между нулевой и первой площадкой для разных возрастных групп не имеет смысла, так как многие средние недостоверны, поэтому для подсчетов были использованы данные, начиная с первой площадки. Относительный градиент для разных возрастных групп между площадкой с максимальной плотностью особей и рядом расположенной (более близкой к дерновине ДВ) оказался весьма низким почти у всех возрастных групп (0,15—

²⁴ Относительный градиент плотности определялся как отношение разности показателей плотности на двух соседних площадках к наибольшей плотности на одной из них; градиент вычислялся на основе данных табл. 23 для особей каждой возрастной группы и для общей плотности.

0,20) за исключением g_1 и g_{3-ss} особей, у которых он составлял 0,3—0,4. Последнее позволяет думать, что более четкая реакция этих особей связана с тем, что к данному возрастному состоянию происходит своего рода аккумуляция воздействия ДВ, осуществляющегося на протяжении предшествующего развития.

Анализ распределения ПВ относительно особей ДВ в паре ковыль перистый — овсяница Беккера позволяет оценить каждый из них с точки зрения воздействия на подчиненный вид. Выше уже было отмечено, что как воздействие ковыля на овсяницу, так и обратное действие можно оценить как отрицательную сопряженность. Определение относительного градиента общей плотности ПВ на кольцевидных площадках позволяет говорить о том, что отрицательное действие овсяницы по сравнению с ковылем более резко сказывается в пределах самой дерновины. Относительный градиент плотности ПВ между площадками 0 и 1 при использовании в качестве ДВ овсяницы составляет 0,82, а при ДВ-ковыле — 0,46. Подобное явление станет понятным, если учесть, во-первых, более плотный характер дерновины овсяницы, ее слабую погруженность в почву, а во-вторых, более значительную корневую насыщенность поверхностного слоя почвы корнями овсяницы по сравнению с корнями ковыля (Михайлова, 1975). Относительный градиент общей плотности ПВ между 1 и 2 площадками выше при использовании в качестве ДВ-ковыля (0,14) по сравнению с ДВ-овсяницей (0,08). Это можно объяснить тем, что по мере удаления от края дерновины ковыля 1) либо более резко меняются условия, нежели при удалении от дерновины овсяницы, 2) либо овсяница оказывается более чутким фитометром по сравнению с ковылем. Вполне возможно, что имеют место оба эти обстоятельства. По-видимому, ковыль является более сильным средообразующим компонентом и в то же время сам менее динамичен в своих реакциях на воздействие другого вида.

Несмотря на то, что изучаемые виды: ковыль перистый и овсяница Беккера — связаны отрицательной сопряженностью, они «мирно уживаются» в ценозе. Последнее возможно лишь в том случае, если эти виды — равносильные конкуренты. Объяснение этому можно найти лишь в особенностях их биологии, обеспечивающих не только возможность воздействия на растения, живущие по соседству, но и противостоять воздействию со стороны «соседей».

Изучаемые виды относятся к одной жизненной форме и характеризуются набором сходных биоморфологических признаков, однако им свойствен и целый ряд отличий. Причем интересно, что биологическая особенность, свойственная одному из этих видов и дающая ему преимущество в конкурентной борьбе, с успехом компенсируется другим свойством, присущим второму виду. Так, у ковыля зерновки при наличии механизма заглубления прорастают на глубине 2—3 см, что при быстром иссуше-

нии поверхностного слоя почвы обеспечивает лучшую приживаемость молодых растений этого вида. Зерновки овсяницы располагаются на поверхности субстрата, но они в свою очередь могут использовать для прорастания влагу даже незначительных атмосферных осадков.

Рыхлая, погруженная в «лунку» на 5—5,5 см дерновина ковыля хорошо впитывает влагу, предохраняя основания побегов, почки от высыхания, а также от действия высоких и низких температур, механического повреждения. Однако при выпасе полезное для вида свойство превращается в свою противоположность, так как при уплотнении почвы живые базальные части побегов, почки и основания корней оказываются в условиях недостаточной аэрации, что ускоряет гибель растений ковыля.

Кроме того, между далеко отстоящими друг от друга побегами в дерновине ковыля накапливается мелкозем, что способствует поселению растений других видов.

Слабее погруженная (3—3,5 см) в субстрат дерновина овсяницы в меньшей степени страдает от выпаса; побеги у овсяницы более плотно прижаты друг к другу, вследствие чего дерновина у этого злака может сохранять видимость целостного образования в течение всей жизни, и в ее пределах редко поселяются растения других видов.

Корневая система овсяницы образована массой тонких, прочных мочек, сконцентрированных в 30-сантиметровом слое почвы; лишь отдельные из них достигают глубины 60 см, реже 80 см. У ковыля корни более толстые, менее многочисленные, но проникают на глубину вдвое большую. Насыщенность почвы корнями вблизи дерновины овсяницы в 2—3 раза выше, чем около дерновины ковыля. Это «несовершенство» корневой системы ковыля с успехом восполняется образованием массы боковых ответвлений в горизонте висячей влаги.

Растения этих видов, начиная с молодого генеративного возрастного состояния, различаются и по темпам развития. У овсяницы Беккера процесс развития идет быстрее, у ковыля перистого — медленнее (Беданоква и др., 1975), но зато растения ковыля живут в 1,5 раза дольше.

По всей видимости, отличия в биологии этих видов и позволяют им при сходстве основных требований к условиям среды использовать пространство ценоза так, что отрицательное воздействие их друг на друга сводится к минимуму. Последнее фактически и проявляется в пределах самой дерновины и первой кольцевидной площадки. В промежутках между дерновинами сила действия их на среду и друг на друга ослаблена.

Использование нашей методики для изучения взаимного влияния растений дает возможность установить не только характер сопряженной связи между ними, но и определить величину пространства наиболее четкого проявления ее. Влияние дерновин ковыля и овсяницы наиболее резко выражены в преде-

лах весьма небольшого пространства, занятого самой дерновиной и в 3—6 см от ее края.

Метод фитометра позволил определить, что между двумя доминирующими видами — ковылем перистым и овсяницей Беккера — существует отрицательная сопряженность.

Угнетающее влияние овсяницы сказывается как в пределах самой дерновины, так и на небольшом расстоянии от нее. Наличие максимальной плотности ПВ на расстоянии 6—9 см от края дерновины ДВ свидетельствует о том, что угнетающее влияние овсяницы здесь снижается.

Несмотря на отрицательную сопряженность, два плотнодерновинных злака сосуществуют вместе длительное время благодаря особенностям их экологии и биологии, в частности, большей динамичности овсяницы и относительно большей устойчивости ковыля.

7. АНАЛИЗ ВЗАИМООТНОШЕНИЙ НЕКОТОРЫХ ЛУГОВЫХ РАСТЕНИЙ АЛЛЕЛОПАТИЧЕСКИМ МЕТОДОМ

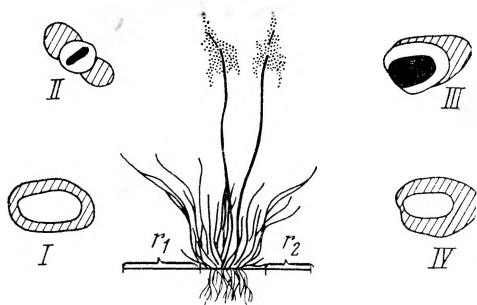
В настоящее время многие исследователи считают одним из механизмов взаимного влияния растений аллелопатическое воздействие (Гаузе, 1944; Грюммер, 1957, 1964; Гродзинский, 1962, 1965, 1970; Гортинский, 1963; Винтер, 1964; Колесниченко, 1966; Чернобривенко, Шайда, 1969; Иванов, 1973). Высшие растения способны синтезировать вещества, являющиеся ингибиторами для других организмов и в определенных условиях оказывающие существенное влияние на скорость сукцессий в фитоценозах, а также на разнообразие видового состава последних (Whittaker, 1970). Поэтому с каждым годом появляется все больше работ, посвященных аллелопатическому влиянию в естественных сообществах (Часовенная, 1951, 1959, 1967; Дзюбенко, 1964; Гродзинский, 1965; Лебедев, 1966; Порк, Пост, 1970). Фитотоксичность одного из видов рода *Deschampsia* — луговика извилистого — была установлена опытами Т. И. Голомедовой (1964).

Автору удалось показать, что водные вытяжки из листьев этого растения тормозят прорастание семян и рост молодых елей и берез. В связи с этим можно было предположить, что и щучка, или луговик дернистый, широко распространенный доминант пойменных материковых и высокогорных лугов, также является видом, обладающим значительной аллелопатической активностью.

На лугах щучка интенсивно разрастается под влиянием выпаса, вытесняя как эдификатор ценные луговые травы. Поэтому исследование воздействия этого вида на другие компоненты фитоценоза необходимо для рационального улучшения лугов.

Рис. 30. Типы «колец» вокруг дерновины луговика дернистого

I — всестороннее;
 II — неправильное двустороннее;
 III — одностороннее;
 IV — неправильное всестороннее;
 r_1 , r_2 — радиусы кольца;
 мертвые части дерновины зачернены, живые — оставлены белыми,
 «кольца» заштрихованы



При изучении биологии луговика дернистого в пойме р. Оки было отмечено возникновение свободной от других растений зоны в непосредственной близости от его дерновины. Это зона максимального аллелопатического воздействия²⁵ или «кольцо», как мы его называли раньше (Жукова, 1967, 1968). Зона иногда совершенно лишена растительности, но чаще представляет более разреженный участок травостоя, где не встречаются некоторые виды, растущие по соседству (рис. 30).

Ширина зоны колеблется от 1,5—2 до 10—15 см, она может быть замкнутой в виде кольца или незамкнутой, отличной по форме у особей щучки разных возрастных состояний и в различных фитоценозах. У молодых вегетативных особей зона узкая, правильная, замкнутая. У молодых генеративных особей — более широкая, замкнутая, одинаковой ширины со всех сторон. Однако уже у средневозрастных генеративных особей щучки ширина зоны неодинакова в различных участках, поэтому внешние границы зоны могут иметь извилистый характер. У старых растений зона бывает чаще незамкнутой, т. е. выраженной не со всех сторон дерновины, так как она частично зарастает другими видами. Можно наблюдать трех-, двух- и даже односторонние зоны разной ширины (рис. 30). Почти всегда зарастание зоны происходит более интенсивно около отмерших участков дерновины и, наконец, у сенильных растений она зарастает настолько, что практически уже не выражена. Если проследить изменения ширины зоны у разновозрастных особей щучки, то в любых экологических условиях повторяется одна и та же закономерность: степень выраженности увеличивается от молодых вегетативных растений, где она появляется впервые, к средневозрастным зрелым генеративным и падает у старых растений луговика дернистого вплоть до исчезновения его у сенильных особей.

Таким образом, степень развития зоны аллелопатического воздействия зависит от возрастного состояния особей и, как правило, максимальна у зрелых генеративных особей. Поэтому характеристику зоны мы считали необходимым включить в описа-

²⁵ В дальнейшем в тексте для краткости будет использован термин «зона».

ние каждого возрастного состояния как возрастной диагностический признак.

Однако размеры зоны определяются также жизненностью и возрастностью не только особи, но и ценопопуляции данного вида в целом. Так, на сенокосном участке, где обнаружена нормальная ценопопуляция переходного типа от зрелой к стареющей и особи щучки имеют пониженную жизненность, зоны выражены слабо, а иногда и совсем отсутствуют. На участках 6—8—15-летнего пастбища в зрелых нормальных ценопопуляциях они выражены достаточно четко, а на 30-летнем пастбище, в стареющих ценопопуляциях, где наблюдается интенсивное распадение дерновин щучки, зоны чаще всего незамкнутые, одно-сторонние. На лугах Окской поймы самое мощное развитие зон вокруг дерновин щучки можно было наблюдать на участках улучшенного пастбища, используемого как сенокосный участок в молодой ценопопуляции луговика дернистого, где средневозрастные и молодые дерновины достигали максимального размера (диаметр дерновин — 20—25 см), а ширина отдельных зон равнялась 12—15 см. Таким образом, более слабое развитие зон на 30-летнем Окском пастбище при большей продолжительности выпаса и максимальное развитие их при отсутствии выпаса на улучшенном пастбище показывают, что образование зоны не является результатом выпаса.

Наблюдения, сделанные на субальпийских лугах Закарпатья, подтверждают это заключение. Так, на многолетних пастбищах дерновины щучки стравлены почти до основания и фактически не имеют зон. В то же время на соседнем временно невыпасаемом участке жизненность особей луговика дернистого значительно выше и зоны выражены очень четко.

Сравнивая степень развития зоны и жизненное состояние особей щучки, можно заметить, что при максимальной жизненности в любых экологических условиях зона всегда более широкая, замкнутая и всесторонняя. У лесной формы луговика дернистого также наблюдалось образование зон. Проведенные нами обследования пойменных лугов Северной Двины, материковых лугов Карелии, Вологодской области и Московской Мещеры показали, что зоны вокруг дерновин луговика дернистого встречаются в любых климатических и топографических условиях при различных режимах использования лугов. Следовательно, можно предположить, что зона возникает как следствие аллелопатического воздействия луговика дернистого на окружающие его виды. Она является одним из реальных выражений фитогенного поля особей данного вида (Уранов, 1965).

Для выяснения физических характеристик этих зон на сенокосных и пастбищных участках Окской поймы были проведены измерения влажности и рН почвы в горизонтах от 0 до 20 см непосредственно под дерновинами щучки, под зонами и рядом в травостое. Никаких существенных отличий в величине этих

показателей обнаружено не было. Величина рН колебалась от 7,7 до 7,9 во всех точках отсчета, а влажность почвы оставалась практически постоянной. При измерении с помощью люксметра освещенности на поверхности почвы в дерновине, зоне и соседних участках были получены средние показатели, характеризующие как сенокосные, так и пастбищные участки: минимальные величины освещенности обнаружены в зоне, максимальные — за зоной, и средние показатели — в самой дерновине. Таким образом, в зоне благодаря строению дерновины щучки и свисанию листьев ее краевых побегов создается несколько более ослабленный режим освещенности.

Но несмотря на это, одни виды встречаются в кольце постоянно (полевица побегообразующая, клевер ползучий, лютик ползучий, луговой чай), а другие, как правило, не поселяются в непосредственной близости от дерновины щучки (овсяница луговая, овсяница красная, мятлик обыкновенный, лисохвост луговой, ежа сборная), хотя требования к освещенности у них могут быть близкими, отличаясь главным образом в разных возрастных состояниях. Это позволяет предположить, что возникновение зоны может определяться фитотоксическими свойствами данного вида.

Для выяснения справедливости этого предположения была поставлена серия опытов по определению аллелопатического влияния вытяжек из разных органов щучки на прорастание ряда луговых растений. Было изучено 7 видов злаков: ежа сборная (*Dactylis glomerata*), костер безостый (*Bromus inermis*), лисохвост луговой (*Alopecurus pratensis*), мятлик болотный (*Poa palustris*), овсяница луговая (*Festuca pratensis*), овсяница красная (*Festuca rubra*), полевица побегообразующая (*Agrostis stolonifera*) — и 5 видов бобовых: клевер гибридный (*Trifolium hybridum*), клевер луговой (*T. pratense*), клевер ползучий (*T. repens*), люцерна серповидная (*Medicago falcata*), лядвенец рогатый (*Lotus corniculatus*).

Принимая во внимание, что при биохимическом взаимодействии растений в фитоценозе наибольшую роль играют водорастворимые физиологически активные вещества — колины, для экспериментов использовали двухсуточные 10%-ные водные вытяжки из листьев, корней и отмерших частей дерновины щучки. Семена и зерновки изучаемых видов проращивали в чашках Петри в течение 7—20 сут.; опыты проводили в 3—5-кратной повторности одновременно. Для большинства видов серии опытов повторялись 2—3 раза на различном семенном материале. Статистическая обработка материала показала достоверность полученных данных (доверительный уровень 90—95%).

Первые серии опытов показали, что водные листовые и корневые вытяжки оказывают постоянное воздействие на интенсивность прорастания и развитие проростков ряда луговых растений. Сопоставления результатов опытов с модельными видами

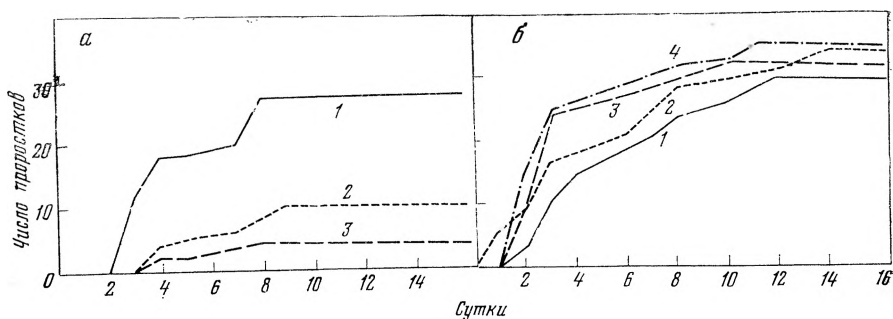


Рис. 31. Влияние водных вытяжек из разных органов луговика дернистого на прорастание овсяницы красной (а), клевера лугового (б)

1 — контроль; 2 — вытяжка из листьев; 3 — вытяжка из корней; 4 — вытяжка из отмерших частей дерновины

бобовых и злаков позволяют выделить 4 группы растений в зависимости от характера влияния вытяжек.

I группа — виды растений, на прорастание которых водные вытяжки щучки оказывают угнетающее воздействие (люцерна серповидная, мятлик болотный, овсяница луговая, овсяница красная, полевица побегообразующая; рис. 31). Торможение интенсивности прорастания лисохвоста лугового достоверно доказано только для вытяжки из листьев.

II группа — виды растений, на прорастание которых вытяжки оказывают стимулирующее действие (клевер гибридный, клевер луговой, клевер ползучий (рис. 31)).

III группа — растения, испытывающие смешанное влияние вытяжек, при котором вначале проявляется стимулирующее действие вытяжки, а потом прорастание семян в опыте задерживается по сравнению с контролем. Такое влияние оказывают все вытяжки щучки на лядвенец рогатый и корневая вытяжка на ежу сборную.

IV группа — виды растений, индифферентно относящиеся к действию вытяжек щучки. Корневые вытяжки луговика дернистого оказываются нейтральными по воздействию на прорастание лисохвоста лугового и костра безостого. Последний безразличен и к листовым вытяжкам (табл. 23).

Вытяжки, полученные из отмерших частей дерновины щучки, также обладают аллелопатическими свойствами. Они положительно влияют на интенсивность прорастания клевера гибридного, клевера лугового, клевера ползучего (рис. 31, табл. 24), но в то же время сильно угнетают прорастание ежи сборной, лядвенца рогатого, лисохвоста лугового, мятлика болотного, овсяницы красной. Таким образом, особи луговика дер-

Таблица 23

Соотношение размеров проростков луговых растений опытных и контрольных вариантов (в %)

Вид растений	Время, сут	Длина корня			Высота колеоптиля (злаки) или гипокотиля (бобовые)			Длина 1-го листа		
		1	2	3	1	2	3	1	2	3
Ежа сборная	14	72,7	61,1	56,6	88,7	64,5	79,8	89,2	64,0	75,6
Костер безостый	7	100,2	100,0	100,7	—	—	—	96,0	100,0	104,0
Лисохвост луговой	8	68,4	61,2	63,0	65,1	47,7	65,1	74,1	28,8	62,9
Мятлик болотный	9	69,3	—	72,4	68,8	—	88,7	97,2	—	90,7
Овсяница луговая	6	40,0	33,3	36,7	—	—	—	60,0	55,3	55,0
Овсяница луговая старая	9	65,0	50,5	48,4	—	—	—	70,9	74,9	45,6
Овсяница красная средне- возрастная	—	82,1	65,9	65,6	—	—	—	89,8	80,1	62,9
Полевница побегообразую- щая	4	66,7	38,9	88,9	—	—	—	73,3	43,3	80,0
Клевер гибридный	6	200,0	203,1	212,5	282,4	182,5	235,3	—	—	—
Клевер ползучий	8	157,9	168,9	144,7	177,5	137,5	133,3	—	—	—
Клевер луговой	10	129,8	122,0	178,7	206,9	122,7	227,3	—	—	—
Люцерна серповидная	7	52,5	40,0	20,0	53,8	23,1	38,5	—	—	—
Лядвенец рогатый	13	88,7	83,9	83,3	74,1	67,0	82,7	—	—	—

Примечание. 1 — вытяжка из корней; 2 — вытяжка из листьев; 3 — вытяжка из отмерших частей; контроль — 100%.

нистого, накапливающие по мере старения значительную массу отмерших побегов, в течение долгого времени воздействуют на прорастание других видов не только прижизненными, но и посмертными выделениями. Особое значение они, видимо, приобретают в щучниках, где ценопопуляция данного вида является стареющей или старой нормальной.

В результате опытов было установлено, что в случае замедления прорастания растений вытяжки из листьев щучки воздействуют значительно сильнее, чем вытяжки из корней и отмерших частей ее дерновины.

Кроме определения интенсивности прорастания семян были проведены ежедневные измерения длины корней и высоты проростков в опытных и контрольных вариантах. Оказалось, что вытяжки щучки стимулируют развитие проростков клевера гибридного, клевера лугового и клевера ползучего, вызывая увеличение высоты растений, длины гипокотыля и корней (табл. 24).

В то же время развитие проростков ежи сборной, лисохвоста лугового, люцерны серповидной, лядвенца рогатого, мятлика болотного, овсяниц луговой и красной в опытных вариантах задерживается, и размеры их значительно меньше, чем у контрольных растений. Все вытяжки луговика дернистого не оказывают существенного влияния на высоту проростков костра безостого (табл. 24).

Для количественной характеристики токсичности вытяжек из разных органов луговика дернистого определялось количество веществ-ингибиторов.

Исследование фитотоксических выделений щучки проводилось методом биологических проб (Гродзинский, Пилипенко—Юрчак, 1962) с использованием реакции прорастания редиса сорта «красный с белым кончиком». Активность колинов выражалась в условных единицах, пересчитанных по эталонной шкале для стандартного ингибитора — кумарина.

Токсичность вытяжки из листьев составила 115 УЕК, токсичность вытяжки из корней — 41 УЕК, токсичность вытяжки из старой дерновины — 51 УЕК.

Таким образом, результаты проведенных экспериментов показывают, что наличие зоны у особей луговика дернистого можно связать с его аллелопатической активностью. Изменение размеров зоны у разновозрастных особей дало основание предположить, что степень аллелопатического воздействия особей данного вида изменяется в течение его большого жизненного цикла.

Выяснение зависимости аллелопатической активности луговика дернистого от возрастного состояния его особей проводилось с использованием вытяжек из старых и зрелых генеративных растений щучки.

Определялось влияние вытяжек из корней, листьев и отмерших частей дерновины щучки на интенсивность прорастания и размеры проростков овсяницы красной.

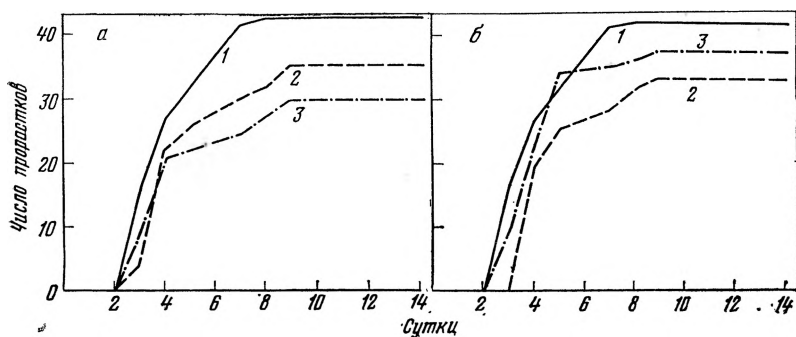


Рис. 32. Влияние водных вытяжек из корней (а) и листьев (б) разновозрастных особей луговика дернистого на прорастание овсяницы красной

1 — контроль, 2 — вытяжка из средневозрастных особей; 3 — вытяжка из старых генеративных особей

В результате опытов было установлено, что характер воздействия вытяжек не одинаков в разных возрастных состояниях. Вытяжки из корней как зрелых, так и старых генеративных растений щучки оказывают угнетающее действие на прорастание зерновок овсяницы красной, причем угнетающее действие вытяжки из корней старых генеративных растений проявляется резче (рис. 32). Листовые вытяжки зрелых генеративных особей щучки сильнее тормозят прорастание овсяницы красной, чем листовые вытяжки старых генеративных растений.

Посмертные выделения щучки также ингибируют прорастание зерновок овсяницы красной. В этом случае в первые дни наблюдений проявляется более сильное влияние вытяжки из отмерших частей дерновины старых генеративных растений, а к концу опыта воздействие вытяжек из старых и зрелых особей становится одинаковым.

Водные вытяжки луговика дернистого, полученные из листьев, корней и отмерших частей дерновины, оказывают угнетающее воздействие не только на интенсивность прорастания овсяницы красной, но и на размеры ее проростков. В этом отношении также существует некоторое различие в действии вытяжек из особей разных возрастных состояний. При изучении влияния водных вытяжек щучки на рост в длину зародышевого корня и первого ассимилирующего листа проростков овсяницы красной было обнаружено более сильное тормозящее действие всех вариантов вытяжек старых генеративных растений. Одновременно полученные данные показывают менее резкое, но постоянное угнетение проростков овсяницы красной и при действии вытяжек из зрелых генеративных особей (табл. 24). Фитотоксическое воздействие щучки на рост coleoptilya наблюдалось лишь в первые дни опыта, а затем разница между опытными и контрольными вариантами сокращалась до 0,1—0,06 мм, что лежит в пределах

Таблица 24

Зависимость влияния вытяжек из органов луговика дернистого (разных возрастных групп растений) на размеры проростков красной овсяницы

Показатель	Контроль	Из корней		Из листьев		Из отмершей дерновины	
		старая	средне-возрастная	старая	средне-возрастная	старая	средне-возрастная
Длина корня, мм	24,93	16,20	20,46	12,57	16,41	12,04	16,33
Высота проростка, мм	26,76	18,99	24,09	20,08	21,47	12,22	16,87

ошибки. Вероятно, это связано с тем, что колеоптиль достигал своих максимальных размеров.

Зрелые и старые генеративные особи луговика дернистого являются максимально развитыми по многим биометрическим показателям. Они имеют наиболее мощную дерновину и корневую систему, наибольшие размеры зоны, дают максимальную продуктивность, и, наконец, водные вытяжки из их органов наиболее фитотоксичны для других видов растений.

Наши полевые наблюдения показывают, что растения щучки данных возрастных состояний и в естественных ценозах тоже обладают высокой аллелопатической активностью, ослабляющей другие виды. Это проявляется в первую очередь в замедлении прорастания семян других видов и подавлении роста их проростков и ювенильных особей, имеющих низкую жизнеспособность при высокой численности взрослых растений щучки. Таким образом, небольшое число видов, встречающихся в зрелых и стареющих средневозрастных ценопопуляциях щучки связано не только с освоением щучкой большей части площади фитоценоза, но и с аллелопатической активностью данного вида. К такому же выводу приходят Уиттекер (Whittaker, 1970) и Одум (1975), указывающие, что в сообществах с господством единственного вида — эдификатора, обладающего интенсивной аллелопатической активностью, разнообразие видов, как правило, невелико.

Учитывая наибольшую листовую поверхность зрелых особей луговика дернистого, мощное развитие корневой системы и сравнительно небольшую площадь отмерших участков дерновины, можно предположить, что аллелопатическая активность в зрелых нормальных ценопопуляциях, где господствует данная группа, в большей степени связана с более токсичными для нее, как показано выше, пассивными и активными прижизненными выделениями из листьев, в меньшей степени — с более слабыми корневыми выделениями и водорастворимыми веществами отмершей дерновины.

В сообществах с преобладанием нормальной ценопопуляции луговика дернистого, где в ценопопуляции этого вида доминируют старые генеративные особи и постгенеративные растения, большее значение приобретают корневые выделения особей этих возрастных состояний, так как их аллелопатическая активность, как показали наши опыты, повышается (рис. 32, табл. 25). Одновременно листовые и корневые вытяжки старых растений щучки резко тормозят прорастание зерновок и развитие своего подроста, что также было установлено экспериментально. Следовательно, в старых щучниках вид продолжает удерживать свои позиции за счет той площади, которая занята старыми особями. Этому способствует и накопление фитотоксичной отмершей массы в старых дерновинах щучки.

В наших опытах отрицательное действие колинов водной вытяжки из отмерших частей дерновины на овсяницу красную было постоянным в течение всего опыта и более сильным у старых растений. Так как в естественных условиях в щучниках постепенно накапливается большая масса отмерших органов эдификатора, то в результате этого при постоянном вымывании токсичных водорастворимых веществ в старых ценопопуляциях щучки в течение длительного времени может поддерживаться довольно высокая аллелопатическая напряженность. Последняя, возможно, препятствует проникновению в ценоз видов, не обладающих высокой толерантностью по отношению к выделениям луговика дернистого, и является одной из причин невысокого видового богатства старых щучников.

Интересным кажется и тот факт, что в наших опытах у генеративных растений в начале эксперимента наблюдается более сильное действие на размеры проростков вытяжек из корней, которое затем ослабевает. Действие вытяжки из листьев на размеры проростков к концу опыта, наоборот, усиливается. Это может быть связано с сезонной ритмикой луговика дернистого.

В естественных ценозах весной, пока побеги только трогаются в рост, аллелопатическая активность щучки, вероятно, в большей степени связана с корневыми выделениями и действием колинов мертвых частей дерновины. Летом, с развитием листовой поверхности, возможно, большее значение приобретают выделения из листьев.

Полученные в лабораторных условиях экспериментальные данные о положительном и отрицательном аллелопатическом воздействии луговика дернистого на интенсивность прорастания и темпы роста проростков ряда луговых растений нуждаются в дополнительной проверке в условиях естественных ценозов. Однако уже сейчас справедливость изложенных выше выводов подтверждается с помощью количественных оценок взаимодействия видов методом сопряженности. Определяя на серии площадок в $0,25 \text{ м}^2$ микровстречаемость видов, произрастающих в данном сообществе, мы получаем ряд показателей закономерного

изменения количества подчиненного вида в зависимости от количества действующего вида и строим кривые сопряженности для данной пары видов (Уранов, 1960). Так, при обследовании сенокосных и пастбищных участков окских лугов во всех случаях была установлена положительная сопряженность луговика дернистого с клевером ползучим и отрицательная — с полевицей побегообразующей. Таким образом, у двух пар видов характер сопряженности и аллелопатического воздействия полностью совпадает. Однако нельзя ожидать подобного совпадения во всех случаях. Действительно, на окских и северодвинских лугах были обнаружены следующие типы сопряженности у щучки (действующий вид) и изученных ранее видов с отрицательной аллелопатической реакцией (подчиненные виды): сложный и двухзначный — для щучки²⁶ и овсяницы красной; сложный — для овсяницы луговой; для тимopheевки луговой — двухзначный; для мятлика обыкновенного — двухзначный и отрицательный.

Эти кривые подчеркивают более сложный характер взаимоотношений видов, показывая, что тип сопряженности является обобщенным выражением совокупного действия абиотических и биотических факторов при взаимодействии ценопопуляций изучаемой пары видов. Тем не менее мы можем констатировать на основании этих же кривых, что при определенных количествах щучки (больших — при двухзначной сопряженности, меньших — при сложной) ее отрицательное аллелопатическое воздействие на перечисленные подчиненные виды играет определенную роль, наиболее ярко проявляясь в нисходящей части кривых сопряженности.

Таким образом, полученные данные об аллелопатическом воздействии щучки дернистой — одного из наиболее сильных эдификаторов пойменных, материковых и высокогорных лугов — позволяют подойти к объяснению некоторых вопросов взаимодействия этого вида с другими растениями: возникновение зоны, сокращение видового богатства щучников, характера сопряженности ценопопуляций отдельных видов в естественных ценозах.

Луговик дернистый обладает значительной аллелопатической активностью по отношению к ряду луговых растений.

Высокой аллелопатической толерантностью к водорасторным выделениям луговика дернистого обладают проростки клевера гибридного, клевера ползучего и клевера лугового.

Угнетающее воздействие пассивных и активных прижизненных выделений и пассивных выделений из отмерших частей дерновины щучки обнаружено при анализе интенсивности прорастания и размеров проростков ряда луговых растений (ежа сборная, лисохвост луговой, люцерна серповидная, мятлик болотный, овсяница луговая, овсяница красная, полевица побегообразующая).

²⁶ В дальнейших перечислениях щучка является действующим видом и опускается.

В некоторых случаях возможно смешанное воздействие вытяжек щучки на интенсивность прорастания (лядвенец рогатый, ежа сборная) или индифферентное отношение видов к действию вытяжек (костер безостый).

Вытяжки из разных органов луговика дернистого обладают неодинаковой токсичностью. Токсичность водорастворимых выделений из листьев наибольшая, вытяжки из старой дерновины менее токсичны, минимальная токсичность обнаружена у корневых вытяжек.

Аллелопатическая активность луговика дернистого изменяется по мере прохождения большого жизненного цикла. Зрелые генеративные особи обладают высокой аллелопатической активностью за счет активных и пассивных прижизненных выделений, главным образом из листьев; аллелопатическая активность старых генеративных растений обеспечивается накоплением отмерших частей дерновины и повышением токсичности их копинов в корнях.

Тип сопряженности ряда видов с луговиком дернистым в естественных ценозах прямо или косвенно связан с характером его аллелопатического воздействия.

Таким образом, исследования, проведенные с луговиком дернистым, показали, что многие луговые растения способны по-разному реагировать на пассивные прижизненные и посмертные выделения этого вида, а возможно и ряда других. Степень аллелопатического воздействия особи изменяется в процессе онтогенеза и достигает максимума в генеративном периоде. Аналогично изменяются и размеры зон аллелопатического воздействия вокруг дерновин щучки, являясь реальным выражением фитогенных полей ее особей. Следовательно, фитогенные поля молодых зрелых и стареющих нормальных ценопопуляций будут оказывать более сильное аллелопатическое влияние на произрастающие совместно виды. Тип сопряженности растений, как показала данная работа, прямо или косвенно связан с характером их аллелопатического воздействия. Поэтому взаимоотношения ценопопуляций в той или иной степени могут определяться аллелопатическими свойствами видов, слагающих фитоценозы.

В настоящем разделе отражены три подхода к исследованию взаимоотношений у растений: изучение сопряженности методом учета микровстречаемости, методом фитометра и экспериментальное исследование аллелопатической активности растений.

Метод фитометра, использованный в степных фитоценозах, позволил не только установить характер сопряженной связи между исследованными видами, но и определить величину воздействия. Экспериментальные исследования показали наличие аллелопатической активности у широко распространенного эдификатора лугов — щучки дернистой — и ее изменчивость в онтоге-

незе щучки. Фитотоксичность данного и других видов, вероятно, может быть одной из причин, определяющих большую напряженность фитогенных полей и большую степень воздействия на другие виды.

Метод фитометра и метод учета микровстречаемости дали возможность детально проанализировать поведение видов в изученных ценозах. Используя уравнение сопряженности, предложенное А. А. Урановым (1968б), авторам удалось подтвердить выдвинутое им положение, что все многообразие типов взаимоотношений в луговых фитоценозах описывается сложной или двузначной теоретической кривой. В конкретных условиях может проявляться отрицательный или положительный характер взаимодействий пары модельных видов, отражая восходящую или нисходящую часть теоретической кривой. Значительный фактический материал по сопряженности показал необычайную динамичность взаимоотношений луговых растений в различных экологических и географических условиях. Практически не обнаружено видов, у которых характер взаимодействия остается стабильным в любых условиях. Это в конечном счете определяет динамичность фитоценоза как системы.

Построение обобщенных кривых, выражающих воздействие группы видов или всех видов ценоза на один вид, является одной из попыток математического обобщения сложных межвидовых связей. Анализ этих обобщенных кривых сопряженности показал, что виды, являющиеся в данных условиях доминирующими, менее подвержены совокупному влиянию других видов, а субдоминанты и ассектаторы более динамичны и испытывают более сильное воздействие видов, совместно с ними произрастающих. В то же время биологическое обоснование обобщенных кривых требует дополнительных знаний по биологии и экологии отдельных видов, их средообразующего влияния, в том числе аллелопатического, четких представлений о временной динамике и пространственной структуре их ценопопуляций. Сочетание всех аспектов взаимоотношений видов при изучении ценоза как единого целого позволит геоботаникам найти пути создания моделей ценозов и их управления.

ЗАДАЧИ И ПЕРСПЕКТИВЫ ЦЕНОПОПУЛЯЦИОННЫХ ИССЛЕДОВАНИЙ

С момента выхода в свет первых ценопопуляционных исследований (Работнов, 1945, 1949, 1950) прошло около 30 лет. За это время ценопопуляционное направление в геоботанике получило полное признание. Число ценопопуляционных исследований значительно возросло, что позволило перейти от отдельных публикаций к созданию первых монографических трудов, таких как «Биокомплексная характеристика...» (1969), «Ценопопуляции растений» (1976).

Разработка ценопопуляционного направления в современной геоботанике стала возможной, с одной стороны, вследствие детальных исследований биологии видов и, в частности, больших жизненных циклов (онтогенезов) растений разных жизненных форм и таксономического положения; с другой стороны, вследствие постоянного углубления и уточнения основных понятий, разработки новых методов анализа.

Обобщение значительного фактического материала по особенностям хода онтогенеза у растений, относящихся к разным биоморфам, позволило составить перечень ведущих качественных морфологических признаков, используемых для выделения возрастных состояний у растений. Составление кодекса признаков значительно облегчает дальнейшую практическую работу в этом направлении.

В ходе изучения особенностей онтогенеза у конкретных видов получены новые факты о соотношении целостности организма и автономности его отдельных частей, о старении и омоложении на различных уровнях организации живого (особь, клон, популяция), в частности, разработан метод определения глубины омоложения потомства при вегетативном размножении. Полученные факты могут быть использованы для уточнения физиологических аспектов понятий «возрастность», «старение» и «омоложение».

Анализ большого жизненного цикла видов разных биоморф дает возможность широких обобщений в области эволюции жизненных форм. Одновременное исследование онтогенетических и популяционных свойств видов растений приводит к синтезу эволюционно-морфологического и ценопопуляционного направле-

ний и позволяет представить эволюцию жизненных форм в конкретной ценотической обстановке.

Выяснение структурно-функциональной организации особей разных биоморф и ее изменений в ходе онтогенеза позволит более обоснованно подойти к разработке представлений о фитоценотической роли видов.

Внутриценопопуляционная изменчивость особей не ограничивается их возрастной неоднородностью. В связи с этим представляется наиболее интересным расширение начавшихся исследований по выявлению и описанию разных сторон внутрипопуляционной изменчивости, что в конечном итоге может объяснить механизм приспособительных реакций и их разнообразие при изменениях экотопических условий. Расширение подобных исследований не только представляет непосредственный интерес при решении биоценологических вопросов, но и имеет не меньшее значение для внутривидовой систематики и учения об эволюции видов.

В обеих книгах выявлены и рассмотрены основные признаки ценопопуляций: численность, возрастная и пространственная структура, жизненность.

Изучение численности неизбежно поставило вопрос о счетной единице в ценопопуляционных исследованиях, решение которого имеет существенное значение и для фитоценологии в целом. Были введены понятия о морфологической и фитоценотической счетных единицах, что дало возможность проанализировать пространственную структуру ряда вегетативно-подвижных растений.

Исследование большого числа ценопопуляций в разных частях ареала и при различных режимах хозяйственного использования помогло в ряде случаев подойти к монографическому описанию ценопопуляций различных видов.

Анализ возрастных спектров, особенно в случае многолетних стационарных наблюдений, дает очень ценную информацию о состоянии ценопопуляции, нормах ее реакции на воздействие внешних факторов. При этом важным моментом является изучение динамики численности подроста и генеративной части ценопопуляции, процессов отмирания в разных возрастных группах. Основные тенденции их изменений в значительной мере определяют направление хода развития ценопопуляции в целом.

Проведенные исследования позволяют говорить о некоторых механизмах регулирования численности и возрастного состава ценопопуляций, среди которых наиболее значимыми являются: 1) изменение способности к выживанию у особей в течение онтогенеза; 2) различие особей по жизненному состоянию и темпам развития; 3) поливариантность развития морфобиологических признаков у особей в ходе онтогенеза. Возможно, что в процессе дальнейшей работы в этом направлении будут обнаружены и другие механизмы регулирования.

Проведенные исследования дали возможность представить возрастной спектр как сложную интегральную характеристику ценопопуляции, обусловленную биологическими свойствами вида, экологической и фитоценотической обстановкой, этапом развития ценопопуляции.

Анализ ценопопуляций растений, относящихся к различным биоморфам, позволил выявить биологические свойства видов, определяющие наиболее часто встречающийся тип спектра (базовый спектр для ценопопуляций, находящихся в дефинитивном состоянии) и одновременно составить предварительное представление об особенностях возрастной структуры ценопопуляций у видов, относящихся к различным фитоценотипам.

Базовый спектр представляет собой вероятностную характеристику, изменяющуюся в некоторых пределах; важно установить, каковы пределы и характер изменений спектров у различных видов для установления их фитоценотической значимости и степени устойчивости при разных внешних воздействиях.

В рассматриваемых монографиях собраны и обобщены материалы по особенностям динамики возрастной структуры ценопопуляций видов различных биоморф. Имеющиеся в нашем распоряжении материалы могут послужить основой для создания классификаций ценопопуляционной динамики с учетом фитоценотической роли видов и особенностей их биологии.

В настоящей книге представлены первые итоги изучения пространственной структуры ценопопуляций. Собранные материалы дают возможность говорить о том, что ценопопуляция в пространстве представлена совокупностью отдельных локусов, характеризующихся определенной численностью, возрастным спектром, особенностями динамических процессов. Ценопопуляция, таким образом, представляет совокупность локусов, несинхронно изменяющихся во времени. Изучение локусов позволяет, в известной мере, определить ход развития ценопопуляции. Раздел исследований, посвященных пространственной структуре ценопопуляций требует как дальнейших поисков методов для выявления степеней агрегированности, так и осмысливания и биологической интерпретации полученных эмпирических данных.

Одной из задач ценопопуляционных исследований является изучение взаимоотношений между ценопопуляциями, составляющими то или иное растительное сообщество со всей сложностью их связей и причин, обуславливающих эту связь.

В данной книге представлены некоторые возможные пути исследования взаимоотношений на уровне ценопопуляций, новым является анализ фитогенных полей взаимодействующих ценопопуляций, желательно выяснить возможности этого метода на более разнообразном и обширном материале.

Дальнейшее развитие ценопопуляционных исследований неизбежно должно привести к попытке создания структурно-функциональной модели фитоценоза на основе всестороннего изуче-

ния стратегии ценопопуляций видов. Для этого необходима дальнейшая углубленная разработка следующих проблем: 1) анализ механизмов регулирования численности ценопопуляций, роль абиотических и биотических факторов и их сочетаний в регулировании численности; 2) исследование темпов развития особей, жизненности, численности и продуктивности ценопопуляций видов, играющих разную фитоценотическую роль; 3) разработка представлений о стабильности и динамичности ценопопуляций и факторах их устойчивости; 4) дальнейшая разработка и совершенствование методов анализа взаимодействия ценопопуляций в ценозе.

Выход в свет двух рассматриваемых монографий «Ценопопуляции растений» подводит итог определенного этапа развития учения о ценопопуляциях растений (накопление фактического материала и его первичный анализ). Перспектива развития этого направления связана с использованием системного подхода как методологической основы исследований. Необходимо рассматривать исследование ценопопуляции как ступень для выяснения более сложных связей в пределах фитоценозов и биоценозов с целью построения модели. Изучение ценопопуляций важно для сравнения ботанических и зоологических данных, выяснения общих биологических закономерностей и создания общей теории популяционной экологии.

ЛИТЕРАТУРА

- Алексеевко Л. Н.* Продуктивность луговых растений в зависимости от условий среды. Изд-во ЛГУ, 1967.
- Алехин В. В.* Что такое растительное сообщество? Л., Изд. М. и С. Сабашниковых, 1924.
- Алехин В. В.* Растительность СССР в основных зонах. М., «Советская наука», 1951.
- Беданоква О. А., Воронцова Л. И., Михайлова Н. Ф.* Некоторые биологические особенности *Stipa pennata* L. в степях Наурзумского заповедника.— Бюл. МОИП. Отд. биол., 1975, т. 80, вып. 2.
- Богдановская-Гиенэф И. Д.* К вопросу о семенном возобновлении в луговых сообществах.— Зап. Ленингр. с.-х. ин-та, 1926, 3.
- Богдановская-Гиенэф И. Д.* Семенное возобновление в луговых ценозах лесной зоны.— Учен. зап. ЛГУ. Сер. биол. наук, 1954, вып. 34, № 167.
- Борисова И. В., Попова Т. А.* Динамика численности и возрастного состава ценопопуляций дерновинных злаков в пустынных степях Центрального Казахстана.— Бот. журн., 1972, т. 57, № 7.
- Быков Б. А.* Доминанты растительного покрова Советского Союза, т. 2. Алма-Ата, Изд-во АН КазССР, 1962.
- Василевич В. И.* Статистические методы в геоботанике. Л., «Наука», 1969.
- Василевич В. И.* Неравномерность распределения видов в сообществе и ее количественный анализ.— В кн.: Мозаичность растительных сообществ и ее динамика. Владимирский пед. ин-т, 1970.
- Василевич В. И.* Площадь выявления локального обилия и понятие о ценокванте.— В кн.: Количественные методы анализа растительности. Рига, Изд-во Латв. ун-та, 1971.
- Василевич В. И.* Количественные методы изучения структуры растительности.— В кн.: Итоги науки и техники (Ботаника, т. 1). М., ВИНТИ, 1972.
- Василевич В. И.* Ценоквант как наименьшая пространственная единица растительного покрова.— Бот. журн., 1973, т. 58, № 9.
- Винтер А. Г.* Новые физиологические и биологические стороны взаимоотношений между высшими растениями.— В кн.: Механизмы биологической конкуренции. М., «Мир», 1964.
- Воронцова Л. И.* Сопряженность типчака (*Festuca sulcata* Hack.) и полыни белой (*Artemisia lercheana* Web.) в разных экологических условиях южной полупустыни.— В кн.: Вопросы морфогенеза цветковых растений и строение их популяций. М., «Наука», 1968.

- Воронцова Л. И. Ценопопуляции типчака (*Festuca sulcata* Hack.) и белой полыни (*Artemisia lericheana* Web.) в южной полупустыне Западного Прикаспия. Канд. дис. М., 1971.
- Высоцкий Г. В. Ергеня. Культурно-фитологический очерк.— Труды по прикладной бот., ген. и селекц., 1915, т. 8, 10—11.
- Гаузе Г. Ф. Некоторые проблемы химической биоценологии.— Успехи современной биологии, 1944, № 17, вып. 2.
- Глуздаков С. И. Горные степи Западного Саяна и их происхождение.— Бюл. МОИП. Отд. биол., 1958, т. 63, вып. 3.
- Голомедова Т. И. Влияние корней и зерновок извилистого луговика на всходы и прорастание семян березы и ели.— Научн. докл. высш. школы, Биол. науки, 1964, № 3.
- Голомедова Т. И. Биохимическое влияние луговика извилистого на всходы древесных пород.— В кн.: Физиолого-биохимические основы взаимного влияния растений в фитоценозе. М., «Наука», 1966.
- Голубев В. Н. Основы биоморфологии травянистых растений центральной лесостепи.— Труды Центральночерноземн. заповедника, вып. 7. Воронеж, 1962.
- Гордягин А. Я. Сводный отчет о работах геоботанических экспедиций в Чувашской АССР и некоторых прилегающих районах.— Учен. зап. КГУ, 1933, т. 93, кн. 6, вып. 1.
- Гортинский Г. Б. Аллелопатия и биоценология.— Бюл. МОИП. Отд. биол., 1963, т. 68, вып. 6.
- Горышина Т. К. Ранне-весенние эфемероиды лесостепных дубрав. Изд-во ЛГУ, 1969.
- Грейг-Смит П. Количественная экология растений. М., «Мир», 1967.
- Григорьева Н. М. Возрастная и пространственная структура ценопопуляций *Medicago falcata* L. Автореф. канд. дис. М., 1975.
- Гродзинский А. М. Фитоценозная роль физиологически активных выделений растений.— Укр. бот. журн., 1962, т. 19, № 5.
- Гродзинский А. М. Аллелопатия в жизни растений и их сообществ. Киев, «Наукова думка», 1965.
- Гродзинский А. М. Изучение физиологических и биохимических процессов в растительных сообществах.— В кн.: Физиолого-биохимические основы взаимодействия растений в фитоценозах. Киев, «Наукова думка», 1970.
- Гродзинский А. М., Пилипенко-Юргак Л. Д. Биологический метод определения фототоксических веществ при помощи прорастания семян.— Тезисы конференции по экспериментальной геоботанике. Изд-во КГУ, 1962.
- Грюммер Г. Взаимное влияние высших растений. Аллелопатия. М., ИЛ, 1957.
- Грюммер Г. Роль токсических выделений во взаимоотношениях между высшими растениями.— В кн.: Механизмы биологической конкуренции. М., «Мир», 1964.
- Дзюбенко Н. Н. Действие водорастворимых выделений растений на прорастание семян.— В кн.: Фитонциды в народном хозяйстве. Киев, «Наукова думка», 1964.
- Дмитриев А. М. Луговоеводство с основами луговедения. Изд. 2-е. М., Сельхозгиз, 1948.

- Донскова А. А. Большой жизненный цикл и возрастной состав популяций клевера сходного (*Trifolium ambiguum* Н. В.) в субальпийской полосе зап. Закавказья. Автореф. канд. дис. М., 1972.
- Егорова В. Н. Сопряженность чины луговой и мышиного горошка с компонентами естественного травостоя в пойме р. Оки.— Бюл. МОИП. Отд. биол., 1966, т. 21, вып. 4.
- Егорова В. Н. Жизненный цикл сборной ежи (*Dactylus glomerata* L.). Сообщение 2.— Бюл. МОИП. Отд. биол., 1973, т. 28, вып. 2.
- Елагин И. Н. Типы леса нагорной части Теллермановского опытного лесничества и их хозяйственное значение.— В кн.: Биогеоценотические исследования в дубравах лесостепной зоны. М., 1963.
- Ермакова И. М. О возрастных состояниях луговой овсяницы (*Festuca pratensis* Huds.) — Науч. докл. высш. школы. Биол. науки, 1968, № 7.
- Ермакова И. М. Опыт применения ручных и машинных перфокарт.— Биол. науки, 1969, № 7.
- Ермакова И. М., Сугоркина Н. С. Взаимоотношения погремка малого (*Rhinanthus minor* L.) с овсяницей луговой (*Festuca pratensis* Huds.) и некоторые особенности его биологии.— Науч. докл. высш. школы. Биол. науки, 1974, № 4.
- Жукова Л. А. Изменение возрастного состава популяций луговика дернистого на Окских лугах. Канд. дис. М., 1967.
- Жукова Л. А. Возрастной состав популяций луговика дернистого на окских лугах при разных способах их использования.— В кн.: Вопросы биологии и экологии доминантов и эдификаторов растительных сообществ.— Учен. зап. Пермского пед. ин-та, 1968, т. 64.
- Заугольнова Л. Б. Развитие клонов и некоторые черты пространственной структуры ценопопуляций *Potentilla glaucescens* Willd. ex Schlecht.— Бот. журн., 1974, т. 59, № 9.
- Заугольнова Л. Б. Неоднородность строения ценопопуляций во времени и пространстве (на примере *Alyssum lenense* Adam.) — Бот. журн., 1976, т. 64, № 2.
- Заугольнова Л. Б., Шорина Н. И. Опыт анализа размещения особей в ценопопуляциях.— В кн.: Количественные методы анализа растительности. Рига, Изд-во Латв. ун-та, 1971.
- Зеленчук Т. К. Динамика численности семенных всходов и подростка на равнинных лугах западной области Украины.— Бюл. МОИП. Отд. биол., 1964, т. 69, вып. 1.
- Злобин Ю. А. Живой покров еловых лесов как фактор естественного возобновления ели. Тюменский пед. ин-т, 1960.
- Злобин Ю. А. Живой покров еловых лесов как фактор естественного возобновления ели. Канд. дис. М., 1961.
- Зозулин Г. М. Взаимоотношения лесной и травянистой растительности ЦЧО.— Труды Центральночерноземн. заповедника. Курск, 1955, вып. 3.
- Зозулин Г. М. Исторические свиты растительности лесостепи Среднерусской возвышенности.— Тезисы докл. делегатов совещ. ВБО (9—15 мая 1957 г.). Л., 1957.
- Иванов В. П. Растительные выделения и их значение в жизни фитоценозов. М., «Наука», 1973.

- Казарян В. О. Старение высших растений. М., «Наука», 1969.
- Каменецкая И. В. Влияние метеорологических условий на семенное возобновление растений Стрелецкой степи.— Бюл. МОИП. Отд. биол., 1949, т. 54, вып. 4.
- Караваяев М. Н. Конспект флоры Якутии. Л., Изд-во АН СССР, 1958.
- Кац Н. Я. Основные закономерности растительных сообществ и понятие «ассоциация».— Бюл. МОИП. Отд. биол., 1930, т. 39, вып. 3—4.
- Кац Н. Я. На пути к познанию структуры лесных фитоценозов.— Бот. журн., 1943, т. 28, № 4.
- Кац Н. Я. Фитоценоз и вид.— Бюл. МОИП. Отд. биол., 1948, т. 53, вып. 2.
- Кац Н. Я. К вопросу о взаимоотношениях между растениями.— Бюл. МОИП. Отд. биол., 1957, т. 62, вып. 4.
- Келлер Б. А. Основы эволюции растений. М.— Л., Изд-во АН СССР, 1948.
- Кернер А. Жизнь растений, т. 2. СПб., Изд. М. и С. Сабашниковых, 1902.
- Киришин И. К. К вопросу о взаимоотношениях между отдельными видами в бобово-злаковых травосмесях длительного использования.— Зап. Свердловского отд. Всесоюз. бот. об-ва, 1962, вып. 2.
- Клеопов Ю. Д. Развитие флоры широколиственных лесов Европейской части СССР.— Материалы по истории флоры и растительности СССР, т. 1. М.— Л., Изд-во АН СССР, 1941.
- Кожевников А. В. Материалы по динамике ярусности лугового травостоя.— Бюл. МОИП. Отд. биол., 1936, т. 45, вып. 3.
- Колесников Б. П. Кедровые леса Дальнего Востока.— Труды Дальневосточн. филиала АН СССР, 2, вып. 4. М.— Л., 1956.
- Колесниченко М. В. О биохимическом соответствии растений в сообществе.— В кн.: Физиолого-биохимические основы взаимного влияния растений в фитоценозе. М., «Наука», 1966.
- Комплексная характеристика основных растительных сообществ пустынных степей Центрального Казахстана. М., «Наука», 1976.
- Коровин Е. П. Растительность Средней Азии и Южного Казахстана. Ташкент, 1934.
- Культиасов М. В. Люцерна тяньшанская и опыт ее интродукции. М., «Наука», 1967.
- Куркин К. А. Системные исследования динамики луговых биогеоценозов. Докт. дис. М., 1973.
- Куркин К. А. Системные исследования динамики лугов. М., «Наука», 1976.
- Курнаев С. Ф. Основные типы леса средней части Русской равнины. М., «Наука», 1968.
- Курочкина Л. Я. Мозаичность псаммофитных сообществ.— В кн.: Мозаичность растительных сообществ и ее динамика. Владимирский пед. ин-т, 1970.
- Курченко Е. И. Строение, экология и фитоценотическая роль лисохвоста влажного. Автореф. канд. дис. М., 1967.
- Курченко Е. И. О сопряженности влажного лисохвоста и типчака в разных экологических условиях Восточного Крыма.— В кн.: Применение количественных методов при изучении структуры фитоценозов. М., «Наука», 1972.
- Лавренко Е. М. Степи СССР.— В кн.: Растительность СССР, т. 2. М.— Л., 1940.

- Ларин И. В., Агабабян Ш. М., Работнов Т. А., Касименко М. А., Ларина В. К., Любская А. Ф. Кормовые растения сенокосов и пастбищ СССР. М., Сельхозгиз, 1950.
- Лебедев П. В. О межвидовых взаимоотношениях растений в травосмесях.— Докл. совещ. по общим вопросам биологии, посвященного столетию дарвинизма. Томский ун-т, 1959.
- Лебедев П. В. О взаимном влиянии луговых растений в смешанных посевах.— В кн.: Физиолого-биохимические основы взаимного влияния растений в фитоценозе. М., «Наука», 1966.
- Лебедев П. В., Портнова Э. А., Скандер В. С. О взаимоотношениях компонентов в травосмесях.— Зап. Свердловского отд. ВБО, 1962, вып. 2.
- Липмаа Т. М. О синузиях.— Сов. ботаника, 1946, № 3.
- Любарский Е. Л. К экологии и взаимоотношениям корневищных злаков на пойменных лугах Татарии.— Бюл. МОИП. Отд. биол., 1960, т. 65, вып. 4.
- Мазинг В. В. Что такое структура биогеоценоза. Проблемы биогеоценологии. М., «Наука», 1973.
- Маркова С. А. К вопросу о влиянии растений друг на друга в растительном сообществе.— Учен. зап. КГУ, 1956, 116, кн. 14.
- Матвеев А. Р. Большой жизненный цикл, численность и возрастной состав популяции тимopheевки луговой и тимopheевки степной. Канд. дис. М., 1974.
- Матвеева А. А. Изменение травяного покрова в зависимости от типов леса, условий местообитания и возраста древостоя.— Сообщ. Ин-та леса АН СССР, 1954, вып. 3.
- Матвеева А. А. Травяной покров сплошных лесосек и его влияние на распределение древесных пород.— Труды Ин-та леса АН СССР, 1957, т. 33.
- Миркин Б. М., Гаврилова В. В., Денисова А. В. Возможности экологической, фитоценотической и биологической интерпретации межвидовых сопряженностей.— Бюл. МОИП. Отд. биол., 1970, т. 75, вып. 2.
- Миркин Б. М., Денисова А. В. Опыт изучения сопряженности между видами луговых ценозов с использованием коэффициента Коула.— Бюл. МОИП. Отд. биол., 1969, т. 74, вып. 5.
- Митина М. Б. Об ассимиляционной деятельности доминантов сезонных синуз в снытевой дубраве лесостепной зоны.— В кн.: Механизмы взаимодействия растений в биогеоценозах тайги. Л., «Наука», 1969.
- Михайлова Н. Ф. Размещение особей одного вида относительно особей другого вида — эдификатора (к проблеме фитогенного поля). Канд. дис. М., 1975.
- Молчанов А. А. Экспериментальное комплексное (биогеоценотическое) изучение широколиственных лесов как научная основа лесохозяйственных мероприятий.— В кн.: Биогеоценотические исследования в дубравах лесостепной зоны. М., «Наука», 1963.
- Молчанов А. А. Научные основы ведения хозяйства в дубравах лесостепи. М., «Наука», 1964.
- Наумов Н. П. Пространственные особенности и механизм динамики численности наземных позвоночных.— Журнал общей биологии, 1965, т. 26, № 6.
- Наумов Н. П. Структура популяций и динамика численности наземных позвоночных.— Зоол. журн., 1967, т. 46, № 10.

- Наумов Н. П.* Популяционная экология, проблемы, задачи.— В сб.: Современные проблемы экологии. Изд-во МГУ, 1973.
- Нешатаев Ю. Н., Петров О. В., Счастливая Л. С., Хантулев А. А.* Лес на Ворскле (краткий естественноисторический очерк).— Учен. зап. ЛГУ, 1967, № 331. Сер. биол., вып. 50.
- Ниценко А. А.* Исследование структуры и строения растительного покрова.— Труды Петергофского биол. ин-та, 1973, № 22.
- Овеснов А. М.* Влияние корневищ костра на прорастание семян некоторых дикорастущих растений.— Тезисы докл. научн. конф. по вопросам экспериментальной геоботаники. Изд-во КГУ, 1962.
- Одум Ю.* Основы экологии. М., «Мир», 1975.
- Основы лесной биогеоценологии. М.— Л., Изд-во АН СССР, 1964.
- Пачоский И. К.* Основные черты развития флоры юго-западной России.— Зап. Новосибирского об-ва естествоиспытателей. Прил. к т. 34. Херсон, 1910.
- Пачоский И. К.* Описание растительности Херсонской губернии. II. Степи.— Материалы по исслед. почв и грунтов Херсонской губ. Херсон, 1917.
- Пачоский И. К.* Основы фитоценологии. Херсон, 1921.
- Петров А. П.* Типы леса Теллермановского опытного лесничества.— Труды ин-та леса, АН СССР, 1957, т. 33.
- Понятовская В. М.* К вопросу о семенном возобновлении растений в степных фитоценозах.— Труды Бот. ин-та АН СССР. Сер. 3. Геоботаника, 1951, вып. 7.
- Порк К. М., Пост Х. А.* Об аллелопатическом влиянии отдельных видов луговых растений в естественных луговых фитоценозах.— Материалы V конф. молодых ученых бот. садов Украины и Молдавии. Киев, 1970.
- Пошкурлат А. П.* Морфогенез видов рода адонис, произрастающих в СССР. Докт. дис. М., 1973.
- Работнов Т. А.* Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах.— Труды Бот. ин-та АН СССР. Сер. 3, 1950а, вып. 6.
- Работнов Т. А.* Вопросы изучения состава популяций для целей фитоценологии.— В кн.: Проблемы ботаники, вып. 1. М., Изд-во АН СССР, 1950б.
- Работнов Т. А.* Разногодичная изменчивость лугов.— Бюл. МОИП. Отд. биол., 1955, т. 60, вып. 3.
- Работнов Т. А.* К биологии монокарпических многолетних луговых растений.— Бюл. МОИП. Отд. биол., 1964, т. 69, вып. 6.
- Работнов Т. А.* Об эколого-биологическом и ценотическом своеобразии видов на примере луговых растений. Естественные кормовые угодья СССР.— Труды МОИП, 1966, т. 27.
- Работнов Т. А.* Флюктуационная изменчивость фитоценозов.— В кн.: Материалы по динамике растительного покрова. Владимир, 1968.
- Работнов Т. А.* Некоторые вопросы изучения ценотических популяций.— Бюл. МОИП. Отд. биол., 1969, т. 74, вып. 1.
- Работнов Т. А.* Факторы устойчивости наземных фитоценозов.— Бюл. МОИП. Отд. биол., 1973, т. 78, вып. 4.
- Работнов Т. А.* Луговедение. Изд-во МГУ, 1974.
- Работнов Т. А.* О циклической изменчивости фитоценозов.— Экология, 1975, № 5.

- Раменский Л. Г. Введение в комплексное почвенно-геоботаническое исследование земель. М., Сельхозгиз, 1938.
- Раменский Л. Г., Чижиков О. Н., Цаценкин И. А., Антипин Н. А. Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову. М., Сельхозгиз, 1956.
- Ремезова Г. Л. Изменение травяного покрова в дубовом лесу в связи с возрастом древостоя.— Труды Ин-та леса АН СССР, 1957, т. 33.
- Ремезова Г. Л. Особенности развития травяного покрова дубравы.— Труды Воронеж. заповедника, 1961, вып. 13.
- Рожевиц Р. Ю. Род *Avenastrum*.— Флора СССР, т. 2. Л., Изд-во АН СССР, 1934.
- Рожевиц Р. Ю. Злаки. Л., Сельхозгиз, 1937.
- Рожевиц Р. Ю. Род *Avenastrum*.— Флора Ленинградской области, т. 1. Л., 1955.
- Рытова Н. Г. О морфогенезе овсяницы луговой (*Festuca pratensis* Huds.) в год посева.— Бот. журн., 1969, т. 54, № 5.
- Савич В. М. «Барбас». Наурзумские ковыльные степи Арало-Ишимского водораздела. Изв. СПб. бот. сада, 1914, т. 14, № 1—2.
- Сахаров М. И. Изменение лесного биогеоценоза в связи с возрастом древостоя.— Докл. АН СССР, 1948, т. 59, № 8.
- Сахаров М. И. О зависимости развития лесных растений от условий обитания.— В сб. науч. трудов Ин-та биологии АН БССР, вып. 11. Минск, 1951.
- Сахарова В. В. Опыт исследования травяного покрова в серии типов леса *Ti-liaosa*.— Труды Брянского лесохоз. ин-та, 1940, т. 4.
- Серебряков И. Г. О ритме сезонного развития растений подмосковных лесов.— Вестн. МГУ, 1947, № 6.
- Серебряков И. Г. Материалы по фенологии зарастающих вырубок подмосковных лесов.— Вестн. МГУ, 1949, № 6.
- Серебряков И. Г. Морфология вегетативных органов высших растений. М., «Советская наука», 1952.
- Скрябин М. П. Условия среды и взаимоотношения между древесными породами в Усманском бору в ходе последнего векового цикла.— В кн.: Колесания условий среды и влияние их на лес. Центральнoчерноземн. кн. изд-во, 1964 (Труды Воронеж. заповедника, вып. 14).
- Сочава В. Б. Пределы лесов в горах Ляпинского Урала.— Труды Бот. музея АН СССР, 1930, вып. 22.
- Смирнова О. В. Численность и возрастной состав популяций некоторых компонентов травяного покрова дубрав.— В кн.: Вопросы морфогенеза цветковых растений и строения их популяций. М., «Наука», 1968.
- Сукачев В. Н. Основные понятия лесной биогеоценологии.— Избранные труды, т. 1. Л., «Наука», 1972.
- Сукачев В. Н., Поплавская Г. И. Растительность Крымского госзаповедника.— В кн.: Крымский гос. заповедник, его природа, история и значение. М., Главная наука, 1927.
- Тимофеев-Ресовский Н. В., Яблоков А. А., Глотов Н. В. Очерк учения о популяции. М., «Наука», 1973.
- Уранов А. А. О методе Друдэ.— Бюл. МОИП. Отд. биол., 1935а, т. 44, вып. 1.
- Уранов А. А. О сопряженности компонентов растительного ценоза.— Учен. зап. фак. естествознания. МГПИ им. В. И. Ленина, 1935б, вып. 1.

- Уранов А. А. Количественное выражение межвидовых отношений в растительном сообществе.— Бюл. МОИП. Отд. биол., 1955, т. 60, вып. 3.
- Уранов А. А. Жизненное состояние вида в растительном сообществе.— Бюл. МОИП. Отд. биол., 1960, т. 64, вып. 3.
- Уранов А. А. Наблюдения на летней практике по ботанике. М., «Просвещение», 1964.
- Уранов А. А. Фитогенное поле.— В сб.: Проблемы современной ботаники, т. 2. М.— Л., «Наука», 1965.
- Уранов А. А. Предисловие.— В сб.: Вопросы морфогенеза цветковых растений и строения их популяций. М., «Наука», 1968а.
- Уранов А. А. К вопросу о сопряженности растений в фитоценозе.— В сб.: Вопросы морфогенеза цветковых растений и строения их популяций. М., «Наука», 1968б.
- Уранов А. А. Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов.— Науч. докл. высш. школы. Биол. науки, 1975, № 2.
- Уранов А. А., Михайлова Н. Ф. Из опыта изучения фитогенного поля *Stipa pennata* L.— Бюл. МОИП. Отд. биол., 1974, т. 79, вып. 5.
- Уранов А. А., Смирнова О. В. Классификация и основные черты развития популяций многолетних растений.— Бюл. МОИП. Отд. биол., 1969, т. 74, вып. 1.
- Фрей Т.-А.-Э. Некоторые математические и фитоценотические аспекты изучения характера размещений в фитоценозе.— Учен. зап. Тартуского ун-та, 1968, вып. 211.
- Ценопопуляции растений. М., «Наука», 1976.
- Часовенная А. А. К вопросу о взаимоотношениях между растениями в первых фазах их развития.— Учен. зап. ЛГУ. 1951, вып. 30. Сер. биол. наук, Геоботаника.
- Часовенная А. А. Взаимовлияние растений накапливающимися в их фазосферах органическими веществами.— Вестн. ЛГУ, 1959, № 15.
- Часовенная А. А. Фитонциды как фактор среды для высших растений.— В кн.: Фитонциды, их биологическая роль и значение для медицины и народного хозяйства. Киев, «Наукова думка», 1967.
- Чебураева А. Н. Онтогенез и возрастные группы овсеца Шелля.— Науч. докл. высш. школы. Биол. науки, 1973, № 2.
- Чебураева А. Н. Строение и динамика ценопопуляций овсецов Шелля и опушенного в северных степях. Канд. дис. М., 1976.
- Чепикова А. Р. О корневых выделениях многолетних трав.— Вестн. с.-х. науки, 1957, № 1.
- Чернобривенко С. И., Шаида В. И. К вопросу о химической биоценологии.— Докл. высш. школы. Биол. науки, 1969, № 2.
- Четвериков С. С. Волны жизни (из лепидекторологических наблюдений 1903 г.). Дневник зоол. отд. Имп. об-ва любителей естеств., этногр., 1905, т. 3, вып. 6.
- Чижикова В. А. О связи пятнистости травяного покрова дубравы с влажностью почвы и снежным покровом.— Учен. зап. ЛГУ, 1967а, № 331. Серия биол. наук, вып. 50.

- Чижикова В. А. О причинах неоднородности строения травяного покрова в дубовом лесу.— Бот. журн., 19676, т. 52, № 6.
- Шарашова В. С. Структура и ритмика травостоев мелководновинных степей и луго степей Тянь-Шаня. Фрунзе, «Илим», 1967.
- Шварц С. С. Популяционная структура биоценоза.— Изв. АН СССР. Сер. биол., 1971, № 4.
- Швырлева А. М. Эволюция растительного покрова темноцветных западин в двучленном комплексе.— Сов. ботаника, 1939, № 2.
- Шик М. М. Сезонное развитие травяного покрова дубрав.— Учен. зап. МГПИ им. В. И. Ленина, 1953, т. 73, вып. 2.
- Шорина Н. И. Жизненный цикл безвременника великолепного (*Colchicum speciosum* Stev.) в лесном и субальпийском поясах Западного Закавказья.— В кн.: Онтогенез и возрастной состав популяций цветковых растений. М., «Наука», 1967.
- Шорина Н. И. Особенности пространственного размещения разновозрастных особей в ценопопуляциях подснежника Воронова.— В кн.: Мозаичность растительных сообществ и ее динамика. Владимирский пед. ин-т, 1970.
- Ярошенко П. Д. Геоботаника. М.— Л., Изд-во АН СССР, 1961.
- Ярошенко П. Д. Сенокосы и пастбища Приморского края. М.— Л., Изд-во АН СССР, 1962.
- Cottam G., Curtis J. T., Catana A. J. Some sampling characteristics of a series of aggregated populations.— Ecology, 1957, v. 38, N 4.
- Davis T. A. W., Richards P. W. The vegetation of Moravelli Creek, British Guiana; an ecological study of limited area of tropical rain forest. Pt II.— J. Ecol., 1934, v. 22, N 1.
- Ellenberg H. Wiesen und Weiden und ihre standörtliche Bewertung.— Landwirtschaft. Pflanzensoziol., 1952, Bd 2.
- Harper J. L. Factors controlling plant numbers. The biology of weeds. Oxford, 1960.
- Holub J. Bemerkungen zur Taxonomie der Gattung *Helictotrichon* Bess.— In: Philipp Maximilian Opiz und seine Bedeutung für die Pflanzentaxonomie. Praha, 1958.
- Kershaw K. A. An investigation of the structure of a grassland community. I. The pattern of *Agrostis tenuis*.— J. Ecol., 1958, v. 46, N 3.
- Owen M., Harberd D. J. Vegetational pattern in a stable grassland community.— Ecology, 1970, v. 58, N 2.
- Pertulla U. Untersuchungen über die generative und vegetative Vermehrung der Blütenpflanzen in der Wald — Hainwiesen- und Hainfelsenvegetation.— Ann. Acad. scient. Fennica, b. 63, ser. A, 1941.
- Phillips M. E. Studies in the quantitative morphology and ecology of *Eriophorum angustifolium* Roth. II. Competition and dispersion.— J. Ecol., 1954, v. 42, N 1.
- Watt S. A. Pattern and process in the plant community.— J. Ecol., 1947, v. 35, N 1—2.
- Whittaker R. H. Communities and ecosystems. New York, Macmillan Co. 1970, 58 pp.

ОГЛАВЛЕНИЕ

ПРЕДИСЛОВИЕ	5
Глава I. ОСНОВНЫЕ ЧЕРТЫ ПРОСТРАНСТВЕННО-ВРЕМЕННОЙ ОРГАНИЗАЦИИ ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ	7
1. Вопросы изучения структуры фитоценозов и видовых ценопопуляций (<u>А. А. Уранов</u>)	8
2. Особенности пространственной структуры ценопопуляций некоторых видов растений (Н. М. Григорьева, Л. Б. Заугольнова, О. В. Смирнова)	20
3. Динамика ценопопуляций во времени	36
Погодичная динамика ценопопуляций некоторых видов песчаных степей Наурзумского заповедника (Л. Б. Заугольнова)	36
Погодичная динамика ценопопуляций овсеца Шелля в северных луговых степях (А. Н. Чебураева)	50
4. Динамика ценопопуляций на протяжении интервалов времени разного порядка на примере сныти (О. В. Смирнова)	57
Глава II. ВЗАИМООТНОШЕНИЯ ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ В ФИТОЦЕНОЗАХ	75
5. Взаимоотношения некоторых луговых растений (<u>А. А. Уранов</u> , И. М. Ермакова, Н. М. Григорьева, В. Н. Егорова, Л. А. Жукова, А. Р. Матвеев, Н. С. Сугоркина)	76
6. О характере взаимоотношений некоторых плотнoderновинных злаков (Н. Ф. Михайлова)	100
7. Анализ взаимоотношений некоторых луговых растений аллелопатическим методом (Л. А. Жукова, А. Г. Богданова)	108
ЗАДАЧИ И ПЕРСПЕКТИВЫ ЦЕНОПОПУЛЯЦИОННЫХ ИССЛЕДОВАНИЙ	121
ЛИТЕРАТУРА	125

ЦЕНОПОПУЛЯЦИИ РАСТЕНИЙ

Развитие и взаимоотношения

Утверждено к печати
Московским обществом испытателей природы

Редактор издательства Н. Д. Бабурина
Художник А. Г. Кобрин
Художественный редактор И. К. Капралова
Технические редакторы Э. Л. Кунина, А. П. Гусева
Корректоры Н. Г. Васильева, П. А. Пиряев

Сдано в набор 17/V 1977 г. Подписано к печати 8/VII 1977 г.
Формат 60×90^{1/16}. Бумага типографская № 1.
Усл. печ. л. 8,5. Уч.-изд. л. 8,9.
Тираж 2100. Т-10726. Тип. зак. 4580.
Цена 90 коп.

Издательство «Наука»
117485, Москва, В-485, Профсоюзная ул., д. 94а

2-я типография издательства «Наука»
121099, Москва, Г-99, Шубинский пер., 10

90 коп

