

Ю. А. ЗЛОБИН

ПРИНЦИПЫ И МЕТОДЫ ИЗУЧЕНИЯ ЦЕНОТИЧЕСКИХ ПОПУЛЯЦИЙ РАСТЕНИЙ

Учебно-методическое пособие



ИЗДАТЕЛЬСТВО
КАЗАНСКОГО УНИВЕРСИТЕТА
1989

Печатается по постановлению
Редакционно-издательского совета
Казанского университета

Научный редактор — проф. Е.Л.Любарский

Рецензенты: член-корр. АН УССР, проф. Ю.Р.Шелят-Сосонко,
проф. Л.Н.Алексеев

В пособии освещено современное состояние учения о ценоотических популяциях растений как компонентах растительных сообществ. Анализируются все основные популяционные параметры, необходимые для характеристики особенностей конкретных ценопопуляций. Большое внимание уделено методам изучения ценоотических популяций растений.

Для студентов биологических факультетов университетов, специализирующихся по фитоценологии, аспирантов биологического профиля и студентов педагогических и сельскохозяйственных институтов.

3 1906000000-070 62 - 90
075(02) - 89

ISBN 5-7464-0334-2

© Издательство
Казанского
университета,
1989

ВВЕДЕНИЕ

В отношении организации и функционирования живой материи могут быть сделаны два концептуальных обобщения — это ее дискретный характер, состоящий в неделимости элементарных единиц (особей), и наличие нескольких уровней интеграции биосистем. Элементами эко-системной интеграции последовательно выступают особь — ценоотическая популяция — вид — биоценоз — биосфера. Специфичность живой материи наиболее ярко проявляется на видовом уровне. Вид обладает генетической изоляцией (не скрещивается между собой), отличается морфологически и имеет самостоятельные ареалы. Виды участвуют в построении биоценозов в форме своих ценоотических популяций. В биосферных и геоботанических исследованиях популяции являются низшими биоценоотическими единицами.

В течение длительного времени растительные сообщества рассматривались как совокупность разных видов растений. В настоящее время фитоценозы чаще всего определяют как системы ценопопуляций видов растений. Подход к сообществам как совокупностям популяций выдвигает на первый план проблему познания сущности популяций, закономерностей их становления и развития, уровня адаптированности к условиям существования. Учение о ценопопуляциях становится полноценным разделом фитоценологии.

Общие представления о популяционном уровне организации живой материи складывались с начала XX века и расцениваются некоторыми современными биологами как одно из крупнейших достижений науки этого периода.

Основными направлениями в изучении ценоотических популяций растений являются исследования статуса особей как структурных элементов популяций; состава ценопопуляций — генетического, полового, возрастного и виталитетного; функциональных отношений в пределах ценопопуляций; адаптивных процессов на уровне популяций; классификации и типологии ценопопуляций; динамики популяций и межпопуляционных отношений.

В соответствии с этим выделилось несколько главных разделов учения о популяциях:

- популяционная генетика, которая изучает микроволуционный процесс на уровне популяций и их генетический полиморфизм;
- популяционная фитоценология, раскрывающая место популяций в фитоценозах, их адаптивную изменчивость и место в круговороте веществ и потоках энергии в экосистемах;
- популяционная фенетика, опирающаяся на дискретные вариации альтернативных признаков - фенотипов;
- популяционная морфология, которая изучает состав и динамику популяций на основе качественных и количественных морфологических признаков.

По определению О.Солбрига (1976), популяционная биология - это синтетическая дисциплина, направленная на изучение механизмов, управляющих ростом и репродукцией особей и популяций с целью предсказания их будущего состояния в нормальных и отклоняющихся условиях. Перед популяционной биологией стоит важная для народного хозяйства задача по разработке научно обоснованных методов мониторинга и прогнозирования состояния популяций растений в интересах рациональной эксплуатации природных ресурсов и их охраны. Метод популяционного анализа все в большей степени начинает занимать ключевое положение при решении многих крупных прикладных проблем сельского хозяйства, луговодства и лесоводства.

Глава I

ЦЕНОПОПУЛЯЦИИ КАК ПРИРОДНАЯ ЦЕЛОСТНОСТЬ

В общекологической литературе под популяцией понимают группу взаимодействующих индивидуумов, принадлежащих к одному виду. В зависимости от конкретного направления исследований понятие популяции может быть сужено и уточнено. Основными категориями популяций тогда могут быть популяции генетические, локальные, ценогенетические.

Категории популяций

С точки зрения генетики, взаимодействие - это обмен генетическим материалом, идущий при размножении. Свободное скрещивание (панмиксия) обеспечивает равенство вероятностей скрещивания каждой особи популяции с любыми другими особями и служит, таким образом, характерным признаком генетической, или менделевской популяции. Генетическая популяция может быть определена как группа свободно скрещивающихся особей, занимающих определенную территорию и характеризующихся одинаковыми наследственными признаками в силу общего генофонда. Основными методами оценки генетической целостности таких популяций является культивирование особей в однородных условиях, так называемые "анализирующие" приемы выращивания растений, электрофоретический анализ ферментного состава (изоцим-полиморфизм), исследование хромосом, анализ потомства, дисперсионный анализ количественных морфологических признаков и некоторые другие приемы.

Панмиксией определяется способ репродукции особей популяции, объем популяции и размер занимаемой ею территории. Особенно важны эти ограничения для растительных организмов, у которых зачастую отсутствует самостерильность, а разнос пыльцы не имеет случайного характера. Генетические популяции являются элементами структуры вида и выступают как единицы эволюционного процесса.

В экологических исследованиях оказывается более целесообразным выделять так называемых локальных популяций, для которых не обязательна панмиксия. Локальная популяция - это просто сово-

купность особей одного вида, занимающая определенную территорию. Понятие локальных популяций широко используется в зоологической литературе.

В исследованиях по фитоценологии принято выделять популяции с учетом организации растительного покрова, элементами которого они являются. Впервые этот принципиально важный подход в 1950 г. реализовал Т.А. Работнов. В дальнейшем он получил широкое распространение. Под ценоценоцической популяцией понимают совокупность особей вида, находящуюся в пределах контура определенного фитоценоза. Иногда к этому добавляют указание на разнородность возрастного и жизненного состояния особей этой совокупности. В рамках такого определения ценоценоцическая популяция не совпадает с локальной, отличаясь от нее приуроченностью к конкретному фитоценозу, и не тождественна менделевской, поскольку не предусматривает обязательности генетической однородности.

Действительно, для ценопопуляций прежде всего неосуществима общая панмиксия. По многим данным, скрещивание растений охватывает лишь группы особей численностью от ста до нескольких сотен экземпляров, которые находятся в близком соседстве, составляющем по радиусу несколько десятков или несколько сотен метров. Сужают размеры менделевских популяций сравнительно небольшие расстояния, на которые в типичных условиях разносятся семена. Так, для большинства видов древесных пород США скорость разноса семян составляет 116 - 149 см/с, а дальность - всего 600 м. Ограничивают панмиксию и расстояния, на которые фактически разносятся пыльца. Крут опылительной деятельности пчелы, например, не превышает 25 м. Даже у анемофильных древесных пород с их потенциально огромными расстояниями разноса пыльцы взаимное опыление охватывает особи в радиусе всего 40 м. Таким образом, реальный поток генов ограничивается ближайшими соседями, которыми у трав являются особи, удаленные друг от друга не более чем на 2 - 4 м.

Стремясь сохранить прежнее понимание менделевской популяции как довольно крупной по объему, отдельные специалисты предлагают выделять в пределах популяций группы особей, объединенных отношениями соседства. Объемы таких соседств невелики. У *Phlox pilosa* до 282, у *Liatris cylindracea* - 165 особей. Взаимное наложение соседств приводит к тому, что конкретная особь может быть членом сразу нескольких соседств, что обеспечивает общий для менделевской популяции поток генов.

Хотя в современной генетике проблема оценки размеров менделевских популяций у растений остается одной из наиболее дискуссионных, ясно, что в силу локализованности масштабов панмиксии ценоценоцические популяции будут по размеру во многих случаях больше менделевских популяций. Из-за невозможности оперативного выделения в полевых условиях генетического состава популяций фитоценологи вообще игнорируют этот вопрос. Для них оказывается более важным одинаковый характер фенотипических реакций особей в ответ на экологические воздействия сходного типа.

При сопоставлении менделевских и ценоценоцических популяций выявляется еще одно отличие между ними. Каждая менделевская популяция обладает уникальным набором генов и поэтому принципиально неповторима. Ценопопуляции же повторяются при повторении ценоценоцических условий.

Фитоценоз - понятие как синтаксономическое, так и хорологиическое. Ценопопуляция при синтаксономическом понимании ее объема будет охватывать все особи, находящиеся в пределах определенных синтаксонов растительного покрова. При хорологическом подходе ценопопуляция будет включать в себя лишь особи, приуроченные к тому или иному территориальному выделу данной синтаксономической единицы. Далеко не все, работающие с ценоценоцическими популяциями, учитывают этот аспект проблемы. Материалом для некоторых исследований служат случайные выборки особей из фрагментов фитоценозов, которые не обладают репрезентативностью по отношению к конкретным ценоценоцическим популяциям, взятым в их полном объеме.

Суммируя рассмотренные выше соображения, ценопопуляцию можно определить как закономерно повторяющуюся, занимающую определенную территорию совокупность особей одного вида, которая находится в пределах того или иного синтаксона, формируется под воздействием однородных фитоценоцических условий и одинаково на них реагирует.

Специфические особенности популяций растений

Учение о популяциях достигло таких успехов, что популяционные подходы и методы стали обычными для многих работ в области ботаники, зоологии и экологии. Но ценоценоцические популяции растений отличаются рядом специфических особенностей. Это требует четкого разграничения как общей методологии, так и конкретных попу-

ляционных методов исследования, допустимых к применению в зооло-
гии и ботанике.

В силу подвижности особей у подавляющего большинства видов
животных адаптации обеспечиваются перемещением особей и сменой
типа их поведения при сохранении относительной равноразмерности
взрослых организмов данного вида.

У растений поведенческие реакции такого типа полностью отсут-
ствуют. Адаптация популяций растений к условиям обитания достига-
ется принципиально иным путем - за счет изменения динамики роста
особей, уменьшения или увеличения числа метамеров в них и смены
характера анатомо-морфологических структур надземной и подземной
частей, существенной разницы их размеров в генеративном состоя-
нии. В основе регулирования плотности популяций животных лежат
иммиграция и эмиграция растений - механизмы, контролирующие про-
растание семян, равноразмерность особей и их смертность. Здесь
при переходе от одного царства к другому наблюдается своеобразное
замещение этологических реакций животных морфогенетическими явле-
ниями у растений.

Самобытность учения о ценопопуляциях растений определяется
многими принципиальными отличиями растений от животных, отлича-
ми, которые далеко не всегда учитываются, и приводят к неадеква-
тному переносу методов демографии, разработанных зоологами, в бо-
танические исследования. С точки зрения анализа популяций, наибо-
лее важны их особенности, приведенные в таблице I, из которой ви-
дно, что в целом в связи с биологическим своеобразием зеленых ав-
тотрофных растений законы существования популяций растений не эк-
вивалентны законам существования популяций животных. Целый ряд
экологических теорий, рассматриваемых как всеобщие, фактически
неприложим к популяциям растений.

На первых порах круг популяционных исследований ограничивал-
ся многолетними травами. В настоящее время показана безусловная
полезность ценопопуляционного подхода при изучении однолетних
растений, растений с вегетативным размножением, деревьев, куста-
рников.

В качестве структурных элементов ценопопуляций выступают
особи растений. При этом особи подразделяются на генеты и раметы.
Генетами называют особи растений генеративного происхождения, т.е.
формирующиеся из семян. Раметы - это скорененные, полностью или
частично физиологически самостоятельные части генета, возникающие

Т а б л и ц а I

Сопоставительная характеристика растительных и животных
организмов

Растения	Животные
Границы особей не всегда чет- ко определены; в качестве са- мостоятельных компонентов по- пуляций выступают как генеты, так и раметы	Границы особей четко опреде- лены
Имеют, как правило, неограни- ченный рост, сохраняют мерис- темы в течение всей жизни, об- ладают модулярной структурой	Завершают рост к фазе репро- дуктивной зрелости или рань- ше
В данном возрасте особи мо- гут сильно отличаться друг от друга по размеру	В данном возрасте особи име- ют относительно одинаковый размер
Плотность популяции сохраня- ется на протяжении периода существования складывающих ее особей, меняясь только за счет рождаемости и смертности	Плотность популяции флукту- ирует по времени за счет ми- грации особей
Факторы, обусловленные плот- ностью популяции, по-разному влияют на разные особи, так как последние имеют неодина- ковые размеры и отличаются экологическими нишами	Факторы, обусловленные плот- ностью популяции, влияют на все особи данной возрастной группы одинаково
В связи с неподвижностью рас- тений для них велико значение онтогенетических адаптаций к экологическим и ценогенетическим факторам	Способность к миграции поз- воляет животным избегать не- благоприятных местобитаний, не прибегая к морфогенети- ческим адаптивным механизмам

в процессе вегетативного размножения. Раметы в зависимости от
жизненной формы растения в отечественной литературе называют пар-
циальными кустами. При широкой распространенности вегетативного
размножения именно раметы у многих видов растений являются счет-
ными единицами при исследовании популяций.

Популяции не могут рассматриваться как простые смеси из осо-
бей. В популяциях особи связаны между собой определенными законо-

мерными взаимоотношениями и выполняют как интрапопуляционные, так и интерпопуляционные функции.

Популяции растений обладают системными свойствами. На основе системного подхода их следует рассматривать как подсистему фитоценоза. При системном анализе ценопопуляций первостепенный интерес представляет выделение таких их особенностей, как сложности состава, состоящей в характере набора элементов (особей) в ценопопуляции и особенностях связей между ними с учетом плотности сети связей элементов: разнообразия, определяемого качественной неоднородностью элементов в пределах ценопопуляций; целостности, обеспечивающей внутреннюю организованность и взаимозависимость элементов с подразделением ее на структурную и функциональную целостности, и, наконец, устойчивости, проявляющейся в сохраняемости ценопопуляций при воздействии на них неблагоприятных факторов. В соответствии с принципом оптимальности популяции как биосистемы организованы таким образом, что при воздействии на них неблагоприятных факторов степень их перестройки оказывается наименьшей.

Сами ценопопуляции в свою очередь могут подразделяться на подсистемы, что обуславливается структурной и функциональной неоднородностью их состава. Еще Г.Коли (1979, с.11) писал, что приходится отказаться от нереалистического предположения о тождественности всех особей в популяции. Выявление в пределах ценопопуляции качественной неоднородности особей позволяет выделить в составе популяции определенные группы особей (блоки), которые и выступают в качестве подсистем популяции. Их можно называть субценопопуляциями. Основными подсистемами ценопопуляций являются следующие группы: а) половые у двудомных растений, включающие в себя особи одного пола, б) возрастные — в состав которых входят особи одного возрастного состояния, в) виталитетные — объединяющие особи одинакового жизненного состояния. Подсистемы ценопопуляций связываются определенными функциональными отношениями, что и обеспечивает их сохраняемость в фитоценозах. "В природе бывает выгодной и разноразмерность особей в экологической популяции и неравномерность их развития", — отмечала Е.Н.Синская (1961, с.35). Соглашались с этим и все современные авторы.

Сведения о составе популяций приводятся в виде перечней с указанием количества или соотношения (частоты встречаемости) особей разных категорий. Применяются и гистограммы, отражающие эти соотношения. Набор разнородных элементов популяции называют ее

спектром. Раскрытие состава (спектра) ценопопуляции является одной из важнейших задач, решаемой при популяционных исследованиях. Для любой ценопопуляции могут быть построены три типа спектров: а) спектр форм генетического полиморфизма, б) возрастных состояний особей, в) виталитетного состояния особей.

Каждая ценопопуляция включает в себя сложную иерархию качественно неравноценных особей. При этом возрастные спектры имеют ценность только в случае их построения для генетически достаточно однородных совокупностей особей, а спектры дифференциации размерности особей и их виталитета имеют смысл только для групп, находящихся в одном возрастном состоянии.

Системные свойства ценопопуляций проявляются в эмергентности, т.е. способности формировать на каждом новом, более высоком уровне организации свойства и качества, отсутствующие на низких уровнях. Так, например, на уровне особей фундаментальным их свойством выступает продуктивность, а на уровне популяции ей на смену приходит урожайность. Если наибольшая продуктивность наблюдается у особей максимальной жизнеспособности, то наивысшая урожайность как выход органического вещества с единицы площади популяционного поля не отвечает состоянию наивысшего виталитета каждой особи. В зависимости от плотности популяции максимизация урожая достигается при разных типах виталитетных спектров популяций.

Для популяций растений характерен высокий динамизм. Организация и свойства ценопопуляций изменчивы как во времени, так и в пространстве. При этом термин "поведение" используется для обозначения любых изменений популяции, происходящих под действием внутренних механизмов или внешних воздействий (Хайлов, Парчевский, 1983).

По уровню организованности ценопопуляции подразделяются на полночленные и неполночленные. Это подразделение прежде всего применяется при анализе полового и возрастного состава популяций. Отсутствие в популяции какой-то хотя бы одной из ее групп (например, женских особей в случае двудомности растений) является свидетельством неполноценности популяции.

Вопрос о границах популяций мало изучен. Существует мнение, что границы популяций просто совпадают с границами биогеоценозов. Но при этом нельзя упускать из внимания, о какой категории популяций идет речь. Реализация общей панмиксии для конкретной видовой популяции в пределах биогеоценоза пока никак не доказана.

Границы менделевских популяций, безусловно, связаны с размерами соседств, для которых поток генов доказуем. Проще решается проблема границ ценоотических популяций: они совпадают с границами фитоценоза. Границы локальных популяций устанавливают произвольно, соотносясь с границами элементов ландшафта.

Любое исследование в области ценопопуляционной биологии может быть результативным лишь в случае четкой его привязанности к крупномасштабным геоботаническим картам, содержащим необходимую информацию о синтаксонах региона и их территориальном положении. Тогда границы ценоотических популяций легко определяются с опорой на границы соответствующих синтаксонов.

Ценопопуляции растений различаются по своему происхождению. Некоторые из них возникают естественным путем и обладают свойством самоподдерживания. Другие популяции, составляющие культурфитоценозы, создаются человеком. Разница между естественными и искусственными ценопопуляциями состоит не только в способе их возникновения. У последних, как правило, ежегодно отчуждается часть фитомассы, и поэтому их ценоотическая роль по сравнению с естественными ценопопуляциями изменена. В частности, они вносят меньший вклад в накопление гумуса в экосистемах.

Б.М.Миркин (1981) полагает, что ценопопуляции переходят одна в другую постепенно. Такая точка зрения соответствует концепции континуума растительности. Но имеющиеся в настоящее время, хотя и немногочисленные, фактические данные о составе ценопопуляций показывают, что постепенность перехода от одной ценопопуляции к другой меньшая, чем постепенность перехода от одного фитоценоза к другому.

При анализе ценопопуляций их можно ординировать вдоль ведущего эколого-ценоотического градиента. В этом случае ценопопуляции, располагающиеся по концам градиента, называют краевыми.

Основные методологические требования к изучению ценопопуляций, вытекающие из их системных свойств, были сформулированы в 1975 г. Е.Л.Любарским. Они состоят в реализации принципа терминологической ясности, получении репрезентативных выборок, раскрывающих все категории структуры популяций и обработки материала в соответствии с принципом максимальной естественности статистического анализа.

ЭКОТОП И ЦЕНОТИЧЕСКИЕ ПОПУЛЯЦИИ

Процессы жизнедеятельности растений обеспечиваются экологическими факторами, совокупность которых составляет среду обитания живых организмов — экотоп. Под экологическими факторами понимают те составляющие внешней среды, которые оказывают прямое или косвенное влияние на особи популяций растений и характер их отношений между собой. Полезно подразделение экологических факторов на делимые и неделимые. Первые, называемые ресурсами, в процессе существования популяции расходуются и пополняются. Это элементы минерального питания, вода и т.п. Вторые, именуемые условиями, прямо не потребляются растениями, но создают необходимый фон для процессов жизнедеятельности. К ним относятся температура, ветер, механический состав почвы, ее pH и т.п.

Универсальная классификация факторов экологической среды еще не разработана. Наиболее рационально ее представить в виде схемы, предложенной Е.Л.Любарским (1976) (табл.2). Она позволяет доста-

Т а б л и ц а 2
Классификация абиотических экологических факторов

Код	Факторы
Э	I. Энергетические
ЭР	1. Радиационные
ЭТ	2. Колебательные (тепловые)
ЭП	3. Физических полей (гравитационные)
ЭХ	4. Химико-энергетические
ЭМ	5. Механические
В	II. Вещественные
ВВ	1. Вода
ВМ	2. Элементы минерального питания
ВУ	3. Углекислый газ
ВО	4. Органические вещества

точно четко определять положение отдельных факторов и вести их кодирование.

Общая пригодность экологической среды для жизнедеятельности растений зависит не только от количества ресурсов и наличия подходящих условий. Она обусловлена также стабильностью ресурсов и условий. Флуктуации среды обитания подразделяют на закономерные сезонные, регулярные непредсказуемые и редкие случайные. Сезонные флуктуации приводят к выработке у растений специальных приспособлений к их перенесению. Более опасны нерегулярные флуктуации, которые могут глубоко воздействовать на количественные и качественные параметры популяций и вызывать их резкие изменения.

Ценопопуляции как элементы фитоценозов находятся под влиянием общего зонального климата. Специфически видоизмененные климатические параметры в пределах отдельного растительного сообщества обычно понимают как "климат урочища" (Блутген, 1972). Самая низшая единица при таком делении — это микроклимат, регистрируемый в качестве локальных вариаций климатических показателей как по вертикали, так и по горизонтали в пределах каждого самостоятельного синтаксона.

Окружающая среда в отношении к конкретной ценопопуляции в определенной ее части выступает как сфера использования ресурсов и восприятия условий. Но в результате воздействия самих особей на среду, осуществляемого в процессе их жизнедеятельности, в экологической среде формируются области метаморфизирующего действия на факторы жизни растений самого растительного покрова. Это явление в 1930 г. Г.Н.Высоцкий назвал пертиненцией. Пертиненция существенно меняет световой режим, теплообмен, влажность, свойства почвы, газовый состав атмосферы в местах обитания ценопопуляций. Ключевая роль при этом принадлежит мощным средообразователям — эдификаторам. Средообразующая роль ассектаторов невелика, но сочетания ассектаторов подчас могут обладать достаточно мощным средообразующим действием.

Роль отдельных особей растений в сложении и изменении свойств экотопа известна давно. Еще в 1914 г. Дж.Негри (G.Negri, 1914) в работе, которая была повторно переиздана в 1970 г., предложил для объема экологического пространства, изменяемого в процессе жизнедеятельности отдельной особи, название "экоид". А.А.Уранов (1965) называл его фитогенным полем. Т.А.Работнов (1984) предпо-

читает пользоваться выражением "сфера средообразующего воздействия".

А.А.Уранов вскрыл основные особенности экологической среды в пределах фитогенных полей. Каждое фитогенное поле имеет центр, совпадающий с положением самой особи растения. По отношению к этой особи фитогенное поле запредельно как в надземной, так и в подземной сфере. По радиусу параметры среды в фитогенном поле то плавно, то скачкообразно меняются. Оно в силу этого оказывается как бы мозаичным. Размеры и свойства фитогенных полей изменчивы во времени. Эта изменчивость создается за счет сезонного перераспределения активно растущих частей растений и онтогенетически обусловленной ритмики физиологических процессов.

Если мозаику экологической среды в пределах конкретного фитогенного поля рассматривать как мозаику I порядка, то наложение фитогенных полей друг на друга и их изменчивость во времени создает в сообществе мозаику II порядка.

Ценотические популяции растений — создатели экологической среды сообщества, и одновременно они же складываются и существуют под влиянием этой среды. Положение конкретной популяции в экологическом пространстве определяют как экологическую нишу. Понятия "экологическая ниша" и "местообитание" выражены одинаково — в параметрах экологической среды. Но между ними есть отличие. Экологическая ниша характеризует видовые популяции, а местообитание — среду, в которой могут расти и другие виды.

В определенном смысле слова экологическая ниша — понятие абстрактное. Если представить себе каждый жизненно важный для растений экологический фактор как ось, то совокупность таких осей составит многомерное экологическое гиперпространство. Г.Хатчинсон (Hutchinson, 1957), который в 1944 г. ввел понятие об экологической нише, в 1957 г. предложил различать фундаментальную экологическую нишу как часть этого гиперпространства, в которой особи данного вида могут существовать, и реализованную экологическую нишу, соответствующую той части экологического гиперпространства, в которой реально размещается популяция вида. За счет конкурентных отношений с другими популяциями реализованная экологическая ниша всегда меньше, чем фундаментальная. Разница между размером фундаментальной и реализованной экологическими нишами, таким образом, может служить мерой для оценки роли межвидовой конкуренции в сложении растительного покрова.

Межпопуляционные отношения определяются координатами экологических ниш взаимодействующих видов. Здесь возможно несколько вариантов: а) полное несовпадение ниш, б) частичное их перекрытие, в) полное наложение друг на друга.

Совокупность всех внешних факторов, т.е. осей экологического гиперпространства, которые необходимы для жизнедеятельности растений, составляет экотоп, или, как его иногда называют, биотоп. Иногда эти термины используют и в более узком смысле для обозначения координат положения данной экологической ниши в общем гиперпространстве факторов жизни растений.

Существенной особенностью экотопа в границах обитания ценопопуляций является гетерогенность в пространстве и флуктуирование во времени. Важным следствием этого оказывается неравноценность микростообитаний, в которых размещаются особи данной популяции. В этом смысле достаточно представительная выборка особей из той или иной популяции будет отражать уровень гетерогенности экотопа.

Среда обитаний популяций отличается не только динамикой, вызываемой естественными причинами, но и меняется под влиянием деятельности человека. Антропогенез существенно трансформирует экотопы. Как правило, местообитания становятся суше, в них возрастает доля ранее чуждых им веществ (антропогенное загрязнение). Пятнистость, мозаичность экотопа уменьшается, среда обитания делается более однородной, а повременные изменения ряда важных ресурсов и условий жизни растений становятся более резкими.

Экологические факторы могут быть упорядочены по нарастанию или убыванию их значений и тогда формируют экологический градиент. Если вдоль экологического градиента закономерно меняются значения только какого-то одного фактора (например, влажности почвы), то такой градиент называют элементарным. Обычно исследователь имеет дело с комплексными экологическими градиентами, вдоль которых меняются значения целого ряда экологических факторов. Метод анализа ценопопуляций на экологических градиентах занимает одно из центральных мест в демографии растений.

Конкретная ценопопуляция по отношению к тому или иному экологическому градиенту может характеризоваться рядом параметров: а) общим интервалом толерантности по отношению к данному экологическому фактору, б) положением оптимума, соответствующего тем значениям фактора, при которых основные популяционные характеристики (фитомасса особей, репродукция, плотность и т.п.) имеют мак-

симальное значение, в) уровне реагирования на данный экологический фактор в сравнении с реагированием на другие факторы. В таблице 3 приведены данные, характеризующие изменения популяционных параметров четырех видов эфемероидов широколиственного леса по

Т а б л и ц а 3

Плотность особей (шт/м², числитель) и запас фитомассы (г/м², знаменатель) эфемероидов по градиенту рекреации

Вид	Ступени рекреации			
	I	II	III	IV
<i>Scilla sibirica</i>	<u>45.6</u> 244,0	<u>23.1</u> 100,3	<u>49.1</u> 161,5	<u>5.0</u> 7,3
<i>Corydalis solida</i>	<u>35.1</u> 97,9	<u>5.8</u> 15,3	<u>15.2</u> 45,0	<u>25.5</u> 54,2
<i>Gagea lutea</i>	<u>13.5</u> 17,4	<u>7.7</u> 11,7	<u>2.9</u> 5,2	<u>2.3</u> 2,6
<i>Anemone ranunculoides</i>	<u>59.4</u> 112,3	<u>55.1</u> 72,2	<u>0.3</u> 0,4	<u>17.4</u> 17,6

градиенту рекреации. Видно, что толерантность разных видов к рекреационным нагрузкам неодинакова, хотя у всех эфемероидов наблюдается снижение плотности популяций и формирование их из мелкозерных особей. Более устойчивой к нагрузкам рекреации оказалась *Corydalis solida*, хотя эколого-ценотический оптимум всех изученных видов приходился на заповедный широколиственный лес.

Необходимо подчеркнуть, что в связи с выраженным взаимодействием экологических факторов популяционное реагирование может существенно меняться в зависимости от того, на каком общем экологическом фоне развернут данный экологический градиент.

Для каждой видовой популяции отношение ее к экологическим факторам отвечает правилу экологической индивидуальности видов растений, сформулированному Л.Г.Раменским (1924). Современные исследователи вкладывают в правило экологической индивидуальности

видов растений глубокое содержание, полагая, что оно отражает не одинаковую потребность популяций разных видов растений в экологических ресурсах и условиях; разную степень их использования; неодинаковость амплитуд условий среды, в которых обитают популяции разных видов растений; разную способность видов изменять среду в результате жизнедеятельности; изменение типов взаимоотношений между популяциями разных видов растений при смене экологической обстановки. В результате реализации вышеперечисленных обстоятельств каждая видовая популяция ведет себя на экологических градиентах индивидуально, специфически.

Специфичность проявляется не только на уровне видов растений. Специфичность реагирования на экологические факторы обнаруживается как на уровне популяционных параметров, так и на уровне признаков (особенно количественных) отдельных особей растений. Этот феномен можно назвать признакоспецифичностью. Она заключается в том, что для отдельных самостоятельных признаков популяции (плотность, запас фитомассы на единицу поверхности и др.) и особей (размер фитомассы особи, листовой поверхности, показатели репродукции и др.) положения максимальной выраженности на экологическом градиенте не совпадают.

Так, на том же градиенте рекреации (рис. I) у *Corydalis solida* общая фитомасса и длина особей снижались, фитомасса генеративных органов была неизменной, а число цветков в расчете на одну особь даже увеличивалось. Это означает, что нахождение экологического оптимума невозможно осуществлять по случайно выбранным параметрам или признакам растений. Предварительно из общего их числа необходимо выделить ключевые, биологически наиболее информативные параметры и признаки, и анализ отношения особей и популяций к экологическим факторам вести на основе их комплекса.

Сами по себе экологические факторы неравнозначны для жизни растений, статуса их популяций и межпопуляционных отношений. На первом месте здесь стоят факторы, обеспечивающие процессы роста и продуктивности растений: световая энергия, элементы минерального питания, вода. Являясь делимыми, они чаще всего выступают в качестве лимитирующих для сосуществования популяций. Для исхода внутри- и межпопуляционных отношений в равной мере важны доступность этих ресурсов, и их качество. Особи растений по-разному ведут себя в пространстве этих факторов: имея разный уровень избирательности в поглощении ресурсов, видовые популяции при про-

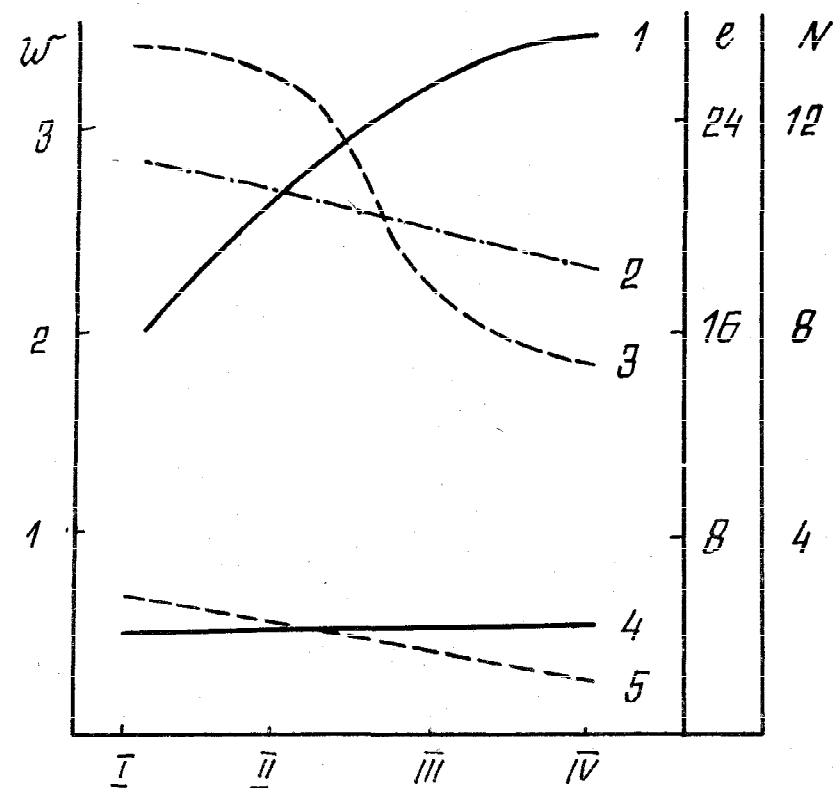


Рис. I. Изменения отдельных параметров морфогенеза кохлатки плотной по ступеням рекреации (I - IV): 1 - число цветков на особь, 2 - общая фитомасса особи, 3 - длина побега, 4 - фитомасса генеративных органов, 5 - фитомасса листьев

чих равных условиях именно из-за разного уровня избирательности неодинаково на них реагируют. Так, нами совместно с И.Б. Сухим (Злобин, Сухой, 1986) показано, что при равной доступности монохроматического света в области ФАР листья видовых популяций древесных растений, их подроста и трав в широколиственных лесах четко подразделяются на несколько групп (кластеров), у которых в связи с особенностями структуры листьев отражение ФАР в области красных лучей варьирует от 3,9 % (*Aegorodium podagraria*) до 12,4

(*Gagea lutea*). Наблюдались отличия в оптических свойствах листьев разных особей одной и той же видовой популяции, связанные с их виталитетной неравноценностью.

Любые экологические факторы воспринимаются растениями по-разному в зависимости от их дозы. Здесь выделяют уровни минимума, оптимума и максимума. Обеспеченность основными ресурсами существенно изменяет устойчивость растений к неблагоприятным факторам, сказывается на связях растений с насекомыми-опылителями, фитофагами, патогенными микроорганизмами и грибами.

Общие условия среды обитания влияют на популяции путем изменения потребности в ресурсах и перераспределения их между популяциями разных видов растений и внутрипопуляционными группировками растений. Здесь немаловажны температура (и особенно суточные температурные контрасты), свойства почвы (механический состав, pH и др.), ветер.

Вслед за И.А.Шиловым (1985) можно различать два типа приспособлений живых организмов к среде обитания. Первый основан на толерантности и заключается в способности сохранять жизнеспособность и основы функционирования при действии неблагоприятных условий. Второй базируется на активных приспособительных реакциях, когда за счет изменения типа метаболизма, характера роста и способов формообразования организм сохраняет свой статус в стрессовой среде.

Реальных фактов зависимости популяций от истощения ресурсов не так много. В большей степени оказываются важными условия среды обитания и положение популяции в общих трофических связях экосистемы.

При анализе взаимоотношений экотопа и популяций следует иметь в виду, что разные особи одной и той же популяции могут фактически обитать в разных условиях, иметь несовпадающие фундаментальные и реализованные экологические ниши. Это определяется как сменой эколого-биологических свойств организма по мере прохождения им этапов онтогенеза, так и простым несовпадением размерности особей. Так, теневыносливость мелкого подростка, жердяка и взрослых особей сосны не совпадает сама по себе, а мелкий подрост реализует свои жизненные функции совсем в ином экологическом пространстве, чем взрослые деревья. У травянистых растений такие расхождения кажутся менее существенными, но для судьбы отдельных особей они могут иметь решающее значение. Рассматриваемые обычно

экологические связи видов растений справедливы лишь в грубом при-
ближении. Каждая возрастная и размерная группа особей популяции имеет собственную специфическую для нее реализованную экологическую нишу.

В воздействии на ценопопуляции со стороны экотопа можно установить два основных аспекта: а) воздействия, нивелирующие внутрипопуляционную изменчивость и выравнивающие особи по их основным признакам, б) воздействия, дифференцирующие особи популяций на группы, отличающиеся теми или иными признаками. Такое деление экологических режимов на нивелирующие и дифференцирующие должно в перспективе получить центральное место в популяционных исследованиях.

Более детально расчленил действие экологических факторов на растения Е.Л.Либарский (1976). На уровне особей он выделяет мутагенные, физиологические и морфогенетические воздействия, а на уровне популяций — регулирующие численность, отображающие и дифференцирующие, распределяющие.

У самих популяций в отношении экотопа раскрываются два свойства: устойчивость как способность противостоять стрессовым воздействиям без существенного изменения популяционных параметров, и адаптация как путь изменений на уровне особей и популяций, компенсирующий неблагоприятные воздействия.

Глава 3

ОСОБИ РАСТЕНИЙ — ЭЛЕМЕНТЫ ЦЕНОПОПУЛЯЦИИ

Ценопопуляции складываются из особей растений. Оценка статуса особей, их особенностей и свойств, их функциональных связей является исходной основой любого исследования в области популяционной биологии. "Отдельная особь отражает историю всей популяции", — подчеркивал И.И.Шмальгаузен (1968, с.181). К этому можно добавить, что анализ особей раскрывает возможные будущие состояния популяций и, следовательно, лежит в основе прогноза популяционных явлений.

Признаки морфогенеза особей

Любая особь растений характеризуется определенным набором признаков, которые выступают в качестве параметров ее морфологического статуса. В качестве морфологического признака у особей растений выступает любая "поддающаяся сравнению структурная особенность организма как компонента фенотипа" (Паавер, 1976, с.168).

Параметры морфогенеза информативно неравноценны в связи с их разным биологическим смысловым содержанием. Некоторые из них имеют очевидную адаптивную ценность для выживания и репродукции вида, другие (по крайней мере, в первом приближении) в этом отношении нейтральны. Выделение этой второй группы признаков пока остается субъективным. Например, у *Anemone coronaria* имеется раса с фиолетовыми цветками. Экологический смысл наличия у этой расы пигментов цианидина и дельфинидина оставался неизвестным, пока Ра-вен (Raven, 1979) не показал, что эти пигменты образуют хелаты с металлами, тем самым обезвреживают их и позволяют этой расе занимать почвы, богатые тяжелыми металлами. В другом случае у лука наличие антоциана в его луковицах оказалось скоррелированным с устойчивостью к ряду фитопатогенов. Таким образом, при более углубленных исследованиях подчас открывается приспособительный смысл признаков, которые долго казались нейтральными. К тому же некоторые такие нейтральные признаки могут оставаться действительно нейтральными в обычных условиях существования популяции, но выступают как адаптивные в стрессовых ситуациях, создавая резервный запас прочности. "Структура может какое-то время существовать, не функционируя", — отмечал А.К.Скворцов (1979, с.107).

Выявление биологически и экологически информативных показателей при оценке особей как компонентов ценопопуляций — одна из важнейших и мало разработанных проблем в учении о ценопопуляциях. Для установления информативного набора признаков, который может дать содержательную оценку статусу особи, необходима еще значительная дополнительная работа.

Совокупность всех признаков особи составляет ее фенотип. Фенотипом называют совокупность всех внешних и внутренних структур и функций организма, которая может быть описана морфологическими, анатомическими, физиологическими и биохимическими методами. Признаки могут быть подразделены на качественные (например, присут-

ствие на растении цветков, наличие в стебле вторичных анатомических структур и т.п.) и количественные, учитывающие число метамеров или структур у растений (например, число цветков на растении, число листьев, размер листовой поверхности и т.п.), а также размерность и массу тела растения и его отдельных частей. Количественные признаки обычно называют параметрами, а их учет — морфометрией.

Качественные и количественные признаки особей оказываются полезными в разных отраслях популяционной биологии. На качественные признаки в основном опирается популяционная фенетика, изучающая внутреннюю изменчивость популяций по фенам — элементарным дискретным неделимым признакам, и фенетический состав популяций. На качественных признаках базируется также выделение возрастных состояний растений и анализ возрастных спектров популяций. Количественные признаки более полезны при исследовании онтогенетических адаптаций, при оценке жизненного состояния особей и построении виталитетных спектров популяций.

Морфометрические методы в ценопопуляционных исследованиях

В ценопопуляционных исследованиях экологической направленности наиболее информативны признаки, отражающие адаптацию организмов к среде обитания, фитоценотической обстановке и плотности популяции, а также признаки, обеспечивающие экологическую стабилизированность особей растений. По своей сущности большинство таких признаков связано с ростовыми процессами растений. Рост — один из важнейших показателей состояния растительного организма. Учет показателей роста наиболее полно раскрывает морфогенез особи как процесс возникновения ее формы, ее морфологический статус на любой момент времени и положение в ценопопуляции. Тем не менее анализ ростовых параметров еще не занимает подобающего места в ценопопуляционных исследованиях.

Основы морфометрического метода были заложены в работах Блекмана (Blackman, 1919). Значительный вклад в них внесли исследования С.Гудвила (1927), Уотсона (Watson, 1952), Рэдфорда (Radford, 1967). Современные обзоры методов морфометрии выполнены Ричардсом (Richards, 1969), Кветом с сотрудниками (Kvet et al., 1971), Эвансом (Evans, 1972) и Хантом (Hunt, 1978).

Ведется довольно интенсивная работа по накоплению фактического материала в области приложения морфометрических методов к исследованиям конкретных растений, сопровождающаяся уточнением биологического смысла морфометрических параметров.

Морфометрические параметры могут быть подразделены на следующие группы (Злобин, 1984).

1. Статические, которые характеризуют морфометрический статус растения в тот или иной момент времени. В их число входят два вида параметров:

а) метрические, получаемые в результате простых измерений числа, веса или размера морфоструктур. Сюда в первую очередь относятся фитомасса растения и его отдельных частей, число побегов, листьев, цветков, плодов или других счетных признаков, высота побегов и т.п. Общепринятая символика для обозначения метрических параметров приведена в табл.4;

б) аллометрические, которые оценивают соотношения в развитии разных частей растений (табл.5). Эти параметры по сравнению с метрическими имеют меньшую внутригрупповую дисперсию и поэтому стабильнее. Для ряда содержательных оценок морфогенеза они оказываются более полезными;

2. Динамические, которые оценивают темпы роста и формирования особей растений и их отдельных частей за определенные промежутки времени. Большое значение динамических параметров для оценки внутри- и межпопуляционных различий особей растений было выявлено как для растений, так и для животных. И.В.Карманова (1976, с.207) прямо указывает, что различия в размерах не тождественны различиям в скорости роста. В число динамических параметров входят:

а) метрические, которые оценивают динамику в онтогенезе отдельного метрического признака. Их расчетные формулы приведены в табл.6;

б) аллометрические, описывающие динамику в онтогенезе аллометрических соотношений. Наиболее важные формулы для этой группы параметров приведены в табл.7.

Статические метрические и аллометрические показатели несут ценную биологическую информацию о состоянии растений. Они характеризуют прошлые, уже реализованные уровни активности растительных организмов, а следовательно, и условия их существования. Для содержательной интерпретации важно правильно найти размерность

Наиболее распространенные статические метрические морфометрические параметры

Наименование	Условное обозначение	Размерность
Общая фитомасса растения	W	г
Фитомасса листьев	W _L	г
Фитомасса репродуктивных органов	W _G	г
Фитомасса корней	W _{Rd}	г
Фитомасса стеблей	W _S	г
Фитомасса отдельного листа	w _L	г
Фитомасса отдельного плода	w _{Fr}	г
Фитомасса отдельного семени	w _{Sm}	г
Площадь листьев растения	A	см ²
Площадь отдельного листа	a _L	см ²
Площадь поверхности корней	A _{Rd}	см ²
Число листьев	N _L	шт
Толщина листовой пластинки	S	мм
Число цветков	N _{Fl}	шт
Число плодов	N _{Fr}	шт
Число соцветий	N _I	шт
Число боковых ветвей	B	шт
Высота растения	h	см
Диаметр стебля	d	см
Общее число метамеров	N _M	шт
Длина метамера	l	см

Таблица 5

Наиболее распространенные статические
аллометрические морфометрические параметры

Наименование	Расчетная формула	Размерность
Площадь листьев на единицу фитомассы	$LAR = A / W$	см ² /г
Удельная поверхность	$S_o = \sqrt{A} / \sqrt[3]{W}$	см/г
Площадь листьев на единицу фитомассы листьев	$SLA = A / W_L$	см ² /г
Вес корней на единицу фитомассы	$RWR = W_{Ra} / W$	г/г
Фотосинтетическое усилие (вес листьев на единицу фитомассы)	$LWR = W_L / W$	г/г
Вес стеблей на единицу фитомассы	$SWR = W_S / W$	г/г
Отношение площади листьев к диаметру стебля	$ADR = A / d$	см ² /см
Отношение высоты растения к диаметру стебля	$HDR = h / d$	см/см
Относительный прирост по высоте	$HWR = h / W$	см/г
Плотность соцветия	$P = N_{Fl} / l_{Fl}$	шт/см
Репродуктивное усилие	$RE I = (W_G / W) \cdot 100$	%
	$RE II = (W_G / A) \cdot 100$	%
	$RE III = N_{Sm} / W$	шт/г
	$RE IV = N_{Sm} / A$	шт/см ²

Таблица 6

Наиболее распространенные динамические
метрические морфометрические параметры

Наименование	Расчетная формула	Размерность
Абсолютная скорость роста	$AGR = (W_2 - W_1) \cdot \Delta T$	г/день
Абсолютная скорость формирования поверхности листьев	$AGR_A = (A_2 - A_1) \cdot \Delta T$	см ² /день
Относительная скорость роста	$RGR = (\ln W_2 - \ln W_1) \cdot \Delta T$	г/г/день
Относительная скорость формирования поверхности листьев	$RGR_A = (\ln A_2 - \ln A_1) \cdot \Delta T$	см ² /см ² /день
Продолжительность существования листьев	$LAD I = \frac{A_2 - A_1}{\ln A_2 - \ln A_1} \cdot \Delta T$	см ² /день
	$LAD II = \frac{A_2 - A_1}{2} \cdot \Delta T$	см ² /день
Продолжительность существования фитомассы	$BMD I = \frac{W_2 - W_1}{\ln W_2 - \ln W_1} \cdot \Delta T$	г/день
	$BMD II = \frac{W_2 - W_1}{2} \cdot \Delta T$	г/день

Таблица 7

Наиболее распространенные динамические аллометрические параметры

Наименование	Расчетная формула	Размерность
Нетто-ассимиляция	$NAR I = \frac{W_2 - W_1}{\Delta T} \times \frac{\ln A_2 - \ln A_1}{A_2 - A_1}$	г/см ² /день
Производительность фотосинтеза	$NAR II = \frac{2(W_2 - W_1)}{(A_2 + A_1) \Delta T}$	г/см ² /день
Листовая поверхность	$LAR I = \frac{A_2 - A_1}{\Delta T} \times \frac{\ln W_2 - \ln W_1}{\ln A_2 - \ln A_1}$	см ² /г/день
Листовая поверхность	$LAR II = \frac{A_2 - A_1}{\Delta T} \times \frac{\ln W_2 - \ln W_1}{W_2 - W_1}$	см ² /г/день
Листовая поверхность	$LAR III = \frac{A_2 - A_1}{W_2 - W_1} \times \frac{\ln W_2 - \ln W_1}{\ln A_2 - \ln A_1}$	см ² /г/день

аллометрических параметров. Их можно рассчитывать на единицу массы растения (I/W), единицу поверхности (I/A), а иногда на единицу количества хлорофилла (I/Ch).

Хорошо раскрывает закономерности архитектуры растений аллометрические параметры LAR , SLA и LWR .

Общий тип аллометрических связей описывается уравнением

$$y = bx^k,$$

где y и x - параметры, b и k - коэффициенты. После логарифмирования это дает

$$\log y = \log b + k \log x$$

и превращает связь в прямолинейную. При этом коэффициент k характеризует наклон линии и несет полезную информацию. При $k > 1$ растение развивается с преобладанием параметра y . При $k < 1$ преобладающее развитие получает параметр x .

В период вегетативного роста в оптимальных условиях коэффициент k обычно константен. Показано, что дефициты влаги и элементов минерального питания увеличивают значения k . При затенении k , напротив, уменьшается. Поэтому одновременное затенение и соответствующая нехватка азота могут так стабилизировать k , что растение будет иметь данный аллометрический показатель, не отличающийся от экологического оптимума. Это сужает сферу применения таких индексов.

Ценность динамических показателей состоит в том, что они дают информацию о темпах роста и в большей степени, чем статические параметры, отражают жизненное состояние растений. Рост растений проявляется прежде всего в накоплении биомассы и развитии листовой поверхности. Для характеристики роста и формообразовательных процессов служат абсолютные приросты

$$G = \Delta W / \Delta T,$$

что ведет к расчетной формуле

$$AGR = (W_2 - W_1) \cdot \Delta T.$$

Но абсолютные приросты информативны только по отношению к данному объекту. В сравнительных целях такие индексы малоприменимы. Для иллюстрации этого Хант (Hunt, 1978) приводит такой пример. Особь А весом в 1 г и особь Б весом в 10 г за одну неделю дали одинаковый прирост в 1 г. На основании оценки абсолютной скорости роста,

равной 1 г/неделя, особи могли рассматриваться как равноценные. По расчет относительной скорости роста (RGR) показывает, что она для особи А и Б соответственно составляет 0,69 и 0,10 г/г/неделя. А это означает, что через 4 недели фитомасса особей сравняется и будет одинаково составлять 14 г.

Закономерности нарастания биомассы у растений по шкале времени описываются соотношением

$$W_2 = W_1 e^{R \Delta T},$$

где R — специфический для каждого вида растения индекс эффективности роста. Иногда его называют относительным ростовым потенциалом. Его характеризуют соотношения типа

$$I/W \times dW/dT \quad \text{и} \quad I/A \times dA/dT,$$

в которых приросты биомассы за единицу времени выражены в расчете на единицу фитомассы растения или на единицу его листовой поверхности. На их базе предложена расчетная формула для нахождения относительной скорости роста

$$RGR = (\ln W_2 - \ln W_1) \cdot \Delta T.$$

В графическом представлении параметр RGR раскрывается на рис.2А.

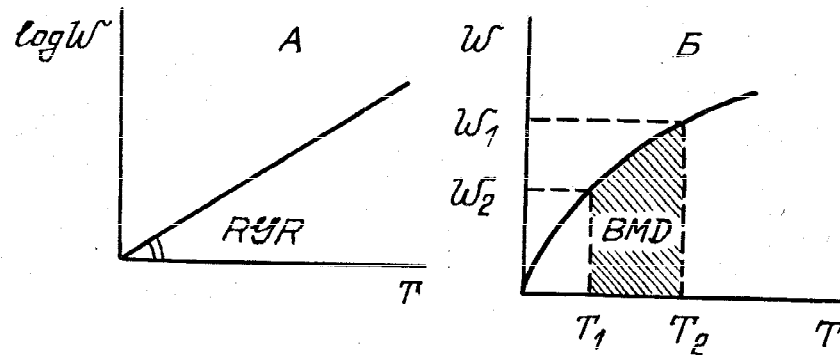


Рис.2. Графическое представление параметров RGR (А) и BMD (Б) по шкале времени: W — фитомасса, T — время

Значения RGR меняются по видам растений и от одной популяции к другой в пределах одного вида.

Идея, заложенную в относительной скорости роста фитомассы, с успехом можно применить и для других органов растений, в частности, для листовой поверхности:

$$I/A \cdot dA/dT.$$

Тогда мы получим расчетную формулу для нахождения относительной скорости формирования листовой поверхности

$$RGR_A = (\ln A_2 - \ln A_1) \cdot \Delta T.$$

Относительная скорость роста фитомассы растения может быть представлена в расчете на единицу его листовой поверхности

$$I/A \cdot dW/dT,$$

что после соответствующих преобразований приводит к расчетным формулам нетто-ассимиляции

$$NAR = \frac{W_2 - W_1}{\Delta T} \times \frac{\ln A_2 - \ln A_1}{A_2 - A_1},$$

или

$$NAR = \frac{2(W_2 - W_1)}{(A_2 + A_1) \cdot \Delta T}.$$

Эта формула имеет разный вид в зависимости от характера прироста листовой поверхности по времени: экспоненциального или линейного. Если за период времени ΔT площадь листьев изменится не более чем в два раза, то конечная ошибка от выбора формулы не превысит 4 %, и в этом случае обе формулы практически равносильны. Но при увеличении площади листьев за интервал времени ΔT в 10 раз неправильный выбор формулы может дать ошибку в 40 %. Поэтому целесообразно вести расчеты NAR по первой из приведенных выше формул. Показано, что NAR сравнительно стабильный параметр. Он устойчив в онтогенезе растений и при изменении фона минерального питания.

Если в основу параметра NAR положена динамика накопления фитомассы, то другой параметр IAR центр тяжести переносит на динамику формирования листовой поверхности

$$IAR = \frac{A_2 - A_1}{\Delta T} \times \frac{\ln W_2 - \ln W_1}{\ln A_2 - \ln A_1}.$$

LAR более изменчив в сравнении с NAR. Он теснее отражает флуктуации экологических условий и в большей степени коррелирует с конечной биомассой особей растений.

Своеобразное значение имеет параметр BMD - продолжительность существования биомассы (рис.2Б). Он вычисляется по формуле

$$BMD = \frac{W_2 + W_1}{2} \Delta T.$$

Аналогичный подход может быть развит и в отношении к листовой поверхности, что приводит к параметру LAD - продолжительности существования листьев

$$LAD = \frac{A_2 + A_1}{2} \Delta T.$$

Для обоих последних параметров, если они учитываются в период активного роста, показана высокая положительная коррелятивная связь с конечным выходом биомассы у растений.

Одна из важнейших групп морфометрических параметров - параметры репродуктивной сферы. Если мы признаем естественный отбор и выживание особей в качестве главных двигателей эволюционного процесса, то тем самым мы обязаны признать решающую значимость для существования видов растений способов их репродукции. В репродукции много оттенков, и она не может быть выражена одним показателем. Число соцветий, цветков, общий вес генеративной части растения - все это характеризует размножение с разных его сторон.

Один из наиболее обобщающих показателей уровня репродукции особи - это репродуктивное усилие (RE). Его детальное исследование провел М.Вит.Марков (1986). Репродуктивное усилие обычно вычисляют, относя биомассу генеративных органов к общей биомассе растений или к его листовой поверхности

$$RE = (W_G/W) \cdot 100 \quad \text{или} \quad RE = (W_G/A) \cdot 100.$$

В некоторых исследованиях репродуктивное усилие оценивают количеством плодов или семян, приходящихся на единицу веса, а у злаков - долей генеративных побегов (продуктивная кустистость). Эти показатели меняются по видам растений между популяциями и от особи к особи в пределах одной популяции.

Репродуктивное усилие легче определить теоретически, чем вычислить практически. Томпсон и Стюарт (Thompson, Stewart, 1981)

указали на два основных способа вычисления репродуктивного усилия: по фитомассе реально образованных семян и общей фитомассе репродуктивных органов. Но во втором случае возникает новая трудность: фитомасса репродуктивных органов изменчива по времени. В фазах бутонизации, цветения, плодоношения она различна. Не отличается определенностью и объем понятия "репродуктивные органы". Некоторые исследователи включают в их число только семена, а другие - поддерживающие и обеспечивающие структуры: части плода, цветоножки, центральную часть соцветия, прицветники, т.е. всю верхнюю часть растения вплоть до первого настоящего листа. Серьезные методические трудности возникают и при оценке репродуктивного усилия у видов с вегетативным размножением.

Для получения сопоставимой информации о величине репродуктивного усилия необходимо унифицировать характер структур, включаемых в число репродуктивных органов, и время учета, которое должно быть приурочено к определенной фазе. Репродуктивное усилие является подвижным параметром, хорошо отражающим условия произрастания растений.

В современной морфометрии редко учитывают для целей популяционной биологии признаки строения самих генеративных органов. Феттери и Ван дер Пейл (1982) прямо указывают на теоретическую ошибочность представления о консервативности цветков и их реакции на воздействия внешних факторов. Поэтому расширение числа морфометрических параметров за счет генеративных органов растений обещает дать ценную информацию.

Вообще число параметров морфогенетического статуса растений неисчислимо велико. Любое растение - многопризнаковая биологическая система. Но в конкретных исследованиях используются лишь ограниченные наборы признаков. Помимо рассмотренных выше параметров, некоторые исследователи придают значение хлорофиллоносному индексу; количеству клеток в единице объема хлорофиллоносной ткани; распределению листьев по объему пространства, занимаемому кроной, и в частности высоте прикрепления листьев; углу прикрепления и ориентации листьев; количеству хлорофилла в листьях; распределению энергии и элементов минерального питания по органам растения.

Полезным путеводителем при популяционных исследованиях является разработанная Е.Л.Любарским (1984) функциональная классификация признаков морфогенеза. Они подразделяются на пять групп: 1) продукционные; 2) вегетативной подвижности и вегетативного раз-

множения; 3) интенсивности генеративного размножения; 4) наличия резерва запасных питательных веществ и его размера; 5) деградации особи.

При использовании морфометрических методов необходимо единоеобразие в учетных единицах. Фитомассу выражают в сухом весе (остерегаясь ее недосушки или пересушки). Представление данных о фитомассе в сыром виде допустимо, но требует стандартных по влажности условий во время сборки и обработки образцов. При учете поверхности листьев измеряется только их верхняя сторона. Динамические показатели следует учитывать в период активного роста растений. Интервалы времени при вычислении этих показателей должны браться по возможности короче. Оптимальным является интервал в 3 - 14 суток. Обычно интервалы в 3 - 7 суток обеспечивают увеличение листовой поверхности не более чем в 1,5 - 2 раза. С другой стороны, некоторое удлинение интервалов времени полезно, так как гасит флуктуации, связанные с погодными условиями, и лучше выявляет онтогенетические тенденции.

Учет морфометрических параметров связан с полным уничтожением растений, что ведет к невозможности учесть те же признаки повторно на этих же особях. Необходимые сравнения получают сопоставлением ранжированных рядов. Для этого особи учета в сроки T_1 и T_2 располагают в порядке возрастания их фитомассы, а затем сравнивают попарно. Естественно, что объемы выборок при этом должны быть одинаковыми. При неравных объемах выборок все особи можно разбить на три группы: мелкие, средние и крупные. Вычисления проводят сопоставлением средних показателей по этим группам. При работе с редкими охраняемыми растениями, уничтожение которых недопустимо, необходимо пользоваться приемами прижизненного учета.

В целом нельзя не согласиться с Эвансом (Evans, 1972, с. 585), который подчеркивал, что количественное изучение роста растений может обеспечить получение информации об активности растений, произрастающих в естественных условиях, которая не может быть получена другим способом. В ценопопуляционных исследованиях нет другой группы методов, которая бы со столь исчерпывающей полнотой характеризовала особи растений, как группа морфометрических методов. Морфометрический подход имеет широкие перспективы в биологических исследованиях, а именно: а) дает количественную оценку морфологическому статусу, росту и продукционным процессам у растений, б) по-

зволяет оценить взаимосвязанность отдельных параметров морфоструктуры растений и на этой основе характеризовать уровень целостности особей, в) дает информацию для последующего выявления ключевых, индикаторных морфологических параметров, на основе которых возможна комплексная оценка и диагностирование жизненного состояния особей растений, г) выявляет пороги нормальной реактивности растений и позволяет определить уровень изменчивости и пластичности морфоструктур при воздействии на них экологических и фитотоксических стрессов, д) позволяет объективно определять принадлежность видов к тем или иным стратегиям жизни.

Общая оценка роста на протяжении всего вегетационного периода может осуществляться на основе разных подходов, дающих его аппроксимацию с необходимой степенью точности. Здесь могут использоваться следующие уравнения: прямой линии $W = a + bt$, параболы $W = a + bt + ct^2$, экспоненты $W = be^{kt}$, автокаталитического процесса $W = A/(1 + be^{-kt})$, функция Гомпертца $W = A/(10^{10a + bx})$, а также некоторые другие.

ФОРМЫ ИСПОЛЬЗОВАНИЯ МАТЕМАТИЧЕСКОЙ СТАТИСТИКИ

Современное учение о ценопопуляциях немислимо без использования идей и методов математической статистики и в первую очередь методов многомерной статистики, которые позволяют вовлекать большие массивы информации для формулирования гипотез, обоснования законов и конструирования моделей. Многие закономерности существования и развития ценопопуляций носят количественный характер и принципиально раскрываемы только методами математической статистики.

Основные общие принципы применения математических методов в ценопопуляционных исследованиях имеют некоторые особенности. Применение каждого математического метода базируется прежде всего на достаточной теоретической продуманности его принципов и оценки адекватности данного метода задаче исследования и сущности биологического объекта. Обязательным условием корректного использования методов математической статистики является определение области применения каждого метода. Некоторые приемы математической обработки исходных данных в соответствии с задачами популяционных исследований приведены в табл. 8.

Доступность ЭВМ и наличие готовых программ, позволяющих быстро реализовывать типовые решения, приносят значительный ущерб

Т а б л и ц а 8

Основные проблемы ценопопуляционных исследований
и математические методы их решения

Наименование проблемы	Математический аппарат
Оценка статуса особей растений	а) расчетные формулы морфометрии растений, б) трансформация исходных данных, в) статистические методы обработки статистических рядов
Изменчивость морфогенетических параметров	а) коэффициент вариации, б) коэффициент девиации, в) регрессионный анализ, г) индекс фитоценотической пластичности, д) дисперсионный анализ
Выявление взаимосвязи морфогенетических параметров	а) вычисление парных коэффициентов корреляции, б) метод корреляционных плещ, в) факторный анализ: R -техника
Морфологическая целостность особей растений	а) индекс морфологической интеграции, б) факторный анализ: R -техника
Структура ценопопуляций	а) индексы оценки плотности популяций, б) факторный анализ: Q -техника, в) аппроксимация равномерным статистическим распределением, г) критерий хи-квадрат, д) индексы контактичности
Динамика ценопопуляций	а) логистические уравнения роста популяций, б) матричные модели Лесли
Мелопопуляционные отношения	а) коэффициенты ассоциированности, б) регрессионный анализ, в) анализ относительного урожая (RUT)

именно этому этапу исследования. В начале овладения любым математическим методом, пусть кажущимся при первом рассмотрении элементарно простым, для биолога, который не имеет специального математического образования и опыта практической работы в этой сфере, необходимо использовать ручной счет для первых 2 - 3 задач.

Субъективизация в исследование может вноситься на этапе отбора функционально существенных для объекта признаков (параметров). Допущенные здесь пропуски важных для растительного организма или ценопопуляции явлений не могут быть компенсированы никакими ухищрениями на стадии обработки материала. Естественно, что выборки должны производиться из качественно однородной генеральной совокупности и при обеспечении рандомизированного отбора.

После получения выборки для каждого статистического ряда необходимо вычисление основных статистик с использованием параметрических и непараметрических критериев.

Специального рассмотрения требует вопрос о выравнивании исходных статистических рядов за счет трансформации данных. Выравнивание оказывается необходимым очень часто в связи с нелинейностью ответов растений на эколого-ценотические воздействия, асимметричностью рядов распределения многих параметров и различной размерностью учитываемых параметров. В биологических исследованиях положительно зарекомендовали себя следующие приемы выравнивания рядов распределений, которые обеспечивают большее приближение преобразованного ряда к нормальному статистическому распределению по сравнению с исходным рядом и приводят к независимости величин среднего арифметического и дисперсии.

I. Выравнивание методом взвешивания по Орлофу (Orlóci, 1975), являющееся одним из наиболее эффективных и теоретически обоснованных. В этом случае результирующие значения параметра (A_{ij}) находят по формуле

$$A_{ij} = w_i x_{ij},$$

где x_{ij} - исходное значение параметра, $w_i = 1/\bar{x}_i$. Например, для статистического ряда 45 - 2 - 9 - 26 - 3 - 5 - 2 - 90 - 31 - 16 среднее арифметическое равно 22,9 и $w_i = 0,0044$. Тогда после трансформации значения членов ряда составят 1,97 - 0,09 - 0,39... - 0,70, которые резко снижают общий размах исходного ряда;

2. Выравнивание методом стандартизации проводят по формуле

$$A_{ij} = \frac{x_{ij} - \bar{x}_i}{s_i},$$

где x_{ij} — значения исходного признака, $\bar{x}_i$ — среднее арифметическое, s_i — среднеквадратическое отклонение;

3. При правосторонней скошенности рядов распределений рекомендуется логарифмическая трансформация, которая уменьшает интервалы между отдельными вариантами при возрастании их абсолютных значений и выдвигает на первый план относительные изменения численности. Она может применяться для трансформации данных прежде всего по размеру фитомассы в одной из следующих форм:

$$\begin{aligned} A_{ij} &= \log x_{ij}, & A_{ij} &= \ln x_{ij}, \\ A_{ij} &= \log (x_{ij} + I), & A_{ij} &= \ln (x_{ij} + I); \end{aligned}$$

4. Трансформация методом извлечения квадратного корня эффективна для преобразования данных подсчета числа особей или числа их метамеров и при балльных оценках обилия. Она реализуется по следующим формулам:

$$\begin{aligned} A_{ij} &= \sqrt{x_{ij}}, & A_{ij} &= \sqrt{x_{ij} + I}, \\ A_{ij} &= \sqrt{x_{ij} + 0,5}, & A_{ij} &= \sqrt{x_{ij} + 3/8} \end{aligned}$$

(для средних с абсолютными значениями менее 4).

Некоторые исследователи с успехом применяли этот метод для трансформации данных по размеру листовой поверхности растений;

5. Данные по встречаемости, как и другие данные, выраженные в процентах, рационально трансформировать на основе арксинус-преобразования, которое повышает вес малых значений:

$$\begin{aligned} A_{ij} &= \arcsin x_{ij}, & A_{ij} &= \arcsin x_{ij}, \\ A_{ij} &= 2 \arcsin \sqrt{p}, & A_{ij} &= \pi - 2 \arcsin \sqrt{1 - p}, \\ &(\text{для } p \leq 0,5), & &(\text{для } p > 0,5) \\ A_{ij} &= 2 \sqrt{n} \arcsin \sqrt{x_{ij}}, & A_{ij} &= \arcsin \sqrt{(r + 3/8)/(n + 3/4)} \end{aligned}$$

где p — покрытие в процентах, деленное на 100, т.е. в долях единицы, n — число наблюдений, r — число площадок с ненулевым значением покрытия. В отдельных случаях арксинус-трансформа-

цию применяют и для преобразования данных по размеру фитомассы отдельных органов растений;

6. Обратное преобразование

$$A_{ij} = I/x_{ij}, \quad A_{ij} = I/(x_{ij} + I).$$

В целом для каждого конкретного ряда данных необходимо найти соответствующий аппарат выравнивания, который обеспечит точный анализ и даст информативные результаты.

Глава 4

ИЗМЕНЧИВОСТЬ И ПЛАСТИЧНОСТЬ ОСОБЕЙ РАСТЕНИЙ

В пределах каждой популяции растений легко наблюдать несоответствие размеров особей и их отдельных структурных частей. Еще более заметны они при сопоставлении растений из разных ценопопуляций. Масштабы этого явления иногда колоссальны. Е.Н.Синюкая (1963) описала особи *Medicago minima* в фазу цветения, которые отличались друг от друга по высоте: одна имела высоту 4 см, а другая 76. Она же указала на особи *Lolium rigidum*, имеющие в одном случае общую кустистость 1 побег, а в другом — 373 побега. Харпер (Harper, 1977) обнаружил две особи мари белой, одна из которых цвела и плодоносила при высоте всего 50 мм, а другая, давшая 50 тысяч семян, при высоте 1 м. Пейт (Pate, 1985) у ряда эфемероидов Австралии обнаружил различия в размере крупных и мелких особей одного вида в 2700 раз. Количество таких примеров неисчислимо.

Иерархия размерности особей обеспечивается процессами, которые идут на ранних фазах развития растений. Некоторые случаи иерархии размерности зависят от разнокачественности семян. Другие возрастают на этапах их прорастания и роста всходов.

Для решения проблем популяционной биологии в явлениях размерности особей растений и их структурных частей полезно различать два аспекта. Один состоит в наличии варьирования значений параметра вокруг его среднего значения. Такое варьирование называют изменчивостью. Другой проявляется в изменении самих средних значений параметров, характеризующих статус особей, при смене условий обитания. Это явление целесообразно называть пластичностью.

Масштабы изменчивости и методы ее изучения

Варьирование признаков в пределах одной особи или от особи к особи в границах конкретной популяции называют изменчивостью. Количественные признаки растений контролируются большим числом генов и поэтому имеют значительный диапазон изменчивости.

При изучении изменчивости необходимо учитывать, что некоторые параметры морфогенеза выражаются для данной конкретной особи единственным значением, например, высотой растения, его фитомассой и т.п. Такие параметры меняются только от особи к особи, и в отношении их наблюдается популяционная изменчивость. Для других показателей (например, размер листа, фитомасса плода и др.) изменчивость регистрируется уже в пределах одной особи. Классификацию изменчивости с учетом этого феномена впервые выполнил Ю.А. Филиппенко (1929). Он, в частности, различал изменчивость индивидуальную и групповую. Их учет чрезвычайно важен в популяционных исследованиях.

В зависимости от факторов, вызывающих изменчивость, и форм ее проявления выделяют географическую изменчивость, обусловленную общими географическими факторами, экологическую — вызванную действием на растения тех или иных экологических факторов, темпоральную — связанную с погодными колебаниями метеорологических условий. С.А. Мамаев (1985), много занимавшийся изучением изменчивости растений, считает полезным отдельно выделять изменчивость функционально важных признаков. При наследовании изменений их называют мутациями, при ненаследуемости — модификациями, или экофенами.

Разные морфологические признаки отличаются размахом варьирования, имеют собственные границы изменчивости. У всех растений сильно варьирует фитомасса, число метамеров и многие размерные показатели. Счетные признаки более изменчивы, чем мерные (длина, масса). Варьируют и анатомические признаки растений. Обладают изменчивостью признаки репродуктивной сферы, хотя в общем они более устойчивы. В наибольшей степени стабилизированы элементы цветка, ответственные за его функционирование, вес и размер семян. Большой объем фактического материала по изменчивости приведен в работе Е.И. Лобарского (1984), из которой видно, что обычно коэффициент варьирования важнейших признаков растений очень высок (40 — 100 %).

В качестве меры изменчивости наиболее естественным является индекс дивергенции (Любищев, 1982)

$$RD = x_i \cdot (\max) - x_i \cdot (\min)$$

или

$$D = (\bar{x}_i - \bar{x}_j)^2 / (s_i^2 + s_j^2),$$

где x — значения параметра, s^2 — его дисперсия.

Но наиболее универсально применяемой мерой изменчивости служит коэффициент вариации

$$v = \frac{s}{\bar{x}} \cdot 100,$$

достоинством которого является безразмерность, позволяющая сопоставлять изменчивость морфоструктур, учитываемых в единицах разной размерности.

В интерпретации коэффициента вариации имеются свои трудности. Для аллометрических признаков, которые связаны между собой степенной функцией вида

$$y = bx^k,$$

коэффициент вариации для признака y в k раз больше, чем для признака x . Таким образом, здесь реализуется отношение $v_y \approx kv_x$, где $k > 1$, которое требует внесения соответствующих поправок в значения коэффициента вариации. Имеются данные о возрастании коэффициента вариации с уменьшением абсолютной величины признака. Коэффициент вариации весовых показателей обычно больше, чем линейных. Тем не менее он остается одним из основных инструментов для оценки общей амплитуды изменчивости растительных организмов.

Для ценопопуляционных исследований центральной является проблема структуры изменчивости особей в границах популяций. Амплитуда общей изменчивости при этом включает в себя, с точки зрения их происхождения, две основные компоненты — неопределенную и определенную. Неопределенная изменчивость отражает общую несбалансированность того или иного параметра. Определенная изменчивость в пределах данной популяции связана с ее генотипической неоднородностью или воздействием на особи экологических и ценоотических

факторов, варьирующих от места к месту. В этом последнем случае выявляются тренды изменчивости отдельных признаков и целых особей: увеличение, уменьшение изменчивости или сохранение ее уровня.

Разделение генетической и эколого-ценотической компонент изменчивости при полевых исследованиях непросто. Наиболее надежный метод самостоятельной оценки каждой из этих компонент — выращивание растений в условиях вегетационного домика или в ботаническом саду. Во многих работах такого рода показано, что фенотипическая компонента изменчивости может быть довольно весомой и зависит от вида растения. В условиях полевых исследований для разделения генетической и фенотипической изменчивости могут использоваться подходы регрессионного, дисперсионного и многомерного анализов.

Пластичность растительных организмов

От изменчивости признаков и особей растений следует отличать пластичность, которая проявляется в обратимых изменениях структур и функций организма при воздействии новых условий обитания. Обычно пластичность адаптивна и обеспечивает сохранение жизнеспособности особей.

Если мерой изменчивости служат дисперсия, вариация, то методом обнаружения пластичности может быть сопоставление средних арифметических значений для растений разных популяций, разных условий обитания.

Для генетически однородных популяций амплитуду пластичности особей можно выявить на основе регрессионного анализа, который позволяет выделить пластичность морфологических параметров вдоль экологических и ценотических градиентов. Анализ ведется по модели, представленной на рис.3. Ось x используется для ординации растительных сообществ, т.е. в виде ценоклина, или ординации экологических факторов — в виде экоклина. На оси y представляются значения морфометрических параметров. Зона регрессии сама по себе (тип и форма линии регрессии в данном случае значения не имеют) содержит важную биологическую информацию. Положение точки "А" на оси y отражает состояние морфометрического параметра при полном исключении действия фактора (если он неблагоприятен) или при уровне его оптимума (если он благоприятен). Эта величина А.А.Урановым (1935) была названа коэффициентом свободного развития. Не меньший интерес представляет интервал АВ на оси y , который определяет

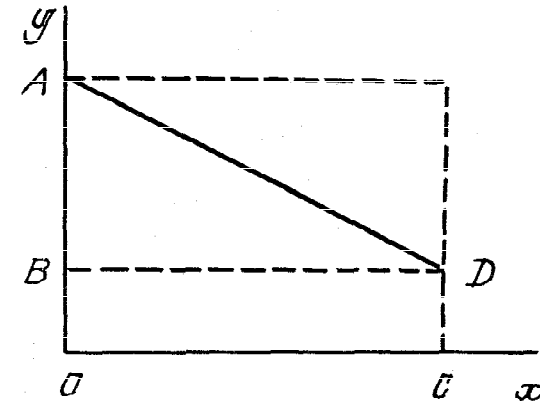


Рис.3. Регрессия морфологических признаков по ценоклину или экоклину (пояснения см. в тексте)

амплитуду фитоценотической или экологической пластичности параметра, отображаемого на оси y . Интервал Сх является зоной фитоценотического, конкурентного или экологического (в зависимости от того, какой фактор отображается на оси X) исключения. Интервалы Ау и ВО — это зоны биологического вето.

В зоне действия фактора могут быть раскрыты закономерности изменения морфологического статуса растений. Для этого может использоваться индекс фитоценотической пластичности (I_p) в виде отношения амплитуды пластичности к коэффициенту свободного развития

$$I_p = (A - B) / A.$$

Знаком (-) отмечаются индексы фитоценотической пластичности, соответствующие негативным эффектам действия фитоценотической обстановки на морфологический параметр, а знаком (+) — позитивным. Результаты этого подхода иллюстрируются на рис.4, 5, где приведены результаты регрессионного анализа 15 морфологических признаков у горца шероховатого и профили фитоценотической пластичности горца шероховатого и люцерны посевной. Видно, что реакция морфологических параметров на изменение фитоценотической обстановки индивидуализирована. Наибольшей пластичностью у обоих видов растений обладают такие параметры, как фитомасса генеративных органов, репродук-

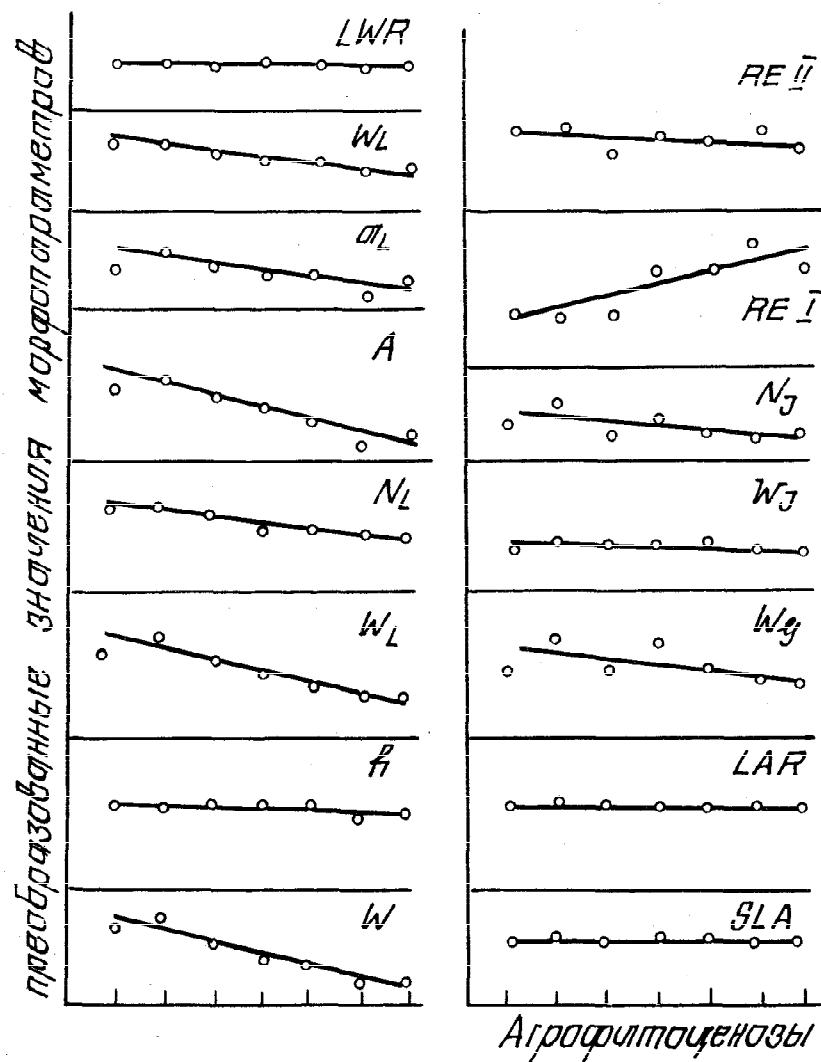


Рис. 4. Регрессия морфологических признаков горца шероховатого по ценоклину агрофитоценозов

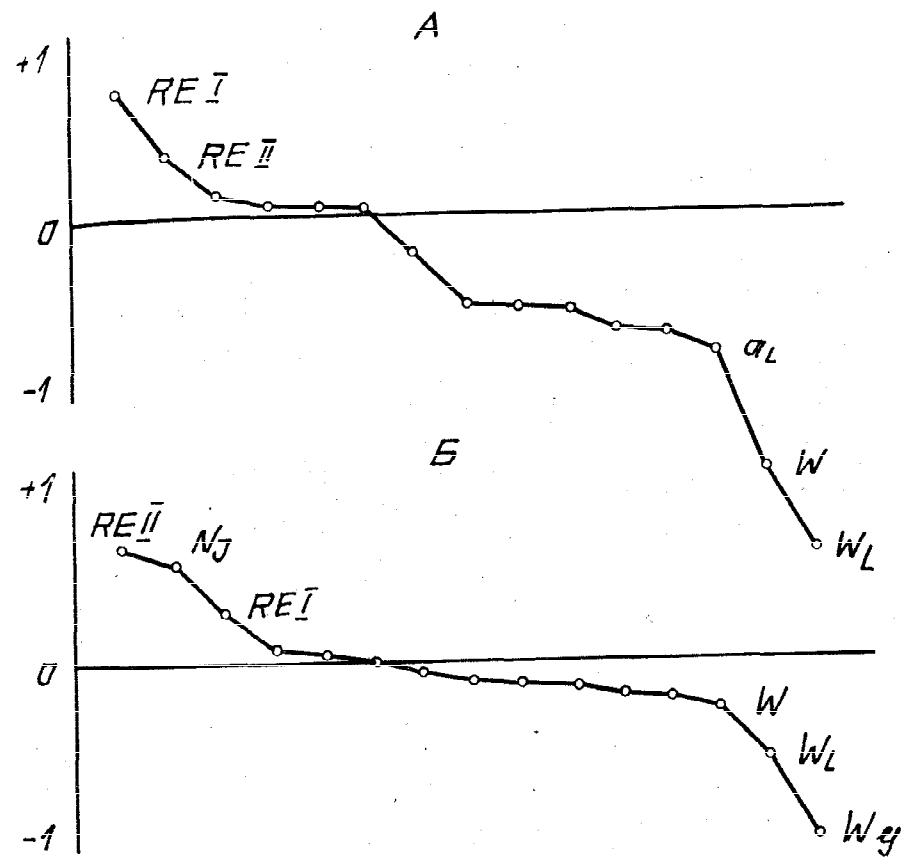


Рис. 5. Профили фитоценотической пластичности морфологических параметров горца шероховатого (А) и люцерны посевной (В): I_p - пластичность

ктивное усилие, фитомасса листьев, число соцветий и в несколько меньшей степени общая фитомасса особи. Напротив, аллометрические параметры SLA и LWR, а также фитомасса отдельного листа отличаются повышенной стабилизированностью. Параметры вегетативной сферы при ухудшении фитоценотической обстановки изменялись негативно, тогда как репродуктивное усилие у обоих видов изменялось позитивно.

Уровень пластичности каждого отдельного признака обусловлен также видовыми особенностями растения, что может рассматриваться как видоспецифичность пластичности у растений.

Изменчивость и пластичность морфогенетических параметров — два разных их свойства. Параметры с общей высокой изменчивостью могут быть малопластичными по экологическим градиентам, а параметры со сравнительно низкой изменчивостью — по градиентам существенно менять свое значение. Это хорошо иллюстрируют данные табл. 9, в которой сопоставлены пластичность и изменчивость 15 параметров лю-

Т а б л и ц а 9

Пластичность и изменчивость элементов морфоструктуры люцерны посевной, проявляющиеся при изменении густоты стояния растений

Параметры	Пластичность, I_p	Изменчивость, v , %
RE II	+0,593	80,1
N_I	+0,481	133,6
RE I	+0,288	68,4
LWR	+0,054	22,5
h	+0,036	39,9
SLA	+0,004	-
LAR	-0,014	25,6
w_L	-0,082	35,6
A	-0,104	120,1
w_I	-0,127	58,0
N_L	-0,146	109,1
a_L	-0,178	36,4
w	-0,201	119,3
w_L	-0,487	129,0
w_G	-0,857	161,7

церны. В этом случае у веса генеративных органов наблюдается совпадение максимальной изменчивости и пластичности. Но в большинстве других случаев этого нет. На рисунке 6 показаны возможные сочетания уровней пластичности и изменчивости признаков растений

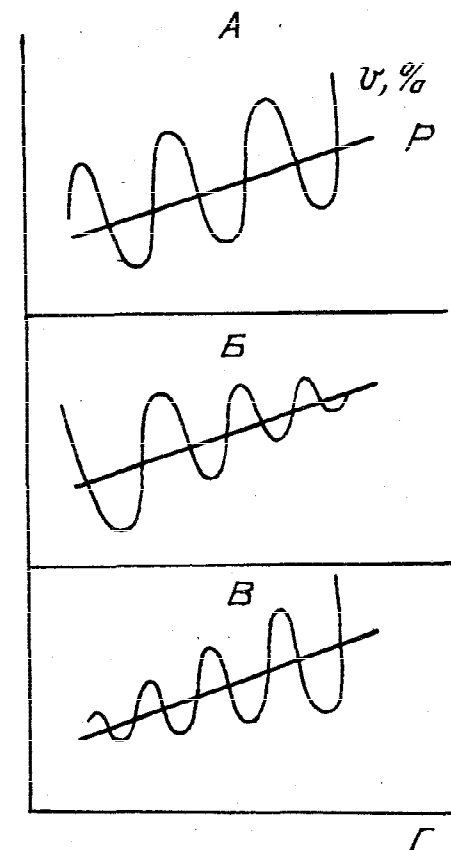


Рис. 6. Некоторые виды соотношений между пластичностью (P) и изменчивостью (v) у растений: Г — экологический градиент

для случая увеличения уровня пластичности. Оказываются теоретически возможными сохранение диапазона изменчивости (рис. 6 А), затухание изменчивости (рис. 6 Б) или возрастание (рис. 6 В). Так как уровень пластичности сам по себе может не только увеличивать-

ся, но уменьшаться или сохраняться неизменным, то существуют девять вариантов таких сочетаний.

Пластичность параметров морфогенеза приводит к различным обликам растений, вырастающих в условиях эколого-ценотического оптимума или минимума. Особи одного и того же вида растений, взятые из разных популяций, оказываются существенно отличающимися по общему габитусу и морфоструктуре. Так, например, у горца шероховатого сдвиг фитоценотических условий от оптимума (который соответствовал группе растений свободного развития) к фитоценотическому минимуму (он был обнаружен в бессменном посеве яровой пшеницы) сопровождался резкими изменениями морфологической структуры особей. При оптимальных условиях растения горца имели примерно в 70 раз большую общую фитомассу и в 60 раз большую общую листовую поверхность. А число соцветий в 10 раз превышало их количество, наблюдаемое при фитоценотическом минимуме.

Имеющийся фактический материал позволяет полагать, что все морфологические признаки растений в той или иной степени пластичны, а морфогенез растений подчиняется принципу индивидуализации реакций морфологических параметров на воздействие фитоценотических факторов. У особей растений имеются параметры высокой реактивности и параметры значительной стабилизированности. Как правило, в большей или меньшей степени стабилизируются репродуктивная сфера и листовая поверхность. Как изменчивость, так и пластичность при этом связаны с жизненными формами и стратегиями развития видов растений.

Стратегия защиты у растений

Обобщая полученные в популяционных исследованиях данные, можно видеть, что изменчивость и пластичность состоят из двух компонентов. Одна из них — стрессовая — проявляется в изменениях морфо-параметров, отражающих распад нормальной структуры особей при воздействии стрессоров. Другая — защитная — включает в себя систему адаптивных изменений в структуре и росте особей, компенсирующих неблагоприятные экологические и ценотические воздействия. На основе этих соображений можно сформулировать принцип защиты биологически высокосignальных морфогенетических параметров от влияния неблагоприятных эколого-ценотических режимов.

Стратегия защиты растений является одной из форм проявления

общего свойства растений — устойчивости, которая состоит в способности организмов сохранять свое место в ценопопуляциях и сообществах при изменениях фитоценотической обстановки в неблагоприятную сторону вплоть до фитоценотического стресса, ставящего на грань срыва основные функции растений — автотрофию и репродукцию. Амплитуда адаптивной фитоценотической и экологической пластичности выступает как механизм защиты вида от действия стрессоров.

Стратегия защиты имеет универсальное распространение в мире растений, так как она необходима для их нормального функционирования. Реальная жизнедеятельность растений постоянно происходит в условиях экологических режимов, видоизмененных совокупностью фитогенных полей растений сообщества. Это обстоятельство было отмечено еще Е.Н.Синской (1931), которая, вводя понятие синекотипа, писала: "формообразующее влияние ассоциации с другими растениями может быть настолько могущественным, что в некоторых случаях совершенно преодолевает влияние климатических факторов". К.М.Завадский (1961) и Харпер (Harper, 1964) подчеркивали, что особи растений могут выполнять свои функции, только будучи связанными с другими особями системными отношениями.

В стратегию защиты входят изменения морфоструктур адаптивного характера. Это не только изменения индекса фитоценотической пластичности со знаком плюс. Некоторые изменения морфологических параметров, оцениваемые индексом фитоценотической пластичности со знаком минус (например, сокращение общей высоты побегов или уменьшение расхода органического вещества на формирование стебля), в некоторых условиях играют полезную роль, способствуя выживанию растений.

Защитные стратегии разных видов растений неодинаковы. Приходится сожалеть, что стратегия защиты еще мало изучена у растений. Внимание исследователей привлекали в первую очередь механизмы конкурентной вооруженности видов.

Онтогенетические тактики

Оценки стрессовой и защитной изменчивости морфогенетических параметров имеют важное значение для понимания онтогенеза и стратегии жизни видов растений. Джайн (Jain, 1979, с.179) пишет: "Онтогенетические факторы чрезвычайно важны в отношении наблюдаемых фенотипических вариаций, и выделение фитоценотипов предпочтитель-

нее осуществлять на основе учета скорости роста, аллометрии, размерных, весовых и числовых отношений органов".

Наиболее удобным объектом для первоначальной иллюстрации роли онтогенетического состояния растений в устойчивости их морфогенетических параметров могут служить культурные растения в агрофитоценозах, в отношении которых при сортовой чистоте посева гарантирована минимизация генетического полиморфизма и мала изменчивость мозаичности среды обитания. Для этой цели в посеве люцерны первого года жизни проводился учет параметров морфогенеза в пять сроков: I - в фазу всходов, II - в ювенильной фазе, когда растения имели 1 - 2 настоящих листа, III - в фазе имматурных особей, IV - в фазе взрослых вегетативных особей, V - в фазе молодых генеративных особей. Такой учет позволил привязать данные о морфоструктуре особей к выборкам однородного возрастного состава. Анализ фактических данных показал, что на разных этапах вегетации изменчивость основных морфогенетических параметров неодинакова. Основным параметром, который характеризует вклад отдельных особей в построение общей фотосинтетической поверхности популяции - размер листовой поверхности - увеличивал варьирование в ходе онтогенеза (рис. 7 А). От фазы всходов к фазе генеративных особей его изменчивость возрастала примерно в 4 раза (от 33,2 до 120,1 %). Аналогичным образом увеличивалась в течение онтогенеза вариабельность фитомассы особей (рис. 7 Б) и общего веса листьев стебля. Нестабильны в течение вегетационного периода у люцерны были и коэффициенты вариации других параметров. Вариабельность числа листьев на отдельной особи в онтогенезе была постоянно высока, снижаясь только у имматурных особей.

В характере изменчивости морфологических параметров в период онтогенеза проявлялись некоторые общие закономерности. Отдельные параметры в ходе онтогенеза увеличивают свое варьирование (в случае с люцерной - это размер листовой поверхности и биомасса), другие могут снижать свою изменчивость (такая тенденция проявлялась у площади отдельного листа), а какие-то третьи сохраняют неопределенную изменчивость (число листьев на растении). В этих феноменах совершенно определенно проявляется онтогенетическая тактика не только структурных частей, но и особи в целом. Приспосабливаясь к жизни в условиях сообщества, ценопопуляции растений вырабатывают определенный уровень изменчивости особей как форму тактики, которая может им обеспечить наиболее полную реализацию онтогенетичес-

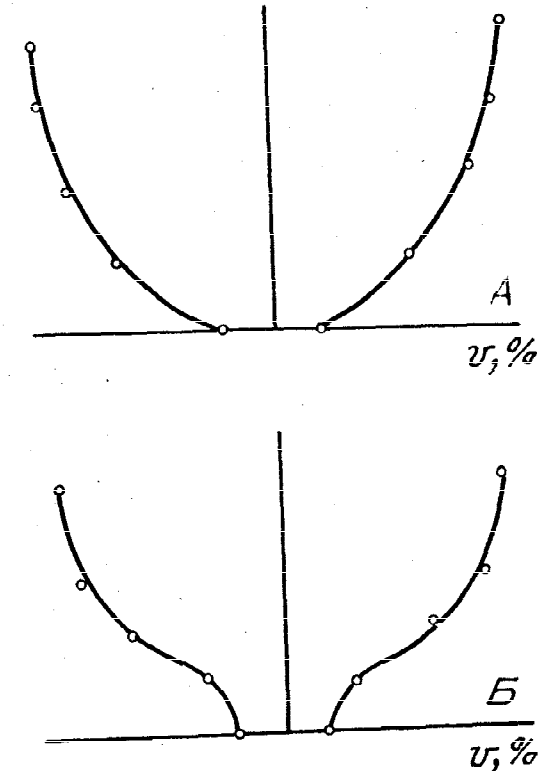


Рис. 7. Тактика онтогенеза листовой поверхности (А) и общей фитомассы (Б) у особей люцерны посевной: Т - время, v - изменчивость

кой программы. Такие канализованные траектории изменчивости в общем виде Уолдингтон (1970) называл креодами.

Теоретически можно представить существование четырех типов онтогенетической тактики, которые в равной степени отражают как тенденции на уровне варьирования отдельных морфогенетических параметров, так и особей в целом. Первый тип онтогенетической тактики – тактика стабилизации, в ходе которой изменчивость того или иного параметра морфогенеза стабилизируется на каком-то определенном уровне (рис. 8 А). Второй – тактика конвергенции, в процессе реализации которой уровень варьирования параметра падает (рис. 8 Б). Третий – тактика дивергенции, состоящая в увеличении варьирования признака (рис. 8 В). Четвертый – неопределенные изменения амплитуды варьирования параметра (рис. 8 Г).

Предлагаемые модели онтогенетических тактик, дающие обобщенную оценку тенденциям онтогенеза, разработаны применительно к параметрам морфогенеза, которые оценивают статус различных органов и тканей растения. Но эти модели позволяют аппроксимировать и тактику онтогенеза в целом. Они могут оказаться полезными для того, чтобы с единых позиций и в рамках определенной системы понятий дать объяснение многочисленным накопленным в литературе фактам изменчивости органов растений и дифференциации размерности особей в их популяциях.

Интересный случай конвергенции размерности особей четырех видов луговых трав описали Ньюберри и Ньюман (Newbery, Newman, 1978). И.Ю.Усманов с соавторами (1986) зарегистрировали конвергенцию размерности у ширицы в результате сокращения реализованной ниши за счет конкуренции. При этом уменьшались вариабельность высоты растений, площади листьев, фитомассы особей. Но известно и много случаев возрастания вариабельности количественных морфологических признаков при экологических и ценотических стрессах. Г.В.Удовенко (1984) наблюдал это явление у пшеницы при возрастании засоления почвы, Симонидес (Symonides, 1983) у *Erophyla verna* – при увеличении плотности ее популяции, а Вайнер (Weiner, 1985), Б.М.Миркин и др. (1986) – у луговых трав. Явление увеличения дисперсии Суле (1984), Б.М.Миркин и др. (1985) склонны расценивать как общее правило, объясняя его возможностью более полного использования ресурсов среды при выраженной дифференциации особей. Андел (Andel et al., 1984), напротив, полагал, что при низких плотнос-

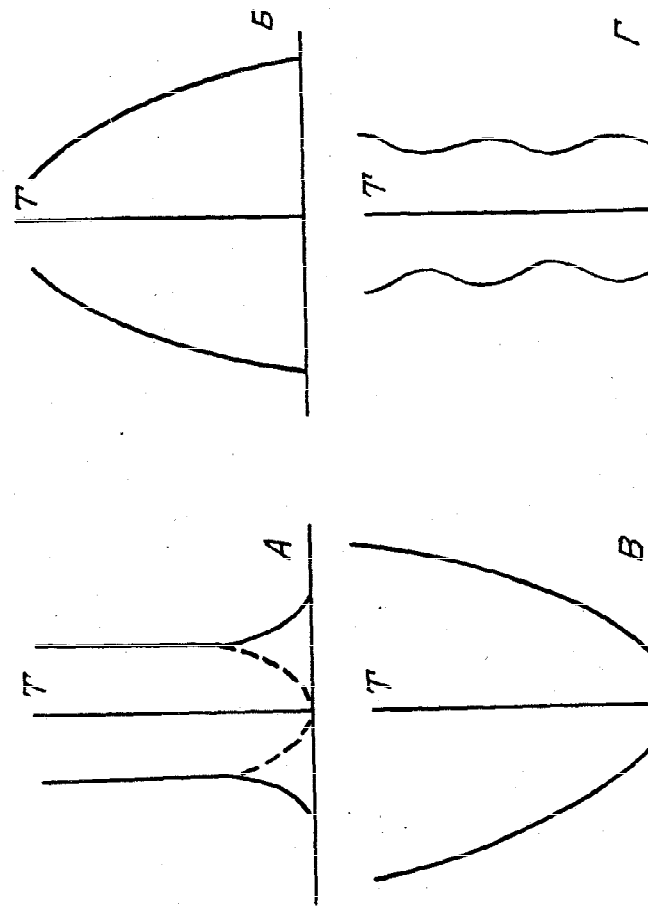


Рис. 8. Типы онтогенетических тактик: А – стабилизация, Б – конвергенции, В – дивергенции, Г – неопределенной изменчивости. Г – время, v – изменчивость

тах популяций в начале роста варьирование размеров особей велико, а потом уменьшается (тактика конвергенции). При высоких же плотностях популяций варьирование со временем возрастает (тактика дивергенции). В основе такого несовпадения поведения растений лежит разница в типах их жизненных стратегий.

Влияет на тенденции вариабельности и положение популяции на экологическом градиенте. У дуба монгольского наибольшее варьирование размера фитомассы, площади листьев и содержания хлорофилла имело место в экстремальных условиях увлажнения (Прилуцкий и др., 1978). Ю.В.Титов (1978) наблюдал у овса при низкой освещенности увеличение коэффициента вариации по фитомассе, а при высокой, напротив - снижение.

Набор онтогенетических тактик является конкретным выражением индивидуально-физиологического аппарата, поддерживающего популяцию вида в оптимальном для данного фитоценоза состоянии. Разнообразие форм онтогенетических тактик позволяет видам растений оптимизировать условия жизнедеятельности отдельных особей в одних экологических условиях путем процесса их дифференциации, а в других - путем унификации. Расценивать один из типов тактики как оптимальный для всех ситуаций было бы ошибочно.

Глава 5

МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ЦЕЛОСТНОСТЬ ОСОБЕЙ РАСТЕНИЙ

Растительный организм - целостная биологическая система, обладающая активно работающими и резервными механизмами, которые обеспечивают интеграцию ростовых и формообразовательных процессов. Выражением этой целостности является скоррелированность структур особей растений.

Морфогенетические корреляции

Морфологические признаки и параметры роста в пределах каждой особи взаимословлены. Высокие положительные корреляции между функционально значимыми признаками явно преобладают. Подход к оценке целостности растений и уровня их жизнеспособности через оценку системы корреляционных связей достаточно традиционен. Еще А.Н.Севрцов (1914, с.115) отмечал: "Каждый орган связан функционально и

морфологически с целым рядом других и... изменения в этих органах, происходящие вследствие корреляции при изменении первого, и весьма значительны, и весьма обширны".

Но какое-то время в биологических исследованиях корреляции - онным анализом пренебрегали. Н.И.Вавилов (1962) писал, что учение о корреляции является необходимым условием для углубленного понимания связанности функций и органов живых организмов. Е.Н.Синская полагала, что анализ всех доступных признаков растений и корреляций между ними ведет к выявлению тех признаков, которые обладают прямой зависимостью от действия факторов среды. Но Е.Л.Любарский подчеркивал необходимость ограничения "тонки за большим количеством признаков" и выдвигал в качестве актуальной задачи нахождение тех морфологических признаков, которые функционально существенны и могут выступать как индикаторы жизненного состояния растений. В наших работах (Злобин, 1981) такого рода признаки получили название ключевых, а К.М.Хайлова и Р.П.Парчевский (1983) назвали их "структурным скелетом".

В качестве меры взаимообусловленности признаков чаще всего используют обычный парный коэффициент корреляции. Он удобен своей центрированностью и четкой амплитудой изменения от -1 до +1. Допустимо применение и других мер связи. При использовании корреляционного анализа необходимо учитывать варьирование системы корреляционных связей в зависимости от экологических условий и онтогенетического состояния растений.

В области исследования скоррелированности морфоструктур особей растений выполнено немало конкретных работ. Они показывают, что корреляционные связи хорошо отражают состояние особей растений в обычных условиях и при стрессовых воздействиях.

Принципиальной особенностью растений как объектов анализа является возможность оценки их состояния большим набором признаков (параметров), число которых неограниченно велико. Такая оценка ведет к тому, что при числе учитываемых признаков более 3 - 4 (что дает корреляционную матрицу с 9 - 16 значениями) визуальный анализ системы корреляционных коэффициентов оказывается непродуктивным, неизбежно вносит элементы субъективизма, а при числе параметров более 7 - 8 он вообще невозможен.

Для свертки имеющейся в первичных описаниях избыточной информации могут служить разнообразные приемы: корреляционные плеяды, метод ρ^2 -групп и т.п. В силу множественного характера си-

системы признаков особей растений они наиболее адекватно описываются методами многомерной статистики.

Из этих соображений для выявления диагностического комплекса ключевых индикаторных признаков в общей морфологической структуре растений был предложен факторный анализ (Злобин, 1976). Этот метод эффективно сводит множество коэффициентов корреляции к небольшому числу внутренних функциональных единиц — факторов, представляя в итоге n параметров в виде F факторов, когда $F < n$. Обычно число факторов F составляет 10 — 25 % от числа параметров, включенных в обработку.

На основе факторного решения оказывается возможным: а) выявить структуру взаимосвязей признаков, включая скрытые закономерности их внутренней обусловленности, б) на основе размера вклада признака в основные факторы установить в исходном наборе функционально наиболее важные признаки, в) сформулировать гипотезы о сущности различий между признаками и объектами, г) ранжировать признаки или объекты с целью их дальнейшей ординации или классификации, д) моделировать структуру объектов с учетом их статистических связей и динамических свойств. Факторный анализ все чаще применяется для оценок морфогенетической целостности особей растений и выявления комплекса признаков, детерминирующих их состояние.

Математический аппарат полного исследования целостности особей растений на базе факторного анализа предусматривает последовательное решение ряда важных вопросов:

— во-первых, все специалисты по факторному анализу подчеркивают необходимость строго содержательного отбора признаков, используемых как исходные данные. На этом этапе факторный анализ может неявно субъективизироваться. Следует избегать включения в матрицу исходных данных параметров, которые взаимосвязаны по способу расчета. Это ведет к получению тривиальных выводов. При необходимости проводится трансформация исходных данных одним из описанных выше способов;

— во-вторых, вычисляются парные коэффициенты корреляции между исходными данными. Эта процедура завершается построением корреляционной матрицы;

— в-третьих, отыскивается факторное решение методом главных факторов или методом главных компонент. Метод главных факторов часто бывает предпочтительнее, так как он менее чувствителен к

преобразованию масштаба данных и не требует уверенности в полном охвате всех признаков объекта. В заключение осуществляется анализ факторного решения и интерпретируется биологический смысл факторов.

Если расчетная процедура факторного анализа всегда одинакова в своей принципиальной основе, то корреляционную матрицу можно получить разными путями. Их называют техниками. Различают следующие виды техник, схема работы по которым представлена на рис. 9.

R-техника. В этом случае коэффициенты корреляции вычисляются по схеме признак — признак с полным перебором их общего числа. На базе R-техники формируются корреляционные матрицы, которые характеризуют морфологическую интеграцию организма и оценивают "вес" отдельных признаков в их общей системе. При графическом представлении результатов факторного решения таких матриц наблюдается конденсация определенных признаков в факторном пространстве, отражающая уровень их взаимной обусловленности. В детерминирующий морфогенетическую целостность и жизнеспособность особей растений комплекс признаков входят те из них, которые дают наибольший вклад в факторное решение.

Q-техника состоит в вычислении коэффициентов корреляции по схеме особь — особь с полным перебором репрезентативной выборки особей из ценопопуляции. Она ведет к получению корреляционных матриц, которые отражают уровень сходства особей по их морфоструктуре, и тем самым открывает широкие перспективы для изучения состава популяций. В Q-технике лучше использовать не парные коэффициенты корреляции, а евклидово расстояние, расстояние Махаланобиса или ранговые корреляции, которые инвариантны к размерности признаков и их линейным преобразованиям. Предпочтительнее из них те, которые центрированы и меняются в амплитуде от -1 до $+1$. Для таких мер связи легче в дальнейшем получать содержательные биологические решения.

P-техника, при которой берутся наборы признаков и измеряется их скоррелированность через определенные интервалы времени. В рамках этой техники выявляются онтогенетические аспекты уровня интегрированности особей растений.

O-техника использует интервалы времени в столбцах и наборы признаков по строкам. Она позволяет выделять периоды времени, на которых особи растений характеризуются сходными сочетаниями признаков.

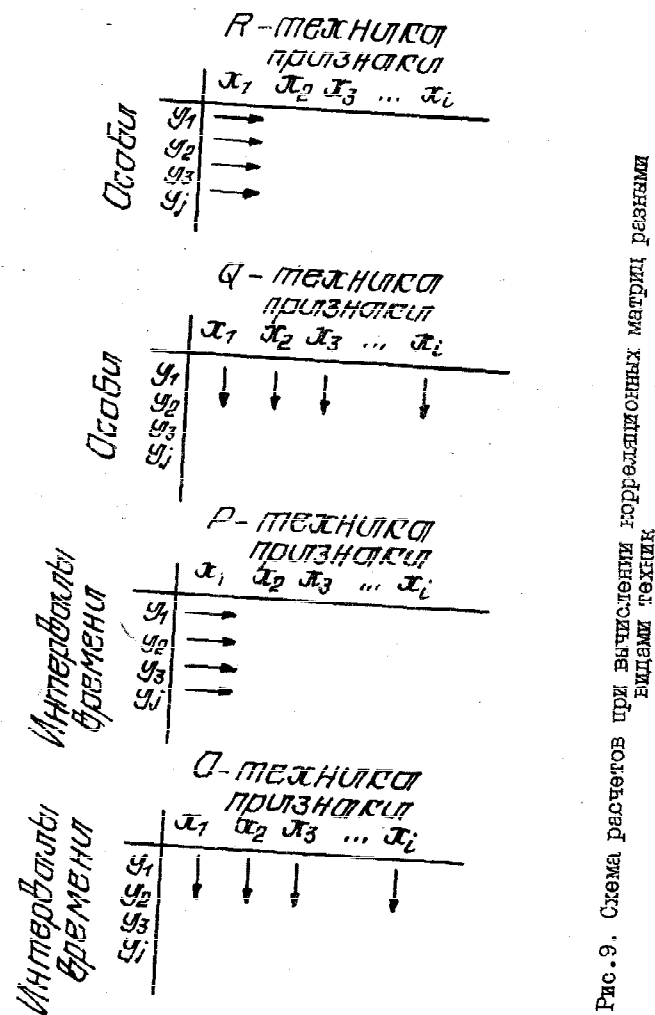


Рис. 9. Схема расчетов при вычислении корреляционных матриц разными видами техник

S-техника решает задачу динамической типологии объектов по одному признаку. В этом случае столбцы соответствуют объектам, а строки - интервалам времени.

T-техника выделяет периоды времени с характерными для них распределениями единственного учитываемого признака по объектам. В этом случае столбцы соответствуют интервалам времени, а строки - объектам.

Несмотря на то, что факторному анализу посвящена большая литература на этапе его расчетных процедур и интерпретации результатов, у биологов возникают математические и психологические трудности. В их основе лежат как определенные сложности метода, так и в равной степени (как это ни парадоксально) наличие готовых программ для ЭВМ. Тем не менее факторный анализ все в большей степени выступает как один из полезнейших методов ценопопуляционных исследований. К.М.Хайлов и В.П.Парчевский (1983, с.103) по поводу методов многомерной статистики писали: "Проходить мимо такого дара - значит лишить себя многих радостей творческого поиска".

Детерминирующий комплекс признаков

Для выявления состояния особей растений в популяционных исследованиях наиболее широко апробирована и получила признание схема анализа, включающая в себя R-технику получения корреляционной матрицы и ее факторное решение. В этом случае на основе факторного решения по размеру вклада каждого из морфологических параметров в факторы оценивается их биологическая важность, а число факторов и вклад первого фактора в факторное решение в определенной степени отражают уровень целостности организма.

Рабочий алгоритм для выявления детерминирующего комплекса ключевых, индикаторных признаков общего состояния особей растений складывается из четырех этапов. В таблицах 10, 11, 12 они раскрыты на учебном примере, который непригоден для биологических выводов, но поясняет техническую сторону процедуры.

Первый этап связан с получением выборки особей из изучаемой ценопопуляции. На этом этапе важно обратить внимание на обязательность выполнения ряда важных условий. Ценопопуляция изучаемого вида растения должна быть четко определена как синтаксономически, так и хорологически. При клинальных популяциях экотонные зоны исключаются или из них берутся отдельные выборки, если это преду-

Т а б л и ц а 10
Матрица исходных данных, содержащая параметры морфогенеза ярутки полевой (учебный пример)

Особь	Параметры				
	I - W	2 - h	3 - REI	4 - RGR	5 - NAR
1	6,35	57,0	37,8	9,16	8,50
2	24,10	61,0	54,3	9,64	10,39
3	0,76	25,0	3,2	8,25	5,38
4	2,89	49,0	53,6	8,09	8,48
5	17,40	63,4	36,1	11,14	12,61
6	1,77	48,5	35,0	5,03	5,77

Т а б л и ц а 11
Матрица коэффициентов корреляции (R-техника) морфогенетических параметров ярутки полевой (учебный пример)

№ п/п	Параметры	Параметры				
		I	2	3	4	5
1	W	-	0,7195	0,4690	0,6711	0,8229
2	h		-	0,7844	0,6321	0,8240
3	REI			-	-0,4856	0,5484
4	RGR				-	0,8280
5	NAR					-

Т а б л и ц а 12
Факторное решение для параметров морфогенеза ярутки полевой (учебный пример)

№ п/п	Параметры	Факторы			Общность	
		F ₁	F ₂	F ₃	Исходная	Вычисленная
1	W	0,8895	0,1359	-0,1673	0,8229	0,8377
2	h	0,9529	-0,3192	-0,4402	0,8240	1,2037
3	REI	0,5358	-0,8071	0,3974	0,7844	1,0964
4	RGR	0,6229	0,8402	0,4318	0,8280	1,2804
5	NAR	0,9699	0,2075	0,1898	0,8280	1,0198
Вклад фактора		3,3150	1,5208	0,6022	4,0873	
Процент исходной общности		81,1	37,2	14,7		

смотрено планом исследования. Выборка должна быть репрезентативной по своему объему в отношении к данной популяции. Определение размера репрезентативной выборки, когда известен объем генеральной совокупности и когда он не известен, ведется по правилам математической статистики. Минимальный объем выборки для оценки особей определяет морфоструктурный параметр, имеющий наибольшую изменчивость. Выборка должна включать в себя особи, находящиеся в одном и том же возрастном состоянии. Для популяций нормального типа рекомендуется отбор особей возрастного состояния E₂. При более детальных исследованиях, когда состояние особей определяют несколько раз в течение сезона или для каждой из возрастных групп в отдельности, берутся самостоятельные выборки особей из каждой возрастной группы.

Второй этап состоит в оценке значений морфоструктурных, ростовых и продукционных количественных параметров для каждой особи в отдельности. В соответствии с принятой классификацией морфопараметров рекомендуется для целей первичного изучения нового для исследователя вида растения или новой биоморфы использовать 23 - 30 статистических и динамических параметров. Этот этап завершается составлением матрицы первичных данных, образец которой дан в табл.10.

Третий этап заключается в вычислении матрицы корреляций на основе R-техники. В качестве меры связи здесь эффективен парный коэффициент корреляции. Матрица корреляций симметрична и поэтому заполняется обычно только одна ее часть, лежащая выше или ниже главной диагонали (табл.11). Вычисления коэффициента корреляции рационально вычислять на ЭВМ. Реализуются они и на микроЭВМ типа БЗ-34 со временем счета около 15 с.

Четвертый этап. На этом этапе находят факторное решение корреляционной матрицы (Иберла, 1980). Оно осуществляется по готовым программам на ЭВМ и завершается выделением некоторого числа факторов. Рекомендуется, как это сделано в табл.12, вычислять вклад факторов в исходную общность и приводить значения вычисленной общности. Из таблицы 12 видно, что для учебного примера в связи с его малым объемом (только 6 особей и 5 признаков) получено факторное решение низкого качества. Как правило, полнота факторизации должна приближаться к 100 %.

Для исследователей, не имеющих опыта работы с факторным анализом, настоятельно рекомендуется первые несколько факторных решений получить центроидным методом (Окунь, 1974) на настольных вычи-

ных машинах. Только после этого биолог, не имеющий специального математического образования, может содержательно интерпретировать факторные решения, полученные посредством готовых программ.

Факторный анализ позволяет ранжировать признаки по их значимости и степени взаимосвязанности по размеру их вклада в факторное решение. Выбор числа таких признаков, которые в дальнейшем будут использоваться для оценки качества особей, уже не подлежит формализации. Он целиком определяется биологическими задачами исследования.

При интерпретации результатов факторного решения его полезно сравнить с корреляционными плеядами, полученными для той же корреляционной матрицы. Графическое представление результатов факторного решения для пяти признаков ярутки полевой приведено на рис. 10, а корреляционная плеяда — на рис. 11. Для учебного примера с ярут.

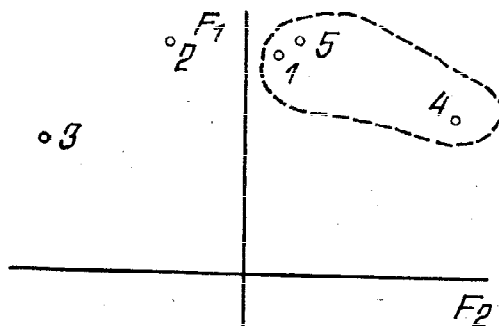


Рис. 10. Положение признаков морфогенеза ярутки полевой в пространстве первого (F_1) и второго (F_2) факторов (учебный пример). Нумерация признаков в соответствии с табл. 10

кой полевой видно близкое совпадение результатов этих двух методов. Они оба согласованно приводят к заключению, что детерминирующими морфоструктуру особей ярутки признаками являются нетто-ассимиляция, относительная скорость роста и фитомасса особи. Однако факторное решение (рис. 10) дополнительно указывает на функциональную близость параметров W и NAR , тогда как в корреляционной плеяде более скоррелированы RGR и NAR . При анализе бо-

льших, неучебных матриц взаимодополнительность метода корреляционных плеяд и факторного анализа выступает еще ярче.

Для целей первичной ориентировки в статусе особей и построения их иерархии иногда достаточен один признак (это морфометрический параметр, который внес наибольший вклад в первый фактор). Более точные оценки должны опираться на детерминирующий комплекс признаков, включающий 2 — 3 или большее их число.

Известны результаты морфометрических исследований с нахождением корреляционных матриц и получением факторных решений для довольно широкого круга объектов: подроста древесных пород, многолетних лесных трав, вегетативно-подвижных растений, зимующих однолетников и однолетних трав, морских водорослей. Учитывалось около 30 различных параметров морфогенеза особей как статических, так и динамических. Сравнительный анализ этих данных позволяет сделать некоторые общие заключения о характере целостности особей растений так, как она раскрывается через систему взаимосвязей морфогенетических параметров и оценить изменения статуса особей растений в ходе онтогенеза и под влиянием различных внешних факторов.

Корреляционные матрицы у всех видов растений, как правило, исчерпывающе описываются 2 — 3 факторами, которые в сумме охватывают 95 — 100 % исходной общности при вкладе первого фактора не ниже 50 — 60 %. Такая структура факторных матриц сама по себе свидетельствует о высокой морфологической целостности растительных организмов. Это означает также, что выделяемые факторы действительно дают интегральную оценку морфогенетическим явлениям.

В первый фактор наиболее весомый вклад вносят (в зависимости от вида растения) такие морфологические параметры, как фитомасса особи, годичный прирост побегов, абсолютная и относительная скорости роста и иногда размер листовой поверхности. В большинстве случаев на этой основе первый фактор можно интерпретировать как фактор роста. У однолетних трав, имеющих ограниченный период активного роста, первый фактор интерпретируется как фактор фотосинтетической деятельности (фотосинтетические усилия), так как в этом случае основной вклад в него вносят листовая поверхность и дополнительные признаки, оценивающие листовой аппарат: размер отдельного листа, отношение площади листьев к их весу и т.п. Второй фактор по составу признаков, которые вносят в него наибольший вклад, у растений разных жизненных форм обычно уверенно интерпретируется как фотосинтетическое усилие особи.

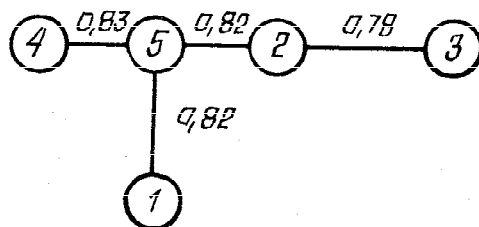


Рис. II. Корреляционная плеяда признаков морфогенеза ярутки полевой (учебный пример). Нумерация признаков в соответствии с табл. IО

Факторные матрицы позволяют ординировать морфологические признаки по их ценности для общей морфоструктуры растения. В результате факторизации выделяются естественные группы параметров, которые при графическом представлении факторного решения выглядят как скопления точек в факторном пространстве.

При ухудшении экологических условий местообитания структура факторных матриц растений меняется, в частности, в них падает удельный вес (вклад) первого фактора. Это явление можно расценивать как общее снижение целостности особей растений при эколого-фитоценологическом угнетении. Характерно, что при этом вклад параметров, которые прямо связаны с репродукцией растений, не снижается, а, напротив, даже увеличивается. Общая депрессия растений при их угнетении захватывает структуру и функционирование органов размножения в последнюю очередь. Признаки генеративной сферы вообще отличаются самостоятельностью и сравнительно независимыми эволюционными тенденциями. Ряд исследователей отмечал слабую или отсутствующую корреляционную связь вегетативной сферы с генеративной (Любарский, 1981). Рост и репродукция вообще, видимо, регулируются различными онтогенетическими механизмами и разными экологическими ресурсами и условиями.

Разные факторы угнетения часто вызывают несходные и даже диаметрально противоположные изменения в морфологической структуре особей. Но в ряде других случаев угнетение особей имеет одинаковые морфологические последствия независимо от причины. Отношение особей к тому или иному простому экологическому фактору меняется

от центра ареала к его периферии. Причиной этому служит не только экотипический полиморфизм в пределах вида, но и значительная качественная смена экологического режима, в рамках которого действует тот или иной простой экологический фактор.

Структурные следы адаптации к основным экологическим режимам вообще отличаются большой полиморфностью. Они неспецифичны. Приходится также различать реакции особей на постоянно действующие экологические факторы и флуктуации экологического режима. Цена адаптации к флуктуирующему экологическому режиму выше, чем к стабильному. Не совпадают и морфологические параметры, отражающие эти два разных типа приспособительных реакций особей.

Целостность морфологической структуры особей растений изменяется по фазам онтогенеза. По мере роста и развития растений вклад первого фактора обычно снижается, меняются и индикаторные, ключевые признаки. В репродуктивную фазу на первый план выдвигается общая фитомасса растения и репродуктивное усилие. Возрастает теснота связи вегетативной и генеративной сфер, которые были ранее существенно изолированы друг от друга. Ряд таких случаев повышения значений коэффициентов корреляции между признаками вегетативных органов с возрастом у древесных растений описала И.В. Карманова (1976). А.М. Мауринь и Л.А. Рате (1980) при изучении сальвии также выявили онтогенетические тренды корреляции морфологических параметров и подразделили значения коэффициентов корреляции на четыре группы: возрастающие, снижающиеся, стабильные и флуктуирующие. Это переключается с концепцией онтогенетических тактик.

На базе факторного анализа оказывается возможным конструирование морфометрических моделей особей растений как для случаев произрастания их в оптимальных условиях, так и для фонов эколого-фитоценологических стрессов. Такие модели наглядно и достаточно точно раскрывают траектории отдельных морфологических параметров в факторном пространстве при изменении экологического режима. Этой особенностью моделирование на базе факторных решений позитивно отличается от распространенных классов моделей морфогенеза.

В целом при любых ценопопуляционных исследованиях необходимо учитывать, что все признаки растений не только изменчивы, но и неравноценны. Выбор детерминирующего комплекса ключевых, индикаторных признаков морфогенеза особей растений должен базироваться не на субъективной основе, а на объективных показателях. Эту объек-

визацию обеспечивает рассмотрение системы корреляционных связей параметров и ее факторный анализ.

Если рассматривать систему корреляционных связей морфологических признаков как проявление целостности растительных организмов, то устойчивость корреляционных связей оказывается мерой реакции особей растений на различные стрессовые воздействия. Корреляционные и факторные матрицы открывают возможности для интегральной оценки степени целостности морфогенеза особей растений. Используя подходы, развитые Ольсоном и Миллером (Olson, Miller, 1958), для этой цели может быть предложен индекс морфологической интеграции особей в виде отношения числа статистически существенных связей в координационной матрице к их общему числу. Если число статистически существенных морфологических корреляций на уровне существенности 99,95 % обозначить через B , а общее число измеренных параметров через n , то индекс морфологической интеграции I будет равен

$$I = \frac{B}{(n^2 - n)/2} \times 100.$$

При нахождении общего числа связей необходимо исключить диагональные элементы, а сам подсчет ограничить только одной половиной матрицы в силу ее симметричности.

Амплитуда значений индекса морфологической интеграции у особей растений разных видов и разных ценоотических популяций, по-видимому, достаточно широка. Так, например, у люцерны посевной оценки значений индекса были получены по отношению групп особей из разреженного и загущенного посевов. При этом использовались выборки одинакового размера и были учтены по 23 морфогенетических параметра. Для растений люцерны ширококормного посева индекс морфологической интеграции оказался равным 45,9 %, а для загущенного — только 18,6, что свидетельствует о падении морфологической целостности особей люцерны при загущении посева.

Раскоррелированность признаков при падении жизнеспособности характерна и для вегетативно-подвижных растений. Индекс морфологической интеграции — полезная обобщающая оценка целостности особей растений и устойчивости системы их морфологических корреляций. Оценку целостности морфогенеза особей в ценопопуляциях следует рассматривать как содержательную их характеристику, раскрывающую морфогенетический гомеостаз особей как элементов ценопопуляций.

ЖИЗНЕСПОСОБНОСТЬ ОСОБЕЙ РАСТЕНИЙ

Ценоотическая популяция — понятие более высокого уровня, чем особь. Среда ценопопуляций содержит больше разнородных элементов, чем среда отдельной особи. Этим создается предпосылка к изменениям роста и развития особей, находящихся в несходных условиях обитания, изменениям, которые ведут к четким морфоструктурным отличиям особей друг от друга. Такая неравноценность особей носит в основном количественный характер. Отличия особей друг от друга такого типа В.Н.Сукачев (1915) называл дифференциацией. Вопрос о дифференциации особей широко обсуждался в биологической литературе с позиции ее роли для внутривидовых отношений и как фактора видообразования. Значение этой формы неравноценности особей для ценопопуляционных явлений остается малоизученным. Но ясно, что внутривидовая дифференциация является важным механизмом обеспечения устойчивости популяций.

Одним из первых на неравноценность особей одного вида по количественным морфометрическим показателям на основе изучения *Chrysanthemum sibiricum* указывал А.А.Гордатын (1907). Морфологическую дифференциацию особей *Arrhenatherum elatius* и *Phleum pratense* при их совместном произрастании описал В.Б.Сочава (1926). Большая самостоятельная литература существует по вопросу дифференциации деревьев в лесонасаждениях. Установлено, что в разновозрастных популяциях древесных растений отмирание особей идет путем их предварительной дифференциации на классы роста, а в разновозрастных такой дифференциации нет.

В геоботанической литературе в качестве первого приближения к оценке качества особей в популяциях прибегают к выявлению иерархии по размеру. Спектр дифференциации особей по размеру и элементам их морфологической структуры раскрывает внешние отличия особей друг от друга. Но его сущностный биологический смысл гораздо глубже. Морфологическая неоднородность особей растений сопряжена с комплексом их биологических свойств и особенностей. В различных морфоструктуры находят внешнее выражение неравноценность ростовых и продукционных процессов, эффективности использования ресурсов местобитания, устойчивости к различным стрессовым воздействиям,

т.е. в комплексе свойств, которые можно рассматривать как жизненное состояние особи.

Разница размерности особей отражает многие стороны их биологической неравноценности. Особи разного размера не тождественны между собой по скорости роста. Корреляция отмирания особей с их размерами неоднократно устанавливалась для разных видов растений. Крупные особи продуцируют больше семян.

Но тем не менее размер особи сам по себе не дает исчерпывающей характеристики ее жизненного состояния. Общепринятыми критериями высокой жизнеспособности особей являются повышенный уровень метаболических процессов, высокие значения показателей роста и формообразования, эффективное размножение, повышенная устойчивость и приспособляемость к действию неблагоприятных факторов, значительная длительность жизни особей.

В практическом применении эти критерии очень расплывчаты, что придает термину "жизненное состояние" неопределенность. Не можно заметить и другое — критерии жизненного состояния в значительной степени отводятся к характеристикам роста и продукционного процесса. Морфогенез растений интегрирует уровень метаболических процессов и через морфологический статус вегетативных и генеративных органов информативно характеризует жизнеспособность особей. Для обеспечения однозначности понятий и терминологии характеристику жизненного состояния особей растений, выполненную с опорой на морфометрические параметры, оценивающие рост и продукцию растений, было предложено называть виталитетом (Злобин, 1984).

Дифференциация особей по виталитету является одной из форм внутренней разнокачественности популяционных систем. Именно она приводит к разным вторичным формам иерархии особей в популяциях по размеру, выживаемости, темпам прохождения этапов онтогенеза и т.п. Еще в 1920 г. В.Н. Любименко (1920, с.163) писал: "В природных условиях каждый вид представлен собранием индивидуумов неодинаковой жизнеспособности". Определенный уровень жизнеспособности особей необходим прежде всего для их выживания. А эту биологическую функцию можно считать фундаментальным свойством живых организмов, даже более важным для них, чем размножение.

Информативность разных признаков особей для оценки их виталитетного состояния существенно различна. Каждый из признаков отличается специфической изменчивостью и пластичностью в отношении экологических и ценологических воздействий. Оценки особей, сделан

ные по случайно взятым признакам, не совпадают и биологически не информативны. С учетом того, что закономерности метаболизма растений с большой полнотой проявляются в характере их роста и морфогенеза, жизненное состояние растений с достаточной степенью точности раскрывается только в комплексе морфоструктурных и ростовых параметров.

Отдельные морфологические признаки и их сочетания часто использовались для оценки жизнеспособности особей растений. Но сам выбор параметров обычно определялся лишь интуицией исследователя, что снижало степень доверия к таким оценкам. "Отыскание интегральных критериев состояния — актуальная общебиологическая задача", — отмечал К.М. Хайлов (1981, с.865).

При решении довольно широкого круга популяционных проблем необходима не только общая оценка жизнеспособности, виталитета каждой особи, но и ранжирование особей по уровню виталитета, отнесение каждой из них к какому-то определенному классу виталитета. Их должно быть по меньшей мере три: первый — а, второй — б, третий — с. Реализация этой задачи возможна на основе одного из трех подходов — одномерного, двумерного, многомерного.

Одномерный подход основан на оценке виталитета каждой конкретной особи по одному ее признаку. Как было показано, таким признаком, в достаточно полной степени интегрирующим виталитет, является один из морфометрических параметров. Это может быть в зависимости от жизненной стратегии вида фитомасса, листовая поверхность или один из динамических параметров. Алгоритм для выявления такого признака был описан в главе 5. Он базируется на последовательном применении корреляционного и факторного анализов и определяется с учетом конкретной решаемой биологической задачи.

После определения индикаторного признака виталитета особи упорядочиваются, ранжируются по значению этого признака. Эта процедура не сложна. Но дальнейшее отнесение особи к одному из трех классов виталитета требует определения границ классов. Простое разделение ранжированного ряда на три равных интервала искажает истинную картину из-за того, что в любой такой ранжированной совокупности преобладают особи с малыми значениями выбранного морфометрического параметра. Это ведет к тому, что из-за асимметрии статистического ряда распределения класс "с" автоматически окажется перегружен особями.

Проблема асимметрии рядов распределений применительно к по-

пуляционным исследованиям нуждается в специальном рассмотрении. Асимметрию вычисляют по формуле

$$A = \frac{\sum (x_i - \bar{x})^3}{N \cdot \sigma^3},$$

где x_i - значение признака, $\bar{x}$ - среднее арифметическое, σ - стандартное квадратическое отклонение, N - объем выборки. Значения "А" лежат в амплитуде от 0 до 1, но при сильной асимметрии могут быть и более 1. Числитель этой формулы находят по расчетной формуле

$$\sum (x_i - \bar{x})^3 = \sum x^3 - 3 \sum x \sum x^2 / N + 2 (\sum x)^3 / N^2.$$

Если для статистического ряда известна мода (M_o), асимметрию находят по-другому:

$$K_A = \frac{\bar{x} - M_o}{\sigma}.$$

Тогда значения K_A варьируют от -3 до +3. Если $K_A > 0$, то асимметрия правосторонняя, если $K_A < 0$ - левосторонняя (рис.12).



Рис.12. Правосторонняя (А) и левосторонняя (Б) асимметрия рядов распределения

Для большинства параметров морфогенеза асимметрия - правосторонняя (положительная). Она показана на большом фактическом материале (Горохова, 1975; Злобин, 1978; Любарский, 1984; Миркин и др., 1986). В неблагоприятных эколого-ценотических условиях асимметричность обычно возрастает.

Разделение асимметричного статистического ряда на три равных интервала неизбежно занижает объем класса "а", в область которого попадает лишь небольшая доля особей выборки. Здесь более корректен другой путь: по общей совокупности всех выборок, которые

входят в изучаемый градиент или ценоз, вычисляется среднее арифметическое и находятся его доверительные интервалы

$$\bar{x} \pm t_{0,05} s_{\bar{x}},$$

где $t_{0,05}$ - значение критерия Стьюдента, $s_{\bar{x}}$ - ошибка. Все особи, виталитет которых ограничен интервалом от $\bar{x} + t_{0,05} s_{\bar{x}}$ до $\bar{x} - t_{0,05} s_{\bar{x}}$, составляют второй (в) класс. Особи со значениями индикаторного параметра $> \bar{x} + t_{0,05} s_{\bar{x}}$ войдут в первый (а) класс, а $< \bar{x} - t_{0,05} s_{\bar{x}}$ - в третий (с) класс (рис.13 А). Этот прием тоже

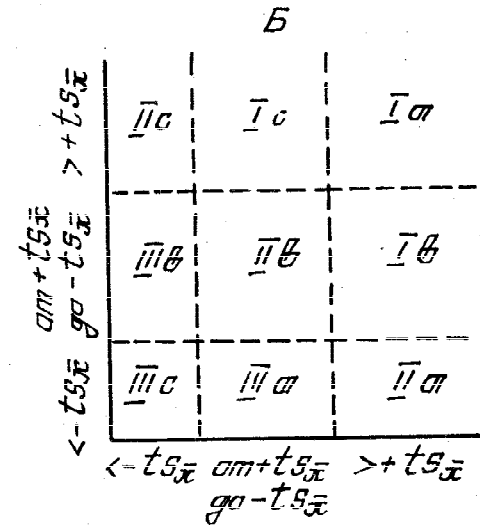
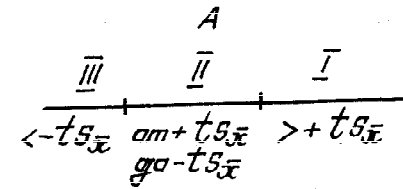


Рис.13. Графическая основа для группировки особей растений по классам виталитета: А - одномерный подход, Б - двумерный подход (пояснения см. в тексте)

имеет определенный изъян, иногда несколько заужая объем среднего класса, да и само положение границ классов оказывается обусловленным дисперсией используемого параметра.

Биологически содержательнее оценка виталитета особей как многопризнаковых систем хотя бы по двум морфометрическим параметрам. Процедура двумерной ранжировки иллюстрирует схема на рис. 13Б. Используя прием $\bar{x} \pm t_{0,05} s_{\bar{x}}$, здесь легко расчленить выборки по виталитету особей на 9 групп, которые при необходимости объединяют в три класса виталитета: I а, I б и I в - класс "а", II а, II б и II в - класс "б", III а, III б и III в - класс "с".

В качестве примера на рис. 14 и 15 представлены результаты двумерной ранжировки особей *Polygonum scabrum* в посеве гороха и особей *Allaria petiolata* из дубового лесонасаждения в фазу начала их цветения. Эти данные прежде всего показывают, что обе ценопопуляции содержат гетерогенные по виталитету наборы особей растений. В ценопопуляции горца преобладают особи низших классов виталитета, а в ценопопуляции чесночницы особи равномерно распределены по классам виталитета. Здесь соответственно на классы а, б и с приходится 27,5, 40 и 32,5 % особей.

Растительные организмы - многопризнаковые биологические системы. Выявлению уровня их жизнеспособности в наибольшей степени соответствует использование комплекса признаков. Эту задачу можно успешно решить на основе Q-техники факторного анализа. Такой способ требует большого объема вычислительной работы, но зато позволяет получать интегрированные оценки виталитета с опорой на детерминирующий его комплекс признаков.

Q-техника отличается тем, что при составлении корреляционной матрицы перебор ведется по схеме особь - особь. Как отмечалось, Q-техника требует высокой тщательности в определении размерности признаков, так как абсолютные числовые значения измеряемых морфопараметров влияют на величину коэффициента корреляции. Размерность определяют, исходя из биологической значимости данного морфопараметра и его возможного вклада в факторное решение. Еще более надежно использование коэффициентов связи, не зависящих от размерности используемых морфологических параметров.

Полученная на основе Q-техники корреляционная матрица используется для получения факторного решения обычным способом. Факторное решение ординирует особи в факторном пространстве: они упорядочиваются размерами факторных нагрузок.

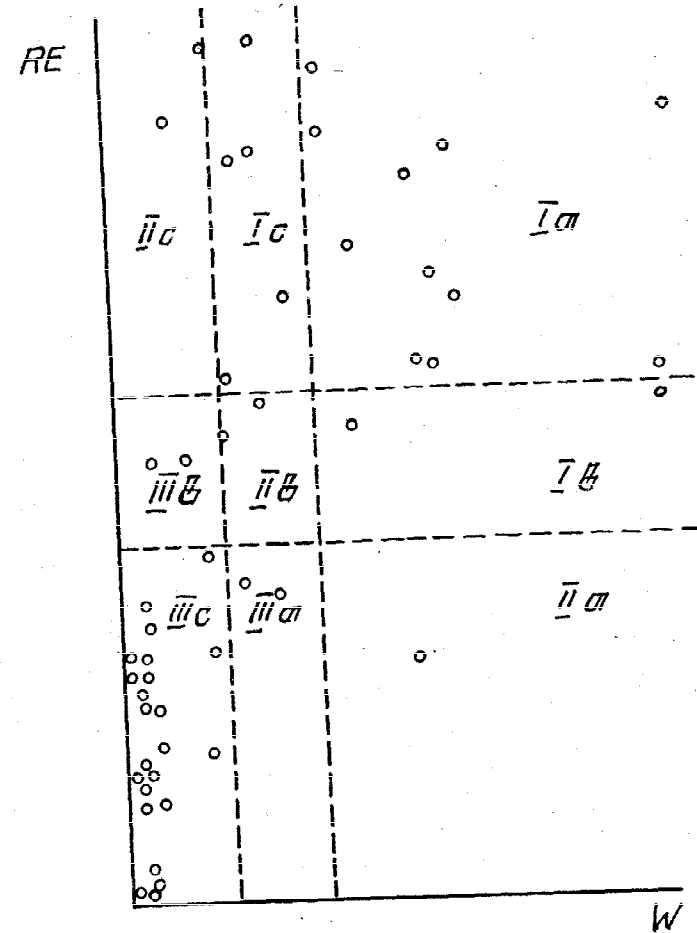


Рис. 14. Распределение особей горца шероховатого по классам виталитета - двумерное решение: W - фитомасса особей, RE - репродуктивное усилие

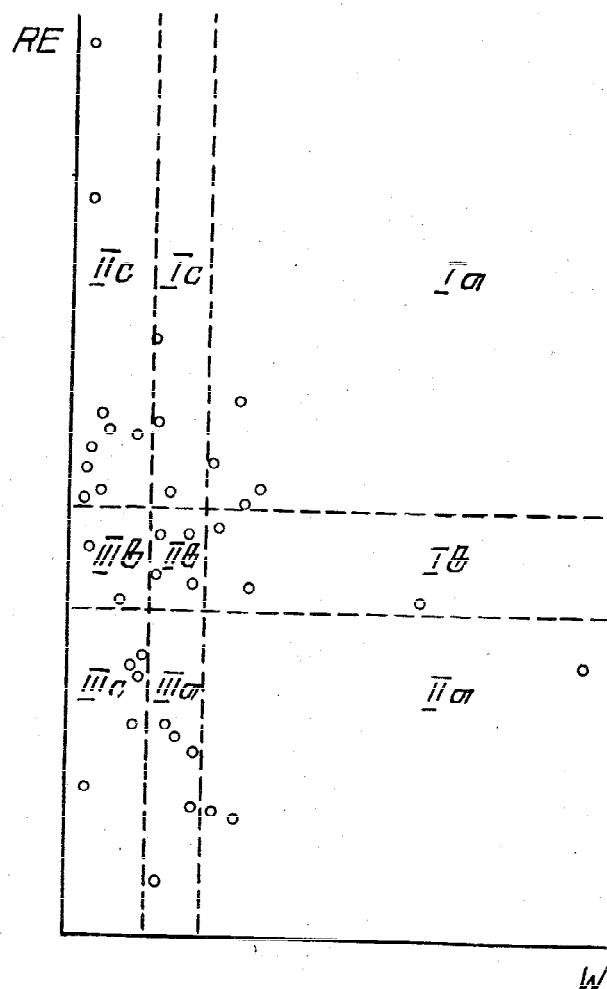


Рис.15. Распределение особей чесночницы черешковой по классам виталитета - двумерное решение: W - фитомасса особи, RE - репродуктивное усилие

Сравнительные возможности разных приемов ранжировки особей по виталитету и подразделения их по виталитетным классам целесообразно рассмотреть на конкретном примере (табл.13). Для этого из массива исходных данных в отношении популяции *Allaria petiolata* была составлена искусственная модельная подвыборка из 19 особей так, чтобы она представляла имеющееся в популяции их разнообразие.

Таблица 13
Оценка виталитета особей *Allaria petiolata* (I - 19) тремя способами

Тип ранжировки	: Доля особей по классам виталитета и их порядковые номера		
	a	b	c
Одномерная по W	5.3 % 7	84.2 % 1, 2, 3, 4, 8, 9, 10, 11, 12, 13, 14, 15, 16, 17, 18, 19	10.5 % 5, 6
Двумерная по W/A	15.8 % 2, 7, 9	63.2 % 1, 3, 4, 8, 10, 11, 12, 13, 14, 15, 16, 18	21.1 % 5, 6, 17, 19
Двумерная по W/RGR	26.3 % 3, 13, 15, 18, 19	36.8 % 1, 4, 5, 6, 7, 10, 17	36.8 % 2, 8, 9, 11, 12, 14, 16
Многомерная по W, A, RE, RGR, LAR II	26.3 % 2, 7, 11, 12, 16	15.8 % 8, 9, 14	57.9 % 1, 3, 4, 5, 6, 10, 13, 15, 17, 18, 19

Одномерная ранжировка по первому способу была выполнена путем расположения особей в порядке возрастания их фитомассы. Ранжированный ряд затем был расчленен на три части по критерию $\bar{x} \pm t_{0,05} s_{\bar{x}}$. В результате в класс "а" попало 5,3 % особей от общего их числа, в класс "б" - 84,2, а в класс "с" - 10,5 %.

Второй способ - двумерная ранжировка в пространстве призна-

ков фитомасса особи / размер листовой поверхности привел к перемещению части особей из среднего класса в высший и низший. Доля особей по классам "а", "б", "с" составила соответственно 15,8, 63,2, 21,1 %. Но двумерная ранжировка в пространстве других признаков фитомасса особи / относительная скорость роста уже не только изменила долю особей в том или ином классе виталитета, но и привела к перемещению некоторых особей из высшего класса в средний и из низшего в средний, а из среднего - частью в высший и частью в низший. В результате распределение особей по классам виталитета составило 26,3, 36,8 и 36,8 %.

Оценка виталитета особей на основе многомерного анализа была проведена по пяти признакам: W , A , RE , RGR и LAR_{II} . Первоначально был проведен корреляционный анализ в виде Q -техники, а затем найдено факторное решение. Полнота факторизации составила 98,6 % от исходной общности, на долю первого фактора пришлось 75,6 %. Это дало возможность ранжировать особи по их вкладу в первый фактор. При разделении этого ряда на три равные части в категорию высшего класса виталитета попали 26,3 % особей, среднего - 15,8, низшего - 57,9. Доля особей среднего класса при этом способе ранжировки оказалась наименьшей. Но принципиальная особенность оценки виталитета особей по комплексу признаков состояла в другом. Факторизация привела к своеобразной поляризации особей. На одном конце ранжированного ряда оказались собранными крупноразмерные особи с наибольшими значениями фитомассы и размера листовой поверхности, а на другом - особи мелкие, но с максимальной относительной скоростью роста и высокими значениями LAR_{II} . Выявленная на основе факторного анализа группа мелких, но быстро растущих особей *Allaria petiolata* существовала вполне объективно.

Ранжирование особей на основе Q -техники факторного анализа принципиально отличается от ранжирования одно- и двумерными техниками. Одно- и двумерное ранжирование опирается на варьирование признаков. Оно биологически содержательно и результативно, если этот высоковарьирующий признак функционально значим для растения. Факторный анализ ранжирует особи с опорой на комплекс признаков, которые имеют максимальную коррелятивную связь между собой и с другими признаками. Основой ранжирования в этом случае являются уровни биологической целостности особей и скоррелированности их структур.

Выявление комплекса признаков, детерминирующих виталитет особей, с опорой на уровень скоррелированности признаков между собой может осуществляться и методом анализа корреляционных плеяд. В центре каждой корреляционной плеяды находится признак-индикатор плеяды, который наиболее тесно связан со всеми другими признаками этой плеяды и может быть ее представителем.

Факторное решение тоже базируется на корреляционной матрице. Но оно не сводится к ее "копированию". Факторизация дает обобщенную оценку системе взаимосвязей между признаками, включая и те из них, которые отсутствуют в матрице исходных данных. По этой причине детерминирующий комплекс признаков виталитета, найденный методом корреляционных плеяд, не будет идентичен комплексу, выявленному методом факторного анализа. Оба подхода дополняют друг друга и способствуют нахождению биологически более содержательного решения.

Соотношение корреляционных плеяд и факторных решений демонстрируют схемы на рис.16 и 17, где эти решения наложены друг на друга. У липерны посевной (рис.16) на уровне значений коэффициентов корреляции 0,9 и более выявлено четыре плеяды. Расчеты показали, что их признаками-индикаторами соответственно являются LAD (признак № 20), w_G (8), RGR_A (17) и в последней плеяде равнозначные a_L (6) и w_L (7). В общей корреляционной структуре первый фактор (табл.14) наибольшими нагрузками охватил часть первой и всю вторую плеяду. Наибольший вклад в первый фактор вносили BMD (признак № 21) и w (1). Второй фактор охватил третью плеяду и часть первой с наибольшей нагрузкой у LAR (12) и LWR (13), третий - четвертую плеяду и ряд сопутствующих признаков с максимальной нагрузкой у a_L (6) и w_L (7).

В случае с *Allaria petiolata* (рис.17) на уровне значений коэффициента корреляции 0,9 и более также было выделено четыре плеяды признаков: одна крупная и три, включающие по два признака каждая. В качестве признака-индикатора первой плеяды выступает w , а индикаторами остальных плеяд можно считать параметры LAR , RE и a_L . В факторном решении (табл.15) наибольшие нагрузки последовательно имели параметры w , LWR (LAR) и RGR_L . В этом случае ведущая группа параметров первого фактора практически совпала с центральной плеядой. Второй фактор охватил две другие небольшие плеяды, а третий - четвертую с сопутствующими признаками, которые, кстати, не всегда тяготеют к данной плеяде.

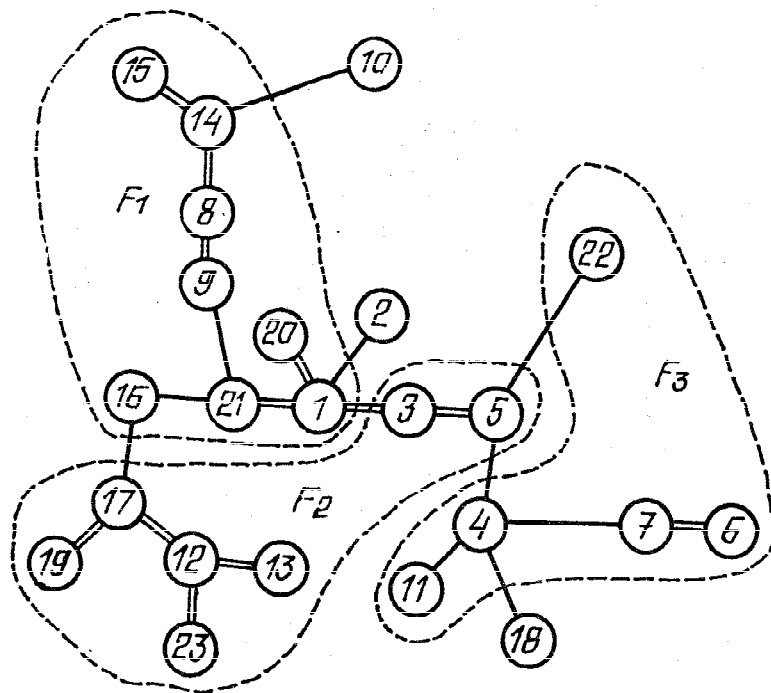


Рис.16. Корреляционные плеяды и факторное решение для морфологических параметров люцерны посевной. Нумерация параметров в соответствии с табл.14

Оценивая эти результаты, можно видеть, что выделение детерминирующего комплекса признаков виталитета особей в каждом из этих случаев представляет непростую задачу. С опорой на признаки-индикаторы плеяд и отдавая некоторое предпочтение факторным решениям как более обобщающим морфоструктуру, можно детерминирующий комплекс люцерны составить из параметров BMD , W , LAD , W_G , LAR . у *Allaria petiolata* в этот комплекс могут быть включены W , LAR , RE , RGR_L .

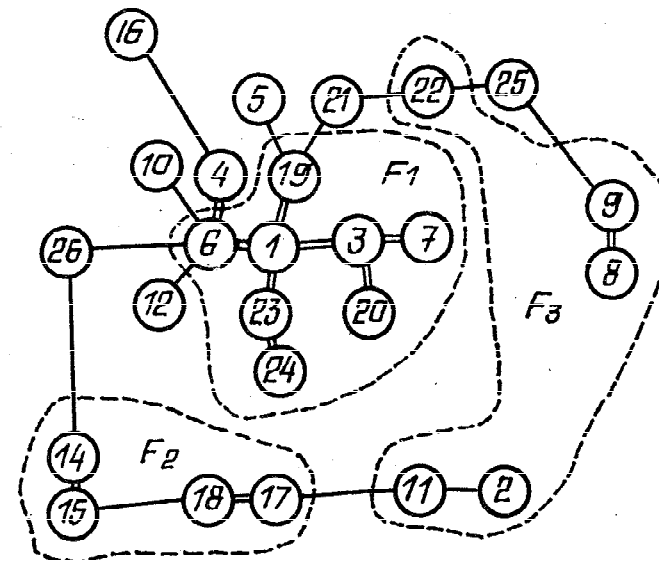


Рис.17. Корреляционные плеяды и факторное решение для морфологических параметров чесночницы черешковой. Нумерация параметров в соответствии с табл.15

В приведенных примерах самостоятельность решений метода корреляционных плеяд и факторного анализа требует тщательности заключительного решения о составе детерминирующего виталитет комплекса параметров. В ряде других случаев для растений иных жизненных стратегий корреляционные плеяды и факторное решение совпадают более близко. Это облегчает итоговую интерпретацию.

Заключения о жизнеспособности особей не однозначны для всех экологических ситуаций. В одних условиях жизненно важными для растений оказываются одни структуры и свойства, в других - совсем иные. Биологически содержательный анализ должен предшествовать расчетным процедурам и обеспечивать включение в матрицы исходных данных тех признаков особей, которые являются наиболее важными. Биологическая интерпретация необходима и при оценке результатов ранжирования.

Т а б л и ц а 14
Факторное решение
для параметров морфогенеза личерны посевной

№ п/п	Параметры:	Факторы			Общность	
		F ₁	F ₂	F ₃	Исходная	Вычисленная
I	W	0,9476	-0,3211	0,0420	0,988	1,0028
2	h	0,6867	-0,1317	0,2112	0,674	0,5335
3	W _L	0,7607	-0,6367	0,0384	0,999	0,9855
4	N _L	0,6641	-0,4796	0,4562	0,890	0,8792
5	A	0,7605	-0,6369	0,0380	0,999	0,9854
6	a _L	0,2339	-0,3829	-0,6654	0,988	0,6441
7	W _L	0,2078	-0,3492	-0,7171	0,988	0,6794
8	W _G	0,8935	0,2099	0,2023	0,985	0,8833
9	N _I	0,8662	0,1819	0,2036	0,904	0,8248
10	W _I	0,6492	-0,1431	0,0901	0,710	0,4501
II	B	0,5356	-0,3473	-0,6344	0,797	0,8099
12	LAR	-0,4393	0,8236	-0,2899	0,999	0,9553
13	LWR	-0,4451	0,8217	-0,2845	0,999	0,9542
14	RE I	0,8640	0,2216	0,1348	0,987	0,8138
15	RE II	0,8284	0,2804	0,1404	0,987	0,7846
16	RGR	-0,8095	0,1357	0,1634	0,811	0,7004
17	RLGR	-0,7274	0,6721	-0,2009	0,997	1,0212
18	AGR	0,2996	-0,5568	0,1971	0,659	0,4386
19	ALGR	-0,4047	0,7702	0,1598	0,933	0,7825
20	LAD	0,8896	-0,4019	-0,0183	0,978	0,9532
21	BMD	0,9520	-0,2418	-0,0613	0,988	0,9685
22	NAR	-0,1566	-0,2928	-0,3455	0,337	0,2296
23	LAR II	-0,4794	0,7565	-0,2316	0,940	0,8558
Вклад фактора		10,5362	5,3809	2,2187	20,537	
Процент исходной общности		51,3	26,2	10,8		

Т а б л и ц а 15
Факторное решение
для параметров морфогенеза *Allaria petiolata*

№ п/п	Параметры:	Факторы			Общность	
		F ₁	F ₂	F ₃	Исходная	Вычисленная
I	W	0,9916	0,0164	-0,1375	0,9874	1,0024
2	h	0,5248	0,2281	0,5988	0,8535	0,6860
3	W _L	0,9583	-0,1229	-0,2363	1,0000	0,9893
4	N _L	0,8837	-0,0119	-0,2402	0,8227	0,8389
5	d	0,8606	0,0023	0,0557	0,8657	0,7437
6	W _S	0,9838	0,0831	-0,2282	0,9924	1,0268
7	A	0,9587	-0,1220	-0,2366	1,0000	0,9899
8	W _L	0,6972	-0,4044	-0,4134	0,9999	0,8205
9	a _L	0,6589	-0,4184	-0,4873	0,9999	0,8467
10	B	0,8266	0,0772	-0,3643	0,8692	0,8219
II	W _G	0,5509	0,4454	0,5600	0,8535	0,8155
12	N _G	0,8814	0,2211	-0,0704	0,8798	0,8307
13	LAR	0,1432	-0,9641	0,0268	0,9999	0,9507
14	LWR	0,1375	-0,9752	0,0773	0,9999	0,9759
15	SWR	-0,4908	-0,0339	-0,3837	0,6761	0,3893
16	RE I	-0,3298	-0,7272	0,4475	0,9538	0,3150
17	RE II	-0,4510	-0,6623	0,3913	0,9539	0,7952
18	AGR	0,9097	-0,0265	0,0679	0,8994	0,8329
19	AGR _I	0,8204	-0,1254	-0,2623	0,9185	0,7576
20	RGR	-0,6302	0,3419	0,5429	0,8807	0,8088
21	RLGR	-0,4078	0,3107	0,6243	0,8807	0,6526
22	BMD	0,9651	0,0337	-0,1655	0,9967	0,9599
23	LAD	0,9619	0,0364	-0,0719	0,9967	0,9317
24	NAR	-0,7398	0,4241	-0,2943	0,8728	0,8138
25	LAR II	0,6098	0,5005	-0,0723	0,7077	0,6276
Вклад фактора		13,7018	4,1930	2,8514	22,8609	
Процент исходной общности		59,9	18,3	12,5		

Не может быть однозначно формализована и процедура расчленения совокупности особей в их ранжированном ряду на классы виталитета. Жизненное состояние особей континуально. Качество оценок оказывается обусловленным широтой охвата исходного материала и представленностью в нем наибольшего числа возможных виталитетных состояний особей. В зависимости от репрезентативности выборки и по мере включения в нее новых групп особей границы классов виталитета смещаются. Этой особенностью ранжирование особей по виталитету принципиально отличается от ранжирования их, например, по возрастному состоянию, когда отнесение особи к тому или иному классу абсолютно однозначно.

Особи первого, второго и третьего классов виталитета выполняют в фитоценозах разные функции. Первые из них, по Е.Л. Любарскому (1984), составляют функциональную группу размножения, вторые — основную, формирующую биомассу популяции, третьи — группу резерва, обеспечивающую устойчивость популяции и контроль за размерами реализованной экологической ниши.

Особи высокой жизнеспособности, обеспечивающие воспроизводство, в наибольшей степени трансформируют среду обитания. Особи пониженного виталитета составляют резерв, который способен быстро заполнять появляющиеся при сукцессиях и нарушениях фитоценозов незанятые местообитания. Ослабленные особи пониженной жизнеспособности в наибольшей степени обогащены мутациями и наиболее перспективны для микроэволюции (Кошкин, Забродский, 1980).

Иерархия виталитета особей в ценопопуляциях складывается на ранних этапах роста и развития. В отличие от возрастной иерархии виталитетное состояние особей обратимо и поэтому отличается значительным динамизмом. Относительный неоднозначный характер оценок жизнеспособности особей делает проблему анализа виталитета сложной, но привлекательной для исследователя, требующей на каждом этапе работы творческого подхода и биологически осмысленных решений.

Глава 7

ВИТАЛИТЕТНАЯ СТРУКТУРА ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ

На базе информации об уровне жизнеспособности каждой конкретной особи открываются возможности раскрытия виталитетного состава популяций и общей оценки ценопопуляций по соотношению в них особей

разного виталитета. Еще в 1920 г. В.Н. Любименко (1920, с.163) писал, что в природных условиях каждый вид представлен собранием индивидуумов неодинаковой жизнеспособности. Поэтому виталитетные спектры ценопопуляций являются одной из важнейших в биологическом отношении популяционных характеристик.

В ценопопуляционных исследованиях анализ виталитетного состава ценопопуляций имеет широкие перспективы. Такой подход к составу популяций имеет целый ряд преимуществ: а) он опирается на деформации виталитета особей, которые являются первичными по отношению к изменениям возраста или генотипа растений, б) в наибольшей степени пригоден для изучения роли эколого-ценотических факторов в жизни ценопопуляций, так как виталитет особей при сменах эколого-ценотического режима изменяется в первую очередь, в) позволяет исследовать состав ценопопуляций независимо от их разно- или одновозрастности. Между уровнем виталитетной и возрастной структур популяций обычно существует определенное соответствие. Для популяций низкой жизнеспособности свойственны неполноценные возрастные спектры, низкая доля ювенильных и генеративных особей.

Методика оценки виталитетного состава популяций несложна. Набор значений того или иного параметра, который используется при изучении жизненного состояния особей, представляет собой статистический ряд. В ходе анализа его преобразуют и представляют в виде виталитетного спектра ценопопуляции.

Виталитетные типы ценопопуляций

В основу теории построения виталитетных типов популяций целесообразно в качестве исходного положить случай с расчленением континуума особей разного виталитета на три класса градации: высший, средний и низший, которые соответствуют I, II и III классам виталитета особей. Частоты встречаемости особей того или иного класса преобразуются в частоты и представляются в виде гистограммы. В такой гистограмме на оси абсцисс откладываются классы виталитетного состояния особей, а на оси ординат — частоты.

При анализе подобных гистограмм в качестве нулевой гипотезы принимается равномерность частотей каждого из виталитетных состояний. Этот случай отвечает равномерному (прямоугольному) статистическому распределению. Из основной гистограммы равномерного распределения можно вывести несколько основных производных типов. Восемь наиболее важных представлены на рис.18.

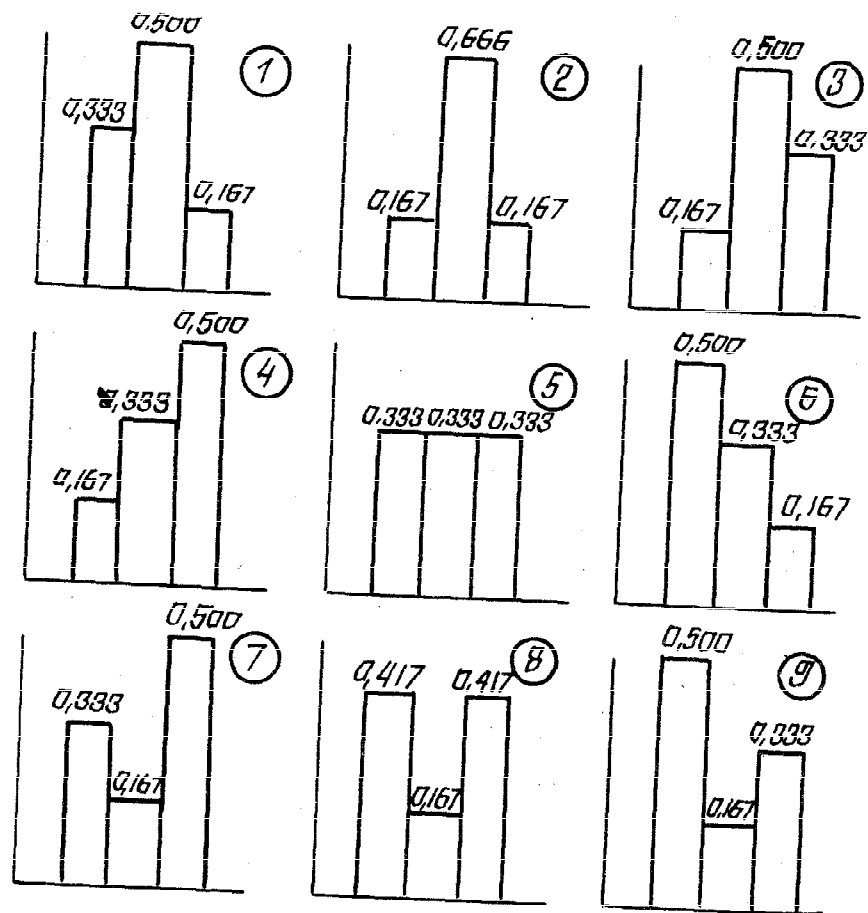


Рис.18. Типы виталитетных спектров ценопопуляций растений. Цифры над столбцами - теоретические частоты (пооянения см. в тексте)

Все различия между типами гистограмм и аппроксимирующими их кривыми распределения сводятся к двум основным признакам: центральной тенденции (экссесс) и скошенности (асимметрия). Центральная тенденция отражает степень концентрации вариантов вокруг среднего класса градации. Она может быть положительной или отрицательной в зависимости от того, больше или меньше фактическая частота, чем частота теоретическая, равная 0,3333. Скошенность - мера удаления гистограммы от центра симметрии. Симметричная гистограмма характеризуется равенством частот крайних, т.е. высшего и низшего классов градации. Скошенность указывает на преобладание в популяции особей с большими или малыми значениями тех параметров, на основе которых устанавливается виталитет особи. Различные типы гистограмм соответствуют разным структурным типам ценопопуляций.

Обзор гистограмм, производных от гистограммы равномерного статистического распределения, позволяет выделить три основных виталитетных типа ценопопуляций (Злобин, 1976).

Проплетающие ценопопуляции характеризуются преобладанием особей первого (а) класса виталитета. Критическое условие их выделения $Q = 1/2 (a + b) \geq c$.

Равновесные ценопопуляции характеризуются равенством встречаемости особей виталитетных классов "а", "b" и "с". Для них $Q = 1/2 (a + b) = c$.

Депрессивные ценопопуляции характеризуются преобладанием особей третьего (с) класса виталитета. Критическое условие их выделения $Q = 1/2 (a + b) < c$.

В соответствии с основными типами гистограмм, приведенными на рис.18, проплетаящим ценопопуляциям соответствуют гистограммы 2, 3, 4, равновесным - 1, 5, 7, депрессивным - 6, 8, 9.

Расчетная процедура для определения виталитетного типа ценопопуляции сводится к следующим этапам:

а) оценка виталитета каждой особи из ценопопуляции или ее репрезентативной выборки на основе критериев, рассмотренных в главе 6, и распределение их по классам виталитета;

б) вычисление частот и построение гистограммы. Частоты (W) находят по формуле

$$W = n_i / N,$$

где n_i - число особей данного класса виталитета в выборке, N -

общий объем выборки. При построении гистограммы на оси абсцисс откладывают классы виталитета, на оси ординат – относительные плотности распределения ($W/\Delta x_i$). Тогда в гистограмме высота каждого столбца будет соответствовать относительной плотности распределения для данного класса виталитета, а площадь столбца – частости;

в) проверка нулевой гипотезы о соответствии полученной гистограммы основной гистограмме (тип 5 на рис.18) равномерного статистического распределения по формуле

$$\chi^2 = \frac{(f_1 - F_1)^2}{F_1} + \frac{(f_2 - F_2)^2}{F_2} + \frac{(f_3 - F_3)^2}{F_3},$$

где f – фактические частоты, F – теоретические частоты при числе степеней свободы $n - 1$. Следует иметь в виду, что в вышеприведенную формулу должны быть подставлены значения частот, а не частостей. Фактические частоты исследователь получает при обработке материала, теоретические приходится вычислять на основании частостей, приведенных на рис.18 над каждым столбиком гистограммы. Соответствующим изучаемому виталитетному типу популяции принимается тип гистограммы, минимизирующий величину хи-квадрат. При необходимости метод хи-квадрат позволяет сравнивать между собой отдельные гистограммы, полученные из разных выборок;

г) итоговое заключение о структурном виталитетном типе ценопопуляции на основании значения индекса Q .

Описанная процедура позволяет формализовать определение виталитетных типов ценопопуляций и исключить их выделение на интуитивной основе.

Изменения виталитетных типов ценопопуляций на эколого-ценотических градиентах

Поскольку виталитетные типы ценопопуляций растений отличаются между собой величиной индекса Q , появляется возможность использовать для установления их связи с условиями среды ординационные подходы. Виталитетные спектры ценопопуляций высокорезервативны, и это служит надежной базой для раскрытия тонких связей эколого-фитоценотической обстановки с ценопопуляционными характеристиками.

Так, например, на основе оценок виталитета особей по величине

их фитомассы был проведен анализ виталитетного состава трех ценопопуляций *Allaria petiolata* из ольхового, липово-кленового и дубового сообществ (рис.19). Виталитетные спектры этих ценопопуля-

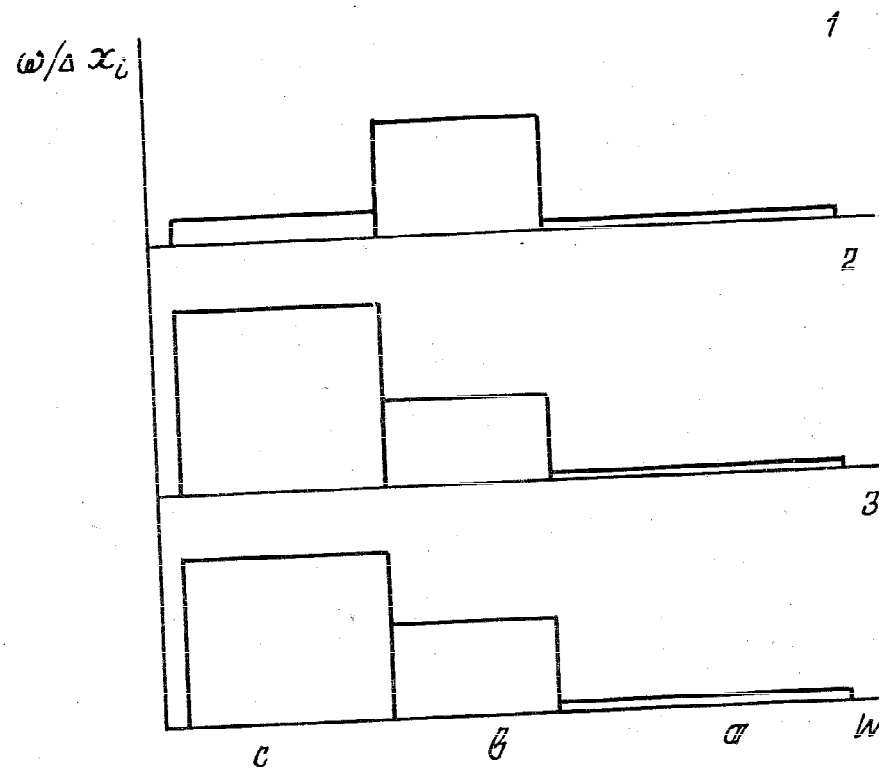


Рис.19. Виталитетные спектры ценопопуляций чесночницы черешковой в трех фитоценозах: ольховом, $Q = 0,448$ (1), липово-кленовом, $Q = 0,158$ (2) и дубняке, $Q = 0,213$ (3)

ций оказались разными. Наивысшее значение критерия Q было получено для ольховой ассоциации, что свидетельствует о ведущем факторе увлажнения для *Allaria petiolata*.

При рассмотрении виталитетного состава четырех видов эфемероидов широколиственного леса было установлено, что по градиенту

рекреации качество их ценопопуляций, оцениваемое по критерию Q , закономерно менялось (табл.16). При этом общее качество ценопопуляций этой группы видов под влиянием рекреации упало в два раза.

Т а б л и ц а 16
Качество ценопопуляций лесных эфемероидов

Виды растений	Ступени рекреации			
	I	II	III	IV
<i>Scilla sibirica</i>	0,40 процв.	0,36 процв.	0,24 депр.	0,00 депр.
<i>Corydalis solida</i>	0,37 процв.	0,36 процв.	0,38 процв.	0,24 депр.
<i>Gagea lutea</i>	0,35 процв.	0,39 процв.	0,46 процв.	0,28 равнов.
<i>Anemone ranunculoides</i>	0,48 процв.	0,37 процв.	0,46 процв.	0,22 депр.
В среднем	0,40	0,37	0,38	0,19

Содержательные результаты по анализу виталитетных спектров горца шероховатого на основе оценки качества его популяций в разных яровых культурах получила А.С.Казанцева (1985). Она нашла, что значение критерия $Q = 1/2 (a + b)$ в чистой заросли горца было равно 0,36, в посеве овса - 0,13, пшеницы - 0,09, гороха - только 0,02. Это хорошо раскрыло сорноочищающие свойства посевов разных сельскохозяйственных культур.

Чем экологический режим благоприятнее для ценопопуляции, тем более выражена левосторонняя асимметрия виталитетных гистограмм, обусловленная повышенной долей в них особей высокого виталитета. Ценолитические стрессы ведут к увеличению правосторонней асимметрии и депрессивности популяции. Эти положения были подтверждены при анализе пятикомпонентных травосмесей (Миркин и др., 1985; Горская и др., 1985).

Вообще асимметрия распределения особей по виталитету является хорошей базой для оценки качества популяций. Но она имеет смысл только при оценке качества особей по одному единственному признаку. Кроме того, сама по себе право- и левосторонняя асимметрия не

может толковаться как признак преобладания в популяции особей низкой или высокой жизнеспособности. Разные признаки морфогенеза несут разную биологическую информацию. Так, ярутка полевая, по нашим наблюдениям, в посеве озимой ржи имела правую асимметрию для ряда распределения особей по фитомассе, что свидетельствовало об их угнетении. Но ряд распределения удельной листовой поверхности был левосторонним из-за развития теневых листьев увеличенного размера, что в данном случае являлось деградационным признаком.

Суждения о виталитетной структуре отдельных ценопопуляций возможны и на основе распределения особей в пространстве каких-либо двух признаков особей или тем более на основе распределения особей в факторном пространстве (Q -техника). Рассмотрим возможности этих подходов на конкретных примерах. На рисунке 20 представлено положение двух выборок из ценопопуляций горца шероховатого. Первая из них взята из посева озимой ржи, вторая - из бессменного посева яровой пшеницы. Видно, что в пространстве двух признаков W/KE эти популяции составили вполне самостоятельные группы, налагающиеся лишь частично. Особи в каждой из них отличались специфическими особенностями: для популяции горца из посева озимой ржи было свойственно варьирование в основном по размеру особей, тогда как в ценопопуляции из посева яровой пшеницы особи были сравнительно однородными, но сильно отличались друг от друга по размеру репродуктивного усилия.

Результативным оказался аналогичный подход и при изучении виталитетного состава ценопопуляций эфемероидов широколиственного леса по градиенту рекреации. В этом случае у *Corydalis solida* (рис.21) от первой к четвертой ступени рекреации наблюдалось изменение особей, которое привело к несовпадению "территории" этих ценопопуляций в пространстве факторов W/N_{F1} . Выявилась и своеобразная особенность *Corydalis solida* на четвертой ступени рекреации - у ее особей увеличивалось количество цветков.

Еще более высокой оказывается разрешающая способность методов оценки виталитетного состава популяций на основе Q -техники. Так, для рассмотренного выше случая с двумя популяциями горца шероховатого была применена оценка качества его особей по пяти наиболее важным ключевым параметрам: фитомассе особей, высоте, площади листовой поверхности, репродуктивному усилию и отношению площади листьев к фитомассе (LAR). По каждому из этих параметров внутри групп особей наблюдалось варьирование с взаимным перекрытием.

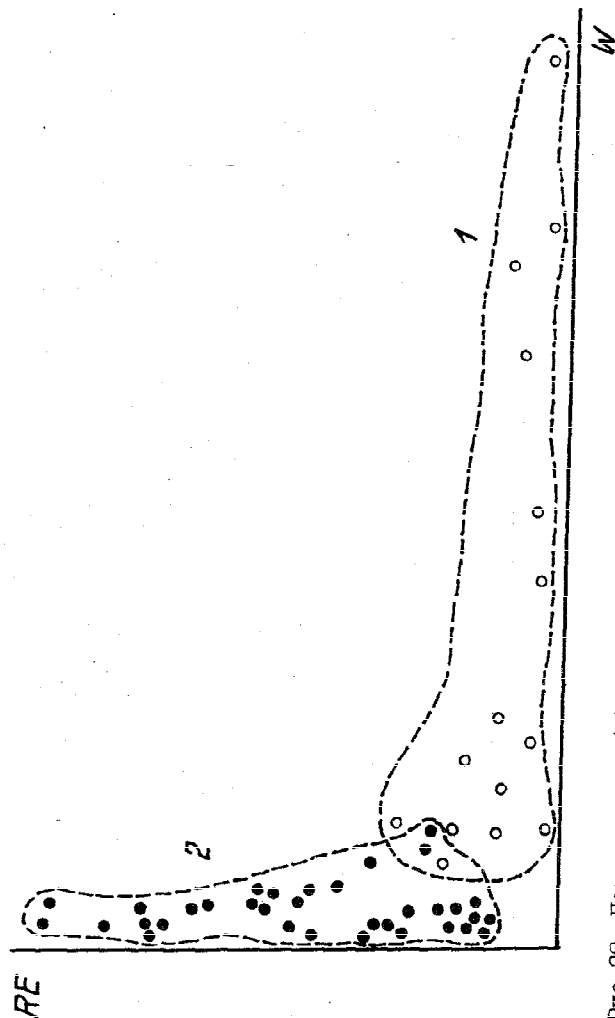


Рис.20. Положение особей двух ценопопуляций горца шероховатого в пространстве двух признаков: фитомассы особей (W) и репродуктивного усилия (RE).
1 - популяция из посева озимой ржи, 2 - популяция из посева яровой пшеницы

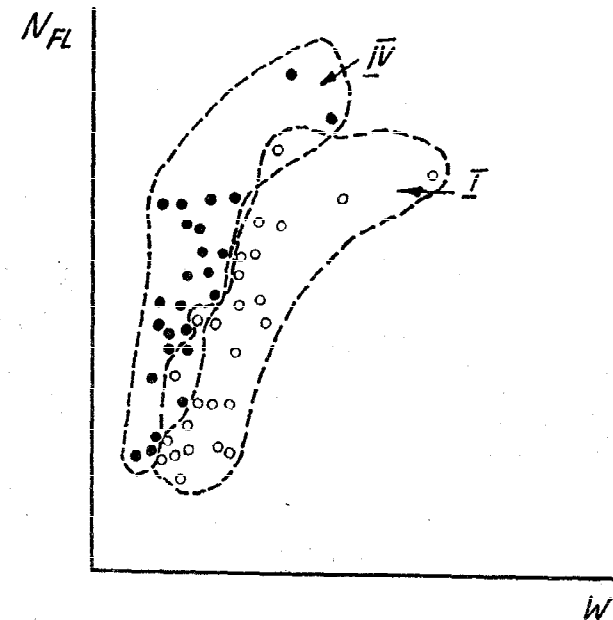


Рис.21. Положение особей ценопопуляций хохлатки плотной с первой (I) и четвертой (IV) ступеней рекреации в пространстве двух признаков: фитомассы особей (W) и числа цветков (N_{Fl})

Например, в первой группе были особи высотой всего в 10 см, а во второй - в 18 см. Размах варьирования признаков морфоструктуры в каждой из групп был примерно одинаковым. Результаты использования Q-техники факторного анализа для этого случая (рис.22) показали, что рассматриваемые ценопопуляции отчетливо без перекрытия разделились в факторном пространстве. Это служит основанием к рекомендации данного метода для решения задач классификации и ординации популяций.

Видно также (рис.22), что особи горца высокой жизнеспособности из первой ценопопуляции имели повышенное сходство между собой и образовали в факторном пространстве гораздо более тесную группу, чем угнетенные особи второй ценопопуляции. Угнетение особей вызва-

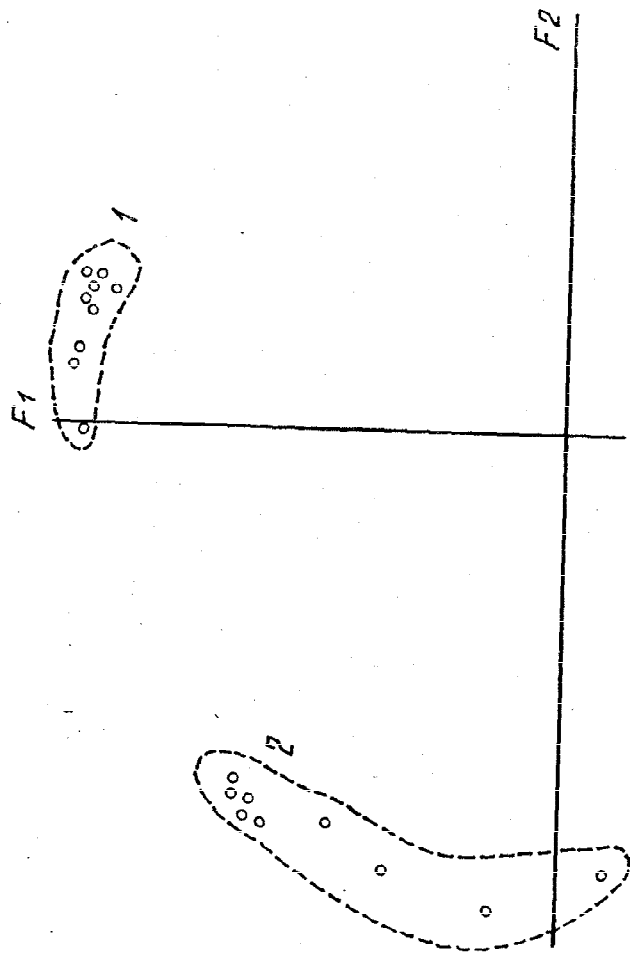


Рис. 22. Расположение особей двух ценопопуляций горца шероховатого в факторном пространстве: 1 - популяция из посева озимой ржи, 2 - популяция из посева яровой пшеницы

ло у каждой из них свои специфические нарушения морфогенеза и создаю их повышенную дифференциацию. Вообще изученные в этом отношении популяции некоторых видов растений из условий эколого-ценотического минимума более гетерогенны по комплексу признаков морфоструктуры, чем популяции из условий эколого-фитоценотического оптимума. У других видов, напротив, эколого-фитоценотическое угнетение снижает внутреннюю гетерогенность популяций.

В основе виталитетных типов ценопопуляций лежит распределение особей по классам виталитета. Для разновозрастных ценопопуляций рекомендуется оценивать виталитет особей в отдельности для каждой возрастной группы с последующим выведением суммы баллов или их среднего арифметического. Этот способ на основе 8-балльной шкалы жизненных состояний использовала И.М.Ермакова (1976). Некоторое его неудобство состоит в том, что среднее арифметическое маскирует вклад отдельных возрастных групп в итоговую оценку виталитета ценопопуляции. Разумеется, оценки жизненного состояния особей должны быть объективно мотивированы и применяться соответственно возрастному состоянию особей. Оценка жизненного состояния особей на разных фазах их онтогенеза на основании одного сквозного интуитивно выбранного критерия недопустимо.

Описанный подход к оценке виталитета ценопопуляций состоит в определении качества ценопопуляций на основе диагностирования состояния особей. Но еще Д.А.Сабинин (1947) показал несовпадение физиологического и популяционного оптимумов у растений. Например, плотность популяции, обеспечивающая наибольшую ее продуктивность в исчислении на единицу площади, выше, чем плотность, при которой достигается максимальная продуктивность в расчете на одну особь. Принцип эмергентности требует учета этого эффекта. Коррекцией на плотность при оценке качества ценопопуляций видов растений во многих естественных фитоценозах можно пренебречь, так как в них обычно не достигаются критические величины плотности даже для доминирующих видов. Но в агрофитоценозах и некоторых монодоминантных естественных сообществах получаемые оценки качества ценопопуляций могут оказаться заниженными из-за пренебрежения этим эффектом.

Виталитетный состав ценопопуляций весьма подвижен. Угнетенные особи при малейших благоприятных условиях стремятся улучшить свой статус. Этому способствует сохранение у таких особей способности к высоким потенциальным показателям роста и продукционной деятельности (NAR и RGR). "Динамика качества популяции - столб

же характерное ее свойство, как и динамика численности", — отмечал С.С.Шварц (1980, с.126).

Глава 8

ВОЗРАСТНАЯ СТРУКТУРА ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ

В ценотических популяциях многолетних растений отчетливо проявляется возрастная неравноценность особей. Одним из первых анализ возрастного состава ценопопуляций для целей фитоценологии провел, по-видимому, А.А.Гордягин (1920), который подразделял особи *Anemone patens* на молодые, средневозрастные и старые, а затем сопоставлял доли этих особей в сообществах *Pinetum hylcosomiosum* и *Koelerietum*. Он же первый обсуждал проблему трудности разграничения особей старых от особей молодых, но угнетенных, т.е., по современной терминологии, квазисенильных.

В.И.Вернадский (1978) также выделял особую форму "равноствей" биологического живого вещества — возрастную. При этом он подразделял скопления живого вещества (биоценозы) на такие, которые составлены элементами всех возрастов, и те, в которых нет полного набора возрастных состояний, т.е. неполночленные популяции. Но детальную разработку эта проблема получила лишь в исследованиях Т.А.Работнова, а затем А.А.Уранова с сотрудниками. Благодаря исследованиям школы Работнова — Уранова, изучен ход онтогенеза примерно у 200 видов цветковых растений. По проблемам ценотической значимости онтогенетических явлений выполнены обзорные и теоретические работы.

Периодизация онтогенеза растений

В связи с трудностями определения абсолютного возраста у многолетних травянистых растений предложено для каждой особи устанавливать ее возрастное состояние. Полный онтогенез растения при этом подразделяется на 4 периода и II возрастных состояний (таблица 17).

Для изучения популяций древесных пород подразделение онтогенеза на возрастные состояния в связи с длительным репродуктивным циклом дерева не является достаточным. В этих случаях полезно использовать группировку особей на поколения, которые являются сово-

Т а б л и ц а 17

Периодизация онтогенеза цветковых растений

Период	Возрастное состояние	Условное обозначение
I. Латентный	I. Семена	sm
II. Виргинильный	2. Проростки	p
	3. Ювенильные	j
	4. Имматурные	im
	5. Виргинильные	v
III. Генеративный	6. Молодые генеративные	g ₁
	7. Средние генеративные	g ₂
	8. Старые генеративные	g ₃
IV. Сенильный	9. Субсенильные	ss
	10. Сенильные	s
	II. Отмирающие	sc

купностями деревьев, отделяющихся друг от друга временным интервалом, равным сумме периодов начального и быстрого роста. Обычно граница между поколениями при таком их понимании лежит на уровне 20 лет для хвойных древесных пород и 10 — для лиственных.

Особи растений, находящиеся в одном абсолютном возрасте или одном возрастном состоянии, составляют возрастную группу. В англо-американской литературе возрастные группы часто называют когортами. Набор возрастных состояний особей, свойственный для конкретной ценопопуляции, называют ее возрастным спектром.

При наличии информации о точном календарном возрасте особей (что имеет место, например, в агрофитоценозах с известными сроками посева растений) говорят не о возрастных спектрах ценопопуляций, а об их возрастном составе.

Биологическая оценка каждого из возрастных состояний имеет высокую информативную ценность. Она строится с опорой на жизненные формы растений, которые группа А.А.Уранова рассматривает с оригинальных позиций. Классификация жизненных форм Работнова — Уранова построена на учете трех групп признаков: а) морфоструктуры особей и ее изменений в онтогенезе, которые учитываются на уровне качествен-

Анализ возрастного состава популяций требует значительной информации о закономерностях онтогенеза особей растений. Такая информация может быть оформлена в виде диаграмм (рис. 23), в которых выделяются основные этапы онтогенеза особей, отмечаются возможные переходы и смены состояний и приводятся конкретные данные (полученные при полевом изучении) о количестве продуцируемых зачатков (семян или почек вегетативного размножения). Вероятности перехода особей из одного состояния в другое, как и оценки всхожести семян, вычисляются на основе подсчета числа особей каждого отдельного возрастного состояния в популяциях растений. Переходы особей растений из одного возрастного состояния в другое определяются не только генетически обусловленной онтогенетической программой. Здесь очень важен размер особей. Именно он наряду с жизненным состоянием определяет их судьбу. Сочетание двух параметров — возрастного состояния особей и их виталитетного состояния — позволяет наиболее полно раскрывать сущность популяционных процессов. К сожалению, в большинстве современных исследований авторы придерживаются альтернативного подхода, учитывая только возрастное или только жизненное состояние особей.

Т.А.Работнов (1986) различал в составе запаса семян почвы следующие семена: а) автохтонные, принадлежащие прорастающим в

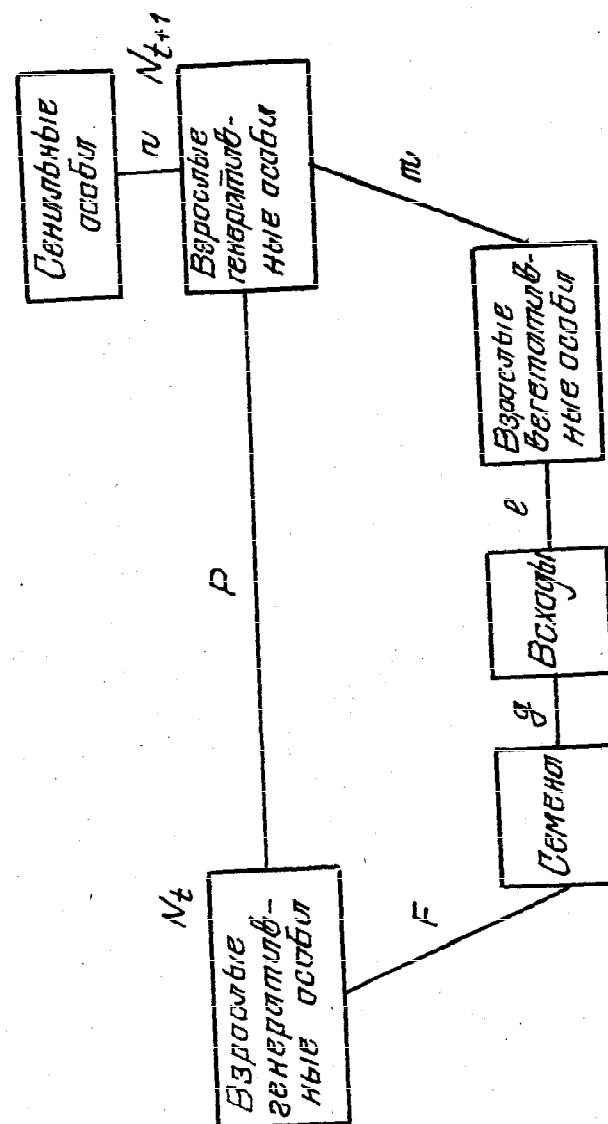


рис. 23. Схема онтогенеза цветкового растения. N - численность особей, t -- время; F - число продуцируемых семян, g, e, m, n, p - вероятности перехода в новое состояние

данном сообществе видам растений, б) реликтовые, оставшиеся от растений, произраставших здесь ранее, в) инвазионные – занесенные извне.

Одним из критических состояний в онтогенезе растений являются прорастающие семена и всходы. В прорастании семян выявлен высокий полиморфизм. Экологические связи прорастающих семян специфичны, не совпадают со связями виргинильных или взрослых особей. Реакция семян разных видов растений на условия прорастания строго индивидуальна. В этом направлении собран огромный фактический материал. Векторизация в распространении семян и плодов обеспечивает исключение неблагоприятных для прорастания семян местообитаний, но у анемохоров этот механизм не работает. Да и вообще большая часть семян при их дисперсии опадает вблизи материнских растений. Для оценки связи прорастающих семян с типами местообитаний было предложено понятие об экологическом ареале прорастания семян.

Почвенный запас семян, ход их прорастания и выживаемость всходов – вот главные определители численности особей в ценопопуляциях. По подсчетам Хикмана (Hickman, 1979), на эти фазы приходится 95 % всех смертей в растительном мире. Описано много случаев гибели семян и всходов за сравнительно короткие промежутки времени. Эти фазы онтогенеза являются наиболее уязвимыми, критическими. Размер и качество семян и проростков сказываются на росте и развитии растений почти на протяжении всего онтогенеза и во многом определяют будущий размер особей.

Ювенильные, имматурные и виргинильные особи растений выделяют по отсутствию у них способности к размножению. У однолетних растений этот этап онтогенеза скоропроходящий, а у многолетних (в зависимости от условий) может удлиняться на годы и даже на десятилетия. Смертность таких растений уменьшается по мере увеличения их возраста и размера. Но они хуже, чем взрослые растения, приспособлены к перенесению любых стрессов. На этом этапе онтогенеза выживаемость особей определяет прежде всего их виталитет.

Генеративные особи складывают в ценопопуляциях важнейшую возрастную группу. Только они способны к половой репродукции, да и вегетативное размножение выражено у них в наиболее полном объеме. Репродуктивная фаза не является непрерывной. Исследованиями Т.А.Работнова показано, что у травянистых многолетних растений наблюдаются перерывы в цветении. Известны они и у деревьев. Это свя-

зано с естественной периодичностью процесса репродукции и колебаниями жизнеспособности особей.

Возрастные спектры ценопопуляций

Для школы Работнова – Уранова характерно понимание ценопопуляций прежде всего как совокупностей особей разного возрастного состояния. Т.А.Работнов (1983) полагает, что расчленение особей по возрастным группам содействует устойчивости видов в фитоценозах, так как каждой такой группе свойственна своя экологическая ниша, свои специфические связи со средой обитания. Действительно, ценопопуляции многолетних травянистых растений нормального по возрастному составу типа отличаются большой устойчивостью. Если они одновозрастные или неполночленные, устойчивость их падает. У однолетних травянистых растений и ряда древесных пород одновозрастные популяции, напротив, являются нормой. Здесь критерии устойчивости ценопопуляций другие. Для таких растений особенно справедливо мнение Уайта (White, 1980), Наулса и Гранта (Knowles, Grant, 1983) о том, что величина и мощность особей лучше, чем их возраст, предсказывают судьбу и репродуктивную способность.

Для возрастного состава ценопопуляций свойственны три основных вида динамики: сезонная, флуктуационная и сукцессионная.

Важной характеристикой разновозрастных ценопопуляций является возрастной спектр, который является результатом внутрипопуляционной классификации особей по возрастному состоянию. Ф.Боденхеймер (1938) выделял три основных типа возрастного состава популяций: I – растущие, в которых преобладают молодые особи, II – стационарные, с естественным соотношением особей разных возрастных групп и III – сокращающиеся, со сдвигом господства в них на зрелые и старческие особи. Типы I и III представляют собой популяции неустойчивого состояния, тип II отвечает их нормальному состоянию.

Т.А.Работнов (1950) в зависимости от соотношения в ценопопуляциях групп особей разного возрастного состояния предложил выделять популяции инвазионные, нормальные и регрессивные. Инвазионные популяции складываются в основном виргинильными особями и запасом жизнеспособных семян в почве. Нормальные популяции полночленные и состоят из особей всех возрастных групп. Обычно центральное ядро в них образуют генеративные растения. Регрессивные ценопопуляции имеют резко повышенную долю сенильных растений при почти полном

отсутствии виргинильных особей. Такие популяции недолговечны и со временем полностью выпадают из сообщества.

А.А.Уранов и О.В.Смирнова (1969) увеличили количество типов ценопопуляций до девяти, включая в их классификацию ряд переходных типов.

Возрастные типы ценопопуляций А.А.Уранов рассматривал как этапы единого популяционного потока. При этом открывалась возможность для определения места каждой конкретной популяции в этом потоке по величине простого индекса S

$$S = (P - p) / (P + p),$$

где P - совокупность особей старой части популяции ($\bar{e}_3 + s + ss$), p - совокупность особей молодой части популяции ($p + j + im + v + \bar{e}_1 + \bar{e}_2$). Высокий показатель возрастности свидетельствует о подавленности популяции и сниженном ее эдификаторном влиянии. Низкие значения этого параметра указывают на незавершенность становления популяции, ее уязвимость.

Как первое приближение к оценке расстояния между популяциями разной возрастности можно использовать и неметрический индекс, применяемый Л.Б.Заугольновой (1972)

$$C = \frac{\sum (x_1 - x_2)}{\sum (x_1 + x_2)},$$

где x_1 и x_2 - векторы, соответствующие численностям возрастных групп в сравниваемых ценопопуляциях.

Обширные литературные данные указывают на широкую распространенность в фитоценозах ценопопуляций нормального типа. Это является следствием установленной еще Лотка (Lotka, 1925) тенденции к стабилизации возрастной структуры популяций. Классификация ценопопуляций на основе их возрастных спектров дает немало полезной информации, и в этом направлении сейчас ведется активная работа многими исследователями.

В условиях формирующихся сообществ для ряда видов растений свойственны возрастные спектры с преобладанием ювенильных особей. Различные стрессовые воздействия вполне четко проявляются в характере возрастных спектров. Е.С.Крайнюк и В.Н.Голубев (1985) показали, что у коротконожки скальной под действием рекреации возрастные

спектры становятся дефинитивными - неполночленными, правосторонними. Это явление не следует смешивать с падением виталитета особей и популяций. Квазисенильность, описанная О.В.Смирновой (1984), является лишь формой депрессии особей и принципиально обратима в отличие от истинной сенильности. "Стресс не идентичен старению", - подчеркивал Г.Селлье (1960, с.204).

Понятие о типах ценопопуляций в смысле Т.А.Работнова является качественным. Л.И.Рысин и Т.Н.Казанцева (1975) даже предлагали выделять типы ценопопуляций интуитивно, не прибегая к анализу возрастных спектров. Это, несомненно, субъективизировало бы результаты исследований. Для объективизации типологии ценопопуляций необходим ее перевод на количественную основу.

Возрастные спектры ценопопуляций не дают их единственно исчерпывающей характеристики: во-первых, сфера их разумного применения ограничена поликарпическими многолетними растениями; во-вторых, как отмечал еще Н.В.Тимофеев-Ресовский (1973, с.80), "возрастная структура популяций является весьма неустойчивой характеристикой популяции"; в-третьих, возрастные спектры ценопопуляций отражают в большей степени уже прошедший этап адаптированности состава популяции к среде обитания и в меньшей степени ценопопуляционную обстановку в момент исследования; в-четвертых, перестройка возрастной структуры популяций является следствием процессов, изменяющих жизнеспособность особей и виталитетный состав популяций.

Не раскрывают возрастные спектры ценопопуляций и точные механизмы, ведущие к тем или иным соотношениям возрастных групп. Так, Сильвертаун (Silvertown, 1982) приводит наглядную схему (рис.24), из которой видно, что неполночленная возрастная популяция из особей 1-го и 2-го года жизни может наблюдаться в сообществе как результат совершенно разных явлений - повышенной смертности молодых и старых особей при константной по годам плодовитости (I) или, напротив, при равномерной смертности всех возрастных групп с повышенной плодовитостью на 2-м и 3-м годах жизни (II). При константной по годам плодовитости в сочетании с варьирующей смертностью, с одной стороны (I), и варьирующей плодовитостью в сочетании с константной смертностью (II) получается одна и та же возрастная структура популяции.

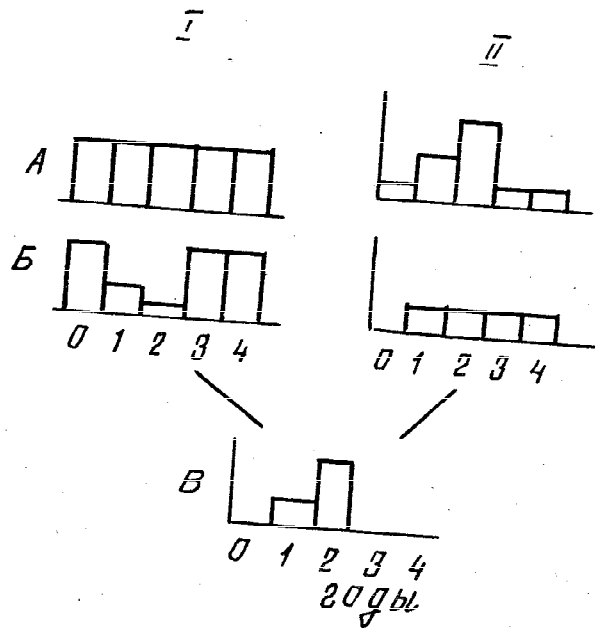


Рис. 24. Возрастной состав популяции (B) при разном соотношении плодовитости (A) и смертности (B) особей

Демографические таблицы

Дополнительные возможности в изучении возрастного состава популяций открывает метод демографических таблиц, который не только раскрывает структуру популяции, но и дополненный матричными моделями позволяет прогнозировать изменения в них. Стандартная демографическая таблица содержит следующие основные графы: а) возрастные группы особей, б) временные интервалы между ними ($x - x_1$), в) продолжительность временных интервалов ($d_x = x - x_1$), г) число особей каждой возрастной группы к началу временного интервала (N_x), д) число особей по группам, выживших к окончанию интервала (N'_x), е) вычисляемая на основании этих данных выживаемость особей (l_x), ж) смертность (d_x).

Эти данные позволяют прогнозировать тренды возрастной структуры популяции на основании перемножения вектора численности основных групп особей на матрицу вероятности перехода популяции в новое состояние, включающей данные о вероятностях выживаемости особей

$$\begin{bmatrix} N_{sm} \\ N_p \\ N_j \\ N_{im} \\ N_g \\ N_s \end{bmatrix} \times \begin{bmatrix} f_{sm,sm} & f_{p,sm} & f_{j,sm} & f_{im,sm} & f_{g,sm} & f_{s,sm} \\ f_{sm,p} & f_{p,p} & f_{j,p} & f_{im,p} & f_{g,p} & f_{s,p} \\ f_{sm,j} & f_{p,j} & f_{j,j} & f_{im,j} & f_{g,j} & f_{s,j} \\ f_{sm,im} & f_{p,im} & f_{j,im} & f_{im,im} & f_{g,im} & f_{s,im} \\ f_{sm,g} & f_{p,g} & f_{j,g} & f_{im,g} & f_{g,g} & f_{s,g} \\ f_{sm,s} & f_{p,s} & f_{j,s} & f_{im,s} & f_{g,s} & f_{s,s} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} N'_{sm} \\ N'_p \\ N'_j \\ N'_{im} \\ N'_g \\ N'_s \end{bmatrix}$$

Необходимые для составления демографических таблиц фактические данные по выживаемости и смертности особей получают одним из следующих двух способов: а) учетом выживаемости и смертности маркированных особей на постоянных пробных площадках, б) вычислением этих параметров на основе существующей возрастной структуры популяции.

Более точная картина динамики популяции получается при дополнительном учете плодовитости особей (m_x). Плодовитость, или продуктивность особей понимается как число потомков, которые она производит в возрасте "x" за данный возрастной период. Разумеется, этот параметр сильно варьирует от популяции к популяции. Для характеристики репродуктивного потенциала популяции удобен показатель - чистая скорость размножения (R_0), суммированная по возрастным классам

$$R_0 = \sum_{x=0}^{\infty} l_x m_x$$

Если $R_0 = 1$, то популяция стабильна, при $R_0 > 1$ она увеличивается по численности, а при $R_0 < 1$ уменьшается.

Выживаемость особей вычисляется как

$$l_x = N_x^i / N_x^o$$

т.е. число особей, оставшихся живыми к моменту конца данного времени.

менного интервала, деленное на их исходное число, зарегистрированное при первом наблюдении.

Средняя скорость отмирания особей в расчете на один день (q_x) вычисляется по формуле

$$q_x = d_x / D_x N_x,$$

т.е. число особей, отмерших в течение данного временного интервала, делится на число выживших особей к дню "x" и число дней в интервале. Удельная выживаемость P_x равна $1 - q_x$.

Фрагмент демографической таблицы для популяции флокса, изученной Сильвертауном (Silvertown, 1982), приведен в табл.18.

Т а б л и ц а 18

Демографическая таблица *Phlox drummondii*

Возрастные группы особей	$x-x_1$	D_x	N_x	Выживаемость, l_x	Смертность, d_x	Удельная смертность, q_x	Удельная выживаемость, P_x
-	0-63	63	996	1,0000	328	0,0052	0,9948
-	63-124	61	668	0,6707	373	0,0092	0,9908
-	124-184	60	295	0,2962	105	0,0059	0,9941

Выживаемость особей зависит от их размера и виталитета, и поэтому в таких таблицах допустимо вместо возрастных групп использовать виталитетные или размерные группы.

Выживаемость особей является функцией времени. По шкале времени кривые выживаемости могут иметь разную форму (рис.25). Пирл, а затем Диви (Deevey, 1947) показали, что все разнообразие кривых выживаемости можно свести к трем основным типам. Тип II характеризуется близким к прямолинейному трендом, тип I отличается наличием плато в начале периода существования популяции, а тип III - в конце. К этим типам следует добавить тип IV, отличающийся повышенной смертностью молодых и старых особей.

У однолетников кривые выживаемости обычно соответствуют типу Диви I, у монокарпичных многолетников чаще регистрировался тип II, у поликарпичных многолетников - трав, деревьев и кустарников -

- 104 -

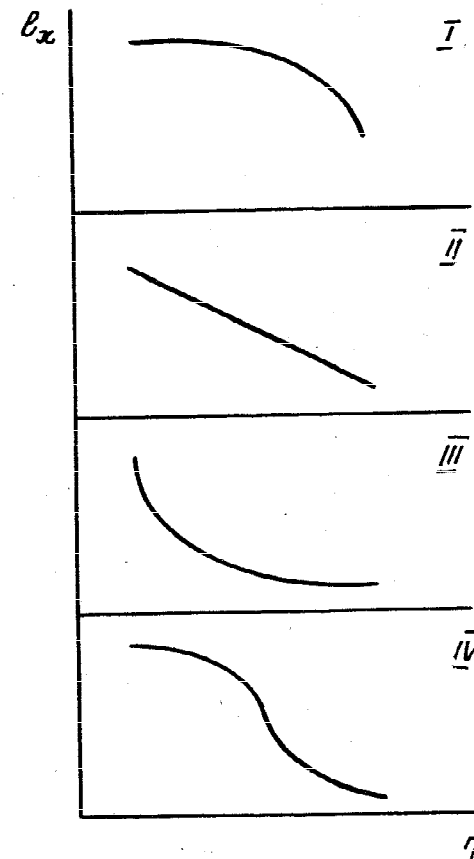


Рис.25. Выживаемость особей в ценопопуляциях как функция времени: T - время, I - IV - типы выживаемости

тип III. Для проверки соответствия эмпирических кривых выживаемости теоретическим моделям Диви используется уравнение

$$N_x = N_0 e^{-bx},$$

что после логарифмирования дает

$$\ln N_x = \ln N_0 - bx,$$

где N_0 - число особей в момент времени 0, N_x - в момент времени "x", b - скорость отмирания особей.

Глава 9

ГЕНЕТИЧЕСКАЯ И ПОЛОВАЯ СТРУКТУРЫ ПОПУЛЯЦИЙ

Качественная и количественная изменчивость, накапливаемая в ходе микроэволюционного процесса, приводит к возникновению в популяциях групп особей, которые отличаются друг от друга не только фенотипом, но и генетически. В пределах популяции складываются внутривидовые комплексы. Для них предлагались разные названия - биотипы, миксобиотипы, экзэлементы, экотипы, криптоэлементы и т.п. Одним из первых генетическую гетерогенность природных популяций обнаружил С.С.Четвериков.

Возникновению внутривидовых групп способствует прежде всего невозможность общепопуляционной панмиксии. В пределах каждой популяции она обусловлена изоляционными барьерами, тяжелой пылью и невозможностью ее транспорта на большие расстояния, неслучайностью разброса пыльцы. Если к этому добавить длительность существования особей растений и разброс зачатков (семян, плодов) лишь на небольшие расстояния от материнских особей, то внутривидовой генетический полиморфизм становится очевидным и необходимым. Н.И.Вавилов (1935) справедливо писал: "Монотипные виды существуют только до того времени, пока они изучаются в гербарии".

Генетический полиморфизм в популяциях можно рассматривать как необходимое условие жизнеспособности вида в обстановке меняющейся среды и мозаичности фитоценозов и как проявление микроэволюционного процесса. Генетическая изменчивость особей в популяциях возникает как результатами скрещиваний, так и возникновением мутаций с разными фенотипами.

Внутривидовая генетическая разнородность наблюдается на всех основных этапах онтогенеза растений, она обнаружена у семян, вегетативных особей; четко регистрируется у растений в фазу размножения. Установление генетической гетерогенности возможно на основе разных методов. Важнейшими из них являются следующие:

1. Морфологический, базирующийся на учете различий качественных или количественных морфологических признаков;

2. Цитологический, состоящий в оценке особенностей хромосомных наборов и уровня пloidности особей. Для правильной интерпретации этот метод требует использования достаточно массового материала;

3. Электрофоретический, заключающийся в установлении неидентичности электрофореграмм белков;

4. Экологический, предусматривающий выявление экологического своеобразия групп особей в пределах популяции;

5. Физиолого-биохимический, опирающийся на соответствующие оценки особенностей метаболизма и химического состава групп особей;

6. Серодиагностический, основанный на учете устойчивости особей к заболеваниям и болезням;

7. Экспериментальный, основанный на выращивании растений на специальных участках или в вегетационных домиках. Принципы анализирующих фондов и приемов, которые выявляют генетическую разнородность популяций, были разработаны Е.Н.Синской (1961). К ним относятся сильно разреженные посевы, смещения сроков сева, перенос растений в районы, отличающиеся экологическими условиями и др.

С помощью этих приемов как у дикорастущих растений, так и у сортов сельскохозяйственных культур за внешней фенотипической однородностью можно увидеть широкий спектр экзэлементов. Работ, устанавливающих удельный вес генетического полиморфизма по отношению к другим видам неравноценности особей, немного.

Примером результативного исследования генетического полиморфизма может быть работа В.В.Кричфадунши и В.И.Комендара (1985) над нарциссом узколистным. У него были выявлены две локальные популяции - предгорная и высокогорная, а в пределах первой - два ценоэко-типа, отличающиеся рядом количественных признаков (девять из 12). Генетические отличия предгорной и высокогорной популяций состояли в разном количестве спутничных хромосом и распределении дополнительных хромосом.

Ву и Джайн (Wu, Jain, 1978) показали, что у *Bromus rubens* генетический механизм определяет 12 - 27 % изменчивости особей в популяциях, а прочие фенотипические виды изменчивости охватывают 73 - 88 %. Известный специалист Солбриг (Solbrig, 1981) в согласии с этим полагает, что иерархия особей в популяциях в большей степени определяется экологическими факторами, а не генетическими различиями индивидуумов. В целом генетическая изменчивость ценна для эволюции вида, а все формы фенотипической изменчивости - для экологических адаптаций.

Видимые свойства организма - фенотип (P) - являются результатом проявления генотипа (G), его взаимодействия с окружающей средой (E) и негенетических факторов (EG):

$$P = f(G + E + EG).$$

Если известны генетическая и фенотипическая дисперсии, то может быть вычислена наследуемость (h^2) как их отношение

$$h^2 = v_G / v_P.$$

Высокие значения h^2 указывают на выраженную генэкологическую дифференциацию в популяции, которая завершается формированием генетического полиморфизма. Следует иметь в виду, что значения h^2 для разных морфологических признаков не совпадают, что при исследовании генетики популяций выдвигают в качестве важной проблемы вопрос о диагностической ценности разных признаков. Наиболее высока диагностическая ценность тех признаков, которые влияют на выживаемость и конкурентоспособность особей, т.е. признаков селективных.

Многие популяции обладают структурной и функциональной разнообразностью состава, проявляющейся в качественных и количественных признаках. Такие популяции с наследственно фиксированными внутрипопуляционными группировками М.Т.Агаев (1978) называл политипическими. Благодаря различиям между особями, популяции используют экологические ресурсы в более широком их интервале и тем самым расширяют свои экологические ниши.

В результате микроэволюционного процесса возникает сложная экотипическая структура природных ценоотических популяций. Немало данных о такой внутрипопуляционной дифференциации имеется в отношении луговых растений. Здесь даже отдельные клоны подчас имеют экологическое своеобразие. Толчком к микроэволюционному процессу в таких случаях бывают не только экологические ресурсы или условия, но и соседство с конкурирующими видами.

Половой состав популяций регистрируется у двудомных растений, каждая особь которых формирует либо пестичные, либо тычиночные цветки. В большинстве случаев пол таких особей не является жестко закрепленным. Под влиянием смены экологических условий особи могут менять пол. Широко известно, например, изменение пола у тополей, когда под влиянием обрезки мужские особи начинают формировать женские цветки. Различия мужских и женских особей в популяциях двудомных растений не сводятся к формированию разных цветков. Обычно мужские особи более изменчивы, реактивны, первыми отзываются на смену условий обитания. Однако обобщать эти соображения на все популяции двудомных растений преждевременно. Д.И.Томилова и Т.М.Барышева (1985) у гвоздики, в противоположность сказанному, нашли одинаковый уровень изменчивости одних и тех же признаков у особей разного пола. Но Михаэлс и Баззас (Michaels, Bazzaz, 1986) у *Antennaria parlinii* обнаружили, что мужские растения дают больше семян и имеют меньшую смертность.

Своеобразна реакция двудомных растений на изменения плотности популяций. Еще В.Н.Сукачев (1953), работая с коноплией, выяснил, что при загущении посева в первую очередь отмирают мужские особи.

Глава 10

ПОПУЛЯЦИОННОЕ ПОЛЕ

Территория, на которой размещены особи ценопопуляции, может рассматриваться как популяционное поле. В пределах популяционного поля данная видовая популяция осуществляет круговорот вещества и участвует в трансформации потока солнечной энергии. Каждая особь при этом выполняет интрапопуляционные функции и должна оцениваться именно как участник популяционных процессов. Популяционная регуляция экологических процессов более сложна, чем регуляция на уровне отдельных особей.

Наиболее важными признаками популяционных полей является численность и плотность популяции, т.е. соответственно общее число особей в ней (размер популяции) и число особей, приходящееся на единицу площади популяционного поля. Характеризуют популяционное поле и закономерности пространственного размещения особей в его границах.

Плотность и численность особей в ценопопуляциях

Плотность – важный популяционный параметр, который определяется многими факторами: количеством поступающих на популяционное поле диаспор, их сохранемостью, наличием условий для прорастания, закрепляемостью всходов и выживаемостью особей. По отношению к каждой видовой популяции имеется максимальная для данных условий емкость местообитания, которая ограничивает верхний предел ее плотности. Нормальные условия существования ценопопуляций разных видов растений сопряжены с резко неодинаковыми плотностями. Для одних видов растений (их можно назвать М-видами) типичными являются высокие плотности. Таковы, например, хвойные древесные породы, луговые злаки. Для других видов растений (R-виды) свойственно произрастание при низкой плотности популяций. К R-видам относятся многие тропические деревья. Но прямых репрезентативных данных о нормальных плотностях популяций и влиянии на этот параметр эколого-ценотических условий мало.

При определении плотности популяции важным методическим вопросом является понятие о счетной единице. Здесь наметилось несколько подходов:

1. В качестве счетных единиц используются только особи семенного происхождения – генеты. Этот подход ведет к несопоставимости размеров счетных единиц у видов растений, обладающих и необладающих вегетативным размножением.

2. В качестве счетной единицы используют любые самостоятельные по световому и корневому питанию (хотя бы и соединенные между собой) побеги – раметы. Принципиальная допустимость использования раметов в качестве счетных единиц вполне оправдывается высокой автономностью их автотрофного питания.

3. Иерархический способ с подсчетом генетов, а в пределах каждого генета – раметов. Теоретически этот способ является идеальным, но трудно реализуется практически.

В итоге в практической работе для растений с вегетативным размножением рекомендуется вести подсчет раметов, которые у них являются функциональными единицами, а у растений с семенным размножением – генетов. О.В.Смирнова (1976) предлагала различать счетные единицы онтогенетического развития растений и счетные

– 110 –

единицы фитоценотические. Но с ее суждением о фитоценотических счетных единицах трудно согласиться, так как в качестве структурных единиц фитоценозов выступают экоиды и ценотейки.

Для оценки плотности ценопопуляций существует несколько независимых методов: во-первых, это можно сделать полным пересчетом особей в пределах популяционного поля. Но этот способ, за редкими исключениями, в природе нереализуем из-за большого числа особей и сложной конфигурации популяционного поля; во-вторых, используется пересчет особей на пробных площадках; в-третьих, по методу "ближайшего соседа". В этом случае используется формула

$$N = \frac{n - 1}{\bar{w} \cdot n},$$

где n – число промеров расстояний до ближайшей особи данного вида, w – средний квадрат расстояния (в метрах) до ближайшей особи, $\bar{w} = 3,14$; в-четвертых, измерением среднего расстояния от случайной точки до третьей ближайшей к ней особи. Для перевода этих расстояний в плотность (шт/га) предложена специальная таблица (Злобин, 1972). Ведущим для определения плотности популяции, безусловно, является второй способ – подсчет числа особей на пробных площадках, размером в 0,1, 1, 10 или 100 м².

Этот же способ позволяет определять и размер популяции – численность особей в ней, если известна площадь популяционного поля. Рассмотрим подробнее этот метод на основе числового примера. Допустим, что на территории, равной 421 пробной площадке, их было заложено 50 штук, каждая размером в 1 м². Для статистической обработки важно представить размер популяционного поля в единицах размера пробной площадки. Введем следующие обозначения: N – число пробных площадок в общем размере популяционного поля, n – число заложённых пробных площадок, $\bar{x}$ – среднее число особей на 1 м² (плотность), $\hat{X}$ – размер популяции (численность), $s_{\bar{x}}$ – стандартная ошибка выборочной средней. В результате обработки исходных данных имеем $N = 421$, $n = 50$, $\sum x_i = 55$. Известно, что

$$\bar{x} = \frac{1}{n} \sum x_i = \frac{55}{50} = 1,1,$$

$$\hat{X} = N \cdot \bar{x} = 421 \cdot 1,1 = 463,1.$$

Стандартное отклонение оказалось равным

– 111 –

$$S = 1,3286.$$

Стандартная ошибка с поправкой на объем выборки

$$s_{\bar{x}} = \frac{S}{\sqrt{n}} \sqrt{\frac{N-n}{N-1}} = \frac{1,3286}{50} \sqrt{\frac{421-50}{421-1}} = 0,1766.$$

Интервальная статистическая оценка средней плотности популяции лежит между

$$\bar{x} + t_{0,05} s_{\bar{x}} \quad \text{и} \quad \bar{x} - t_{0,05} s_{\bar{x}},$$

что при числе степеней свободы $df = n - 1 = 50 - 1$, $t_{0,05}$ равно 2,021. Тогда верхний доверительный уровень плотности популяции равен

$$1,1 + 2,021 \cdot 0,1766 = 1,46,$$

а нижний

$$1,1 - 2,021 \cdot 0,1766 = 0,74.$$

Статистически достоверный объем популяции лежит в интервале между 614,7 и 311,5 особями. Данный способ оценки плотности и размера популяции особенно эффективен при работе с редкими и охраняемыми растениями.

Выражение плотности популяций через число особей растений не является исчерпывающим. В силу неравноценности особей по фитомассе и значительной продолжительности периодов роста особей между числом особей и фитомассой нет прямого соотношения. В силу этого данные по численности особей приводит к преувеличению роли мелких особей. Поэтому для характеристики заполненности популяционного поля используют и другие показатели:

а) фитомасса в расчете на единицу площади W/P , которая, однако, преувеличивает роль крупных особей;

б) динамический показатель CGR

$$CGR = \frac{1}{P} \cdot \frac{W_2 - W_1}{\Delta T};$$

в) объем надземной фитомассы в виде V/P ;

г) индекс листовой поверхности, который вычисляется или на единицу площади популяционного поля в форме

$$LAI = A / P,$$

или на единицу объема растительного полога и тогда называется

LAD

$$LAD = A / V.$$

Оба эти показателя — LAI и LAD — интегрируют ярусность и архитектуру полога, поэтому их чаще применяют в агрофитоценологии, где имеют дело с одноярусными сообществами;

д) отношение численности особей к суммарной фитомассе, т.е. N / W , являющееся сравнительно малоизменчивой величиной и хорошо характеризующее конкретные популяции.

Основное значение для оценки реальной плотности популяций тем не менее имеет число особей или фитомасса в расчете на единицу площади популяционного поля. Исходя из биологического смысла этих параметров, для оценки ценопопуляций в условиях их формирования из однородных особей можно рекомендовать использование числа особей. При их резкой разнородности объективнее окажутся оценки по размеру фитомассы.

При учете заполнения популяционного поля фитомассой одинаковые показатели могут достигаться за счет разной численности особей при сочетании индивидуумов разных размеров. В силу этого изменчивость продукционных показателей с единицы площади популяционного поля меньше, чем изменчивость фитомассы от особи к особи. Известно, например, что у пастушьей сумки увеличение плотности популяции в 200 раз уменьшает урожай семян только в 1,4 раза (Bogen, Mortimer, 1986). В итоге один и тот же репродуктивный эффект ценопопуляции может достигаться разными способами: а) на фоне низкой плотности популяции с малым числом крупных особей, б) на фоне высокой плотности популяции с большим числом мелких особей, в) на фоне промежуточной плотности за счет сочетания ценопопуляции крупных и мелких особей. Это явление было названо законом константности конечного урожая (Kira et al., 1953).

Фундаментальное уравнение численности особей в ценопопуляции простое:

$$N_{t+1} = N_0 + B + I - D - E,$$

где B — рождаемость, I — иммиграция, D — смертность, E — эмиграция. Факторы, которые влияют на соотношение этих процессов, исключительно сложны. Амплитуды реальных численностей популяций широки. По годам она колеблется, образуя популяционные волны. Согласно А.В.Жирмунскому и В.И.Кузьмину (1982), в численности популяций есть критические уровни, равные e^0 . Для начальных сту-

пеней этого ряда они равны $e^1 = 15,2$, $e^2 = 230$, $e^3 = 3500$, $e^4 = 53000$ и т.д.

По шкале времени скорость нарастания размеров популяции соответствует экспоненциальной зависимости, а скорость расширения популяционного поля — линейной зависимости. Самое общее уравнение, которое описывает рост популяции, имеет вид

$$dN/dt = rN,$$

где N — плотность популяции, r — коэффициент, характеризующий специфическую скорость роста популяции. Это уравнение не содержит ограничений на рост популяции. Такую поправку можно ввести в форме

$$dN/dt = rN (1 - N/K),$$

где K — константа, характеризующая верхний предел численности популяции. В случае $N < K$ идет увеличение популяции, при $N > K$ численность особей в ней снижается, а при $N = K$ ее размер стабилизируется. Скорость роста популяции является функцией ее плотности. В большинстве случаев при увеличении плотности популяций скорость роста их замедляется. Но целый ряд эколого-фитоценологических обстоятельств может приводить к отклонениям от этой зависимости.

Для численности особей и плотности популяций в равной степени характерны как системные изменения, так и нерегулярные колебания. Первые называют осцилляциями, вторые — флюктуациями (Pielou, 1976). В соответствии с этой терминологией и с учетом роли внешних факторов выделяется четыре типа (A, B, C, D) изменений численности популяций, приведенные в табл. I9.

Т а б л и ц а I9

Классификация типов изменений численности популяций

Причины	Периодичность	
	Регулярная "осцилляции"	Нерегулярная "флюктуации"
Эндогенные	Тип A	Тип B
Экзогенные	Тип C	Тип D

Для всех популяций характерен сезонный тренд численности и плотности. Максимальными они бывают в начале вегетационного периода, а к цветению растений падают до 5 — 20 % от исходных значений. Для однолетних растений эти изменения численности имеют более резкий характер, но и у растений многолетников они вполне существенны.

Формообразующее действие популяционных полей

Особенности популяционных полей во многом определяются отношениями, которые складываются между разными группами особей одной видовой популяции. Внутрипопуляционные связи обостряет экологическая эквивалентность особей одного вида, смягчает их внутривидовая дифференциация особей на генетические, возрастные и виталитетные группы. Весь комплекс этих связей в конечном итоге сказывается на численности особей в популяции, их размещении, свойствах (качестве).

Все популяционные свойства делятся на две группы: а) зависящие от плотности популяции, б) не зависящие от плотности популяции.

Плотность популяции определяет прежде всего фитомассу особей: она снижается с увеличением плотности. Количественное выражение связи плотности популяции с фитомассой особей предложил Йода (Yoda et al., 1963). Она имеет вид

$$w = cN^{-3/2},$$

где w — фитомасса особи, N — плотность популяции, c — коэффициент. В геоботанической литературе это выражение получило название "закон $-3/2$ ", который был многократно подтвержден на большом числе объектов как травянистых, так и древесных растений. Значения коэффициента "с" обычно составляют от $-1,22$ до $-1,70$, варьируя в зависимости от вида растений и условий их произрастания с 6-кратным размахом. Для растений в начале роста "с" также близко к $-3/2$, но позже снижается до -1 . Харпер (Harper, 1977) показал, что закон $-3/2$ может быть выведен как следствие из уравнений объемного распределения фитомассы растений и, следовательно, имеет не эмпирический, а теоретический характер.

Для низких плотностей популяции, при которых в них не идет

отмирание особей, взаимосвязь фитомассы и плотности может быть выражена другой формулой

$$I/W = a + bN,$$

где a — константа, b — коэффициент.

Фитомасса отдельных особей и их плотность определяют выход фитомассы (B) с единицы площади фитогенного поля

$$B = W \cdot N.$$

Отсюда

$$W = B / N.$$

В соответствии с законом $-3/2$

$$B / N = cN^{-3/2}$$

и

$$B = cN^{-1/2},$$

или в логарифмической форме

$$\log B = \log c - 1/2 \log N.$$

В виде графика эта зависимость представлена на рис.26. Этот

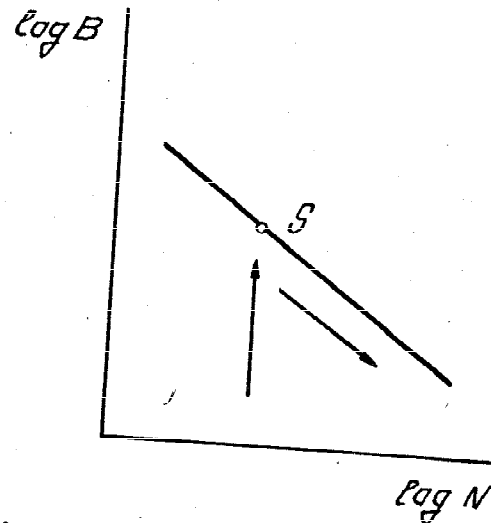


Рис.26. Соотношение биомассы (B) и численности (N) популяций (подробнее см. в тексте)

График удобен для анализа сущности рассматриваемого процесса. При любой численности особей накопление биомассы идет по линии

$B - N$ (стрелка вверх). При достижении уровня этой линии в популяции начинается отмирание особей, стабилизирующее их число и биомассу популяции на определенном уровне (например, на уровне a на рис.26). Если в такой популяции численность особей возрастает, то фитомасса снижается (движение по линии $B - N$ слева направо и вниз).

Естественно, что в худших экологических условиях значение " B " всегда ниже, что позволяет популяции иметь большую численность и плотность. Это вполне подтверждают наблюдения в природе. Отчуждение биомассы (кошение, выпас, влияние болезней и вредителей) также создает предпосылку для повышения плотности популяции.

Вообще фактор плотности более важен для искусственных популяций (посевы, посадки). В естественных популяциях плотность часто так низка, что почти не сказывается на популяционных процессах. Но известно немало ситуаций, когда и в этих случаях проявляется роль плотности популяции.

Еще Г.Ф.Эйтинген (1916, 1918) при изучении посадок деревьев разной густоты нашел, что увеличение плотности ведет к морфологической дифференциации особей, увеличивая их варьирование по одним признакам и уменьшая по другим. Индивидуализированность реакции растений на изменения плотности популяции в настоящее время продемонстрирована на многих примерах. В.Полуянова (1985) наблюдала у ястребинки смягчение асимметрии количественных признаков при повышении плотности. Возможно, это было связано с клоновой структурой этого вида. Боген и Мортимер (Bogen, Mortimer, 1986) описывают увеличение левосторонней асимметрии в ряду распределения особей *Lolium perenne* при загущении. Фербенк и Уоткинсон (Firbank, Watkinson, 1987) у пшеницы в условиях перенаселения наблюдали измельчание особей с одновременной трансформацией их изменчивости.

Видоспецифичность реагирования особей растений на возрастание плотности популяции проявляется также в том, что у люцерны она в первую очередь вызывает изменение репродуктивного усилия и количества соцветий. У подсолнечника — уменьшение числа цветков в корзинках, у бобов — снижение ветвистости стебля, у пшеницы — падение массы отдельного колоса и их количества.

Известно много фактов изменения по мере возрастания плотности популяции степени разветвленности особей, количества цветков на них, числа плодов и семян. Реагируют на изменение плотности

популяции особи растений в зависимости от их возрастного состояния по-разному. При загущении показатели репродукции падают больше, чем фитомасса. Вначале происходит изменение числа метамеров, а позже их размеров.

В соответствии с принципом индивидуализированности реакции морфологических параметров на эколого-ценотические факторы при нарастании плотности сдвиги в значениях параметров соответствуют уровню их пластичности. Под влиянием изменений плотности популяций меняются их возрастные и виталитетные спектры. В целом реакция растений на плотность часто имеет адаптивный характер.

Установлено, что у некоторых видов растений групповое положение семян в почве, т.е. загущение, увеличивает их прорастание, а у других уменьшает. Существенно меняется по градиенту плотности выживаемость особей. Как было показано Сильвертауном (Silvertown, 1982), характер этой зависимости обусловлен жизненной стратегией видов (рис.27). Однолетники часто лучше противостоят стрессам загущения, чем двулетники.

Наивысшую выживаемость проявляют в гетерогенных популяциях более крупные растения. Такие особи часто раньше зацветают, тогда как особи малого размера в том же возрасте вообще не цветут.

По закону обратной связи плотность как популяционный параметр регулируется двумя механизмами - смертностью особей и изменением уровня их плодовитости. Во втором случае в популяции возрастает иерархия особей по размеру семенной продуктивности, а средние показатели семенной продуктивности падают. Соотношение между этими двумя механизмами зависит от вида растения и эколого-ценотических условий.

Особую проблему в учении о ценопопуляциях составляют сверхплотные популяции. В одновидовых одновозрастных ценопопуляциях под влиянием сверхплотности наблюдается ряд важных эффектов. Один из них - это дифференциация особей на мелкие и крупные, более выраженная на плодородной почве и приводящая к отмиранию мелких особей. Это так называемый "эффект Сукачева". А в соответствии с "правилом Сукачева" однолетники в условиях загущения развиваются ускоренно, а у многолетников развитие замедляется. Предельные плотности ценопопуляций не являются константными. Они меняются по видам растений, в частности, не одинаковы у однолетних и многолетних растений. Поэтому предложение Ю.В.Титова (1978) о выделении

- 118 -

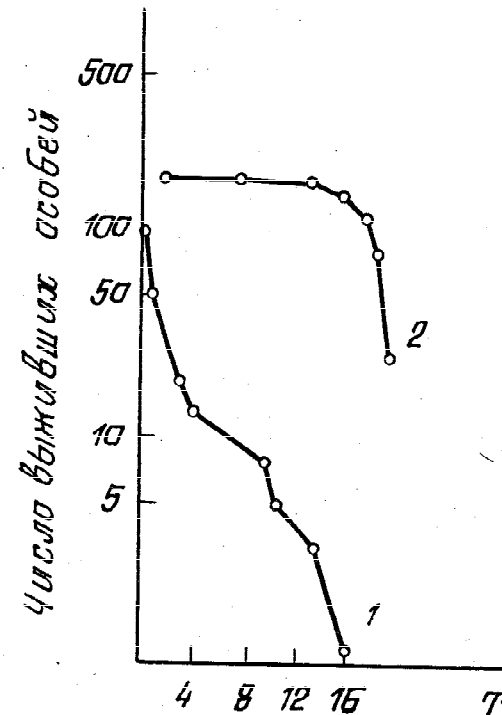


Рис.27. Выживаемость особей двухлетнего растения - лонника белого (1) и однолетнего - флокса (2): T - время в месяцах

четырёх критических уровней плотности популяций не имеет практической ценности.

Фитомасса особей растений в сверхплотных популяциях оказывается соответствующей асимметричным правосторонним кривым. Это является результатом формирования в таких популяциях массовых мелких особей при сравнительно небольшом числе крупных.

Размещение особей в ценопопуляциях

Пространственное размещение особей в связи с неподвижностью растительных организмов имеет большой биологический смысл. В этом направлении накоплен значительный фактический материал. Но ценность его относительна, так как он касается размещения в основном взрослых особей. А их пространственное положение отражает лишь положение микроместообитаний, которые были благоприятны для выживаемости особей. Нужно считать актуальным направлением ценопопуляционной биологии изучение пространственного размещения на популяционных полях всходов, кивильных особей, мелкого подроста. Оно далеко не совпадает с размещением взрослых особей.

Типы размещения несут большую информацию об экологии видов, характере мозаики микроусловий, способах размножения растений и взаимоотношениях между ними. Кершо (Kershaw, 1964) считал полезным выделять по способу происхождения следующие типы размещения особей: а) морфологический узор, который отражает биологические тенденции видов растений к кучному произрастанию – вегетативное размножение и тяжелые семена; б) средовой узор, обусловленный мозаикой площадок, на которых могут накапливаться жизнеспособные семена, всходы и сохраняются взрослые особи; в) фитоценотический узор, который является следствием активного взаимодействия видов.

Для выявления типа размещения особей в популяционных полях предлагались разные способы: индекс Морисита, индекс рассеяния Фишера, коэффициент агрегации Хопкинса, индекс Пилу, коэффициент Мура и др. Многочисленные данные свидетельствуют об абсолютном преобладании в природе контактного размещения особей. Общебиологические предпосылки контактного размещения как кивильных, так затем и взрослых особей ясны. Это наличие тяжелых семян, векторизованность разноса семян и плодов, широкое распространение вегетативного размножения, мозаика условий среды обитания, межвидовые отношения растений. Описаны случаи преимущественно группового размещения особей, благоприятствующие привлечению насекомых-опылителей и животных-разносчиков семян и плодов. Замечено, что у ряда деревьев тропического леса птицы охотнее посещают особи, растущие группами. В пустынях Америки контактность в размещении кактуса *Carnegiea gigantea* обуславливалась его возобновлением лишь под пологом прикрывающих деревьев *Cercidium* mic-

rophyllum. Мелкие кактусы поселялись лишь под пологом крупных особей *Opuntia fuldiga*, которые обеспечивали им защиту от фитофагов. В США у пихты была доказана связь групп подростов с наличием солнечных пятен на южных склонах. У древесных растений в процессе формирования древостоя тип размещения особей может неоднократно меняться.

Соотношение между разными факторами в определении контактности размещения у конкретных видов растений определить нелегко. Сторонники концепции континуума усматривают их прежде всего в индивидуальности экологических требований разных видов растений, а сторонники концепции сообществ – в активных конкурентных взаимоотношениях между видами растений.

Популяционные поля растений с вегетативным размножением

Самостоятельную научную проблему составляют закономерности размещения раметов у видов с вегетативным размножением. Важность ее определяется широким распространением в мире растений этого типа размножения – оно зарегистрировано у 45% видов растений. Вегетативное размножение чрезвычайно разнообразно по формам. Это столоны, усы, корневища, луковицы, фрагментация и т.п.

Основными категориями вегетативно-подвижных растений являются следующие: а) корнеотпрысковые, б) надземно-ползучие, в) длиннокорневищные, г) столоно-клубневые, д) столоно-луковичные, е) надземно-оппадающие (Любарский, 1967). Растения каждой из этих групп отличаются специфической эколого-ценотической приуроченностью.

Вегетативное размножение отличается от генеративного многими важными особенностями. Оно идет зачастую в течение всего вегетационного периода, менее зависит от характера экологической среды из-за связи дочерних особей с материнскими, отличается меньшей смертностью дочерних растений и их повышенной конкурентоспособностью. Правда, вегетативное размножение в определенной степени ограничивается низкой влажностью почвы, ее уплотнением, уровнем плодородия, высокой освещенностью (Любарский, 1960; Подунова, 1985).

Раметы (парциальные кусты), формируясь на базе материнских особей и в течение многих лет (у осины, например, до 25 лет) оставаясь физиологически связанными с ними, в своей совокупности образуют клоны. Каждый клон представляет собой функциональное

единство. Между его элементами даже после их укоренения осуществляется обмен органическими веществами, минеральными элементами, водой. Изучение клонов ведут с помощью метода картирования, нанося положение отдельных раметов на миллиметровую бумагу или прозрачную пленку. Более точные результаты дает раскопка, позволяющая восстановить картину взаимосвязей раметов в клоне. Для доказательства принадлежности отдельного рамета к клону с успехом используется метод электрофореза. В климаксовых фитоценозах часто наблюдается взаимное наложение клонов друг на друга, и оценка принадлежности рамета к тому или иному клону требует применения комплекса методов. Видимое положение рамета не всегда может указывать на его клоновую принадлежность.

Для свободно развивающихся клонов характерна зональная пространственная структура. Например, у черники (рис. 28) в сформировавшемся клоне в центральной зоне преобладают постгенеративные парциальные кусты, в промежуточной — молодые и средние генеративные, а в периферической — ювенильные и взрослые молодые генеративные. По терминологии Т.А. Работнова, эти три зоны соответствуют популяциям раметов регрессионного, нормального и инвазионного типов. Пройдя эти этапы своего формирования, клоны постепенно дегрاديруют, хотя срок существования их может быть весьма большим.

Существует мнение, что независимо от фазы формирования клона общая плотность раметов в нем поддерживается на определенном постоянном уровне за счет примерного равенства появления и гибели новых раметов. Но в достаточной степени это положение еще не подтверждено фактическим материалом. Да и вообще уровень функциональной интеграции в клонах изучен недостаточно.

Столоны и корневища, за счет которых идет разрастание клонов, обладают системой тропизмов. Благодаря этому, клоны редко бывают правильной круглой формы. Она может быть самых причудливых очертаний. Путь столонов — это "путь голодной амёбы", — образно писал Кук (Cook, 1983, с. 252). Во внутренней структуре клонов по этой же причине редко наблюдается равномерное размещение раметов. Отражая неоднородность среды обитания, они образуют агрегатированные скопления или, напротив, разреженные участки.

Клоны могут существовать исключительно долго и иметь значительный размер. Зарегистрированы, например, клоны папоротника-орляка возрастом в 1400 лет при диаметре 489 м, плауна — в 850 лет при диаметре в 250 м, *Populus tremuloides* в 10 тысяч лет

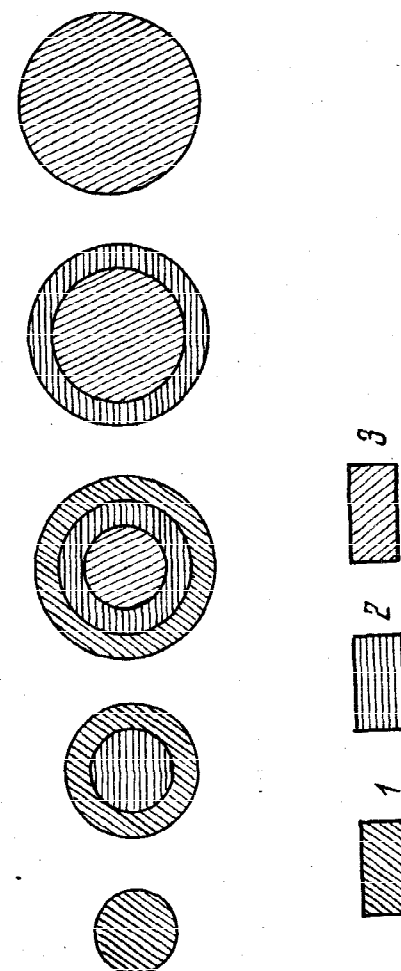


Рис. 28. Этапы формирования клона черники: 1 — инвазионная популяция раметов, 2 — нормальная популяция раметов, 3 — регрессивная популяция раметов.

при площади 80 га, вейника наземного - в 400 лет при диаметре 50 м (Jerling, 1985). Раметы клона отличаются повышенной жизнеспособностью и устойчивостью, благодаря транспорту ассимилятов по клону как единому физиологическому целому. Растения клоновой структуры оказываются экологически и конкурентно более стойкими в условиях неоднородности среды обитания и скудности ресурсов.

В мозаике расположения клонов в пределах популяционного поля имеются определенные закономерности. Они проявляются в повторной сменяемости, описанной Уоттом (Watt, 1947). Для циклических смен структуры клонового растительного покрова выделяются четыре фазы: 1 - возобновления, 2 - формирования, 3 - зрелости, 4 - разрушения.

В изучении клоновой структуры вегетативно-подвижных растений большую роль сыграл метод популяционного поля Е.Л. Любарского (1973, 1976). При анализе популяционного поля по Любарскому учитываются показатели состояния особей, отнесенные к единице площади. Выбранные в зависимости от природы объекта единицы площади называются элементарными квадратами. Это позволяет представлять результаты изучаемого популяционного поля в матричном виде

	x_1	$x_2 \dots$	x_i
z_1	$y_{1,1}$	$y_{1,2} \dots$	$y_{1,i}$
z_2	$y_{2,1}$	$y_{2,2} \dots$	$y_{2,i}$
z_j	$y_{j,1}$	$y_{j,2} \dots$	$y_{j,i}$

где x и z координаты, а y - элементы.

Для каждого популяционного поля вычисляются основные статистические показатели элементов и находятся центры тяжести поля, как средневзвешенные квадраты x и z . На их основе находят коэффициент смещения центра тяжести поля по координатам

$$L_x = \frac{\bar{x}_y - \bar{x}}{\bar{x}} 100; L_z = \frac{\bar{z}_y - \bar{z}}{\bar{z}} 100$$

и относительный коэффициент смещения

$$L = \sqrt{L_x^2 + L_z^2},$$

показывающий степень различия средней плотности элементов по радиусам от его геометрического центра.

Довольно большой материал свидетельствует, что в фитоценозах разных типов масштаб неравномерности размещения элементов разный. Для разных видов растений при этом выявляется собственная специфическая микро мозаичность.

Глава II

ДИНАМИКА ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ

Помимо регулярных и нерегулярных колебаний численности, популяциям свойственна долговременная тенденция к увеличению своего размера. Удивительная способность видов к росту численности особей при благоприятных условиях отмечалась еще Аристотелем и Бюффоном. Ч. Дарвин положил в ее основу теории естественного отбора и эволюции.

Под динамикой ценопопуляций вслед за В.Б. Сочава (1980) следует понимать обратимые изменения параметров популяционных полей: их размеры, плотность, типы размещения особей и т.п. Ценопопуляции - это, безусловно, динамические системы. В них идут ежегодные изменения численности и плотности, осуществляются изменения, обусловленные сменами характера фитоценозов. В ответ на различные стрессовые воздействия меняется качество элементов ценопопуляции особей, вызывая цепную реакцию изменений виталитетного, а затем и возрастного состава популяции. "Динамика качества популяции - столь же характерное ее свойство, как и динамика численности", - подчеркивал С.С. Шварц (1980, с.126).

Большинство динамических изменений в ценопопуляциях имеет адаптационный характер. В этом отношении очень интересно исследование Тераи и Моришима (Terai, Morishima, 1981) над 35 популяциями *Rumex obtusifolius* в Японии. Их выводы состоят в том, что в этих популяциях быстро реализуются адаптивные приспособления, соответствующие действующим факторам. В частности, популяции *Rumex obtusifolius*, формирующиеся под воздействием сорных растений, отличались повышенной к ним устойчивостью. Популяции из стабильных местообитаний имели меньшую морфологическую изменчивость особей по сравнению с популяциями открытых местообитаний. В целом для всех 35 популяций эколого-фитоценоотические условия были важным фактором, определяющим тренд их динамики.

Динамические смены в ценопопуляциях луговых растений (главным образом клевера и райграса) были детально изучены группой Харпера - Теркингтона (Turkington, Harper, 1979a, б). В этом случае наблюдалось определенное отталкивание между популяционными полями злаков и бобовых, хотя они и накладывались друг на друга. Такие отталкивания определялись конкуренцией видов за абиотические факторы. Наряду с этим играли роль и прямые ценоотические эффекты. Между злаками и бобовыми проявлялась и взаимная зависимость. Бобовые характеризовались лучшими морфометрическими показателями при их росте в пределах популяционных полей злаков. Устойчивость популяции каждого вида была четко связана с ее генетическим полиморфизмом. В частности, выделялись расы клевера, которые были оптимально приспособлены к сосуществованию со злаками. Динамические процессы популяционных полей злаков и бобовых включали в себя экологические, фито-ценоотические и генетические механизмы.

Очень широко распространены в динамике популяций смены, вызываемые разновозрастностью отдельных участков популяционных полей.

Базовая модель динамики популяций рассматривает скорость увеличения размера популяции (R) как функцию от дальности разноса зачатков (p), репродуктивной способности особей (i), исходного размера популяции (n), количества мест, пригодных для заселения (e) и экологических условий (c).

$$R = f(p, i, n, e, c).$$

В ценопопуляциях ряда сорных растений прирост по размеру составляет до 20 % в год. Реальные оценки скорости увеличения размеров ценопопуляций очень сложны из-за их многообразной факторной обусловленности.

В общих чертах рост популяций складывается следующим образом. На первых этапах при исходной низкой плотности популяции увеличение числа особей идет экспоненциально. Затем под влиянием ограничения ресурсов и внутренних факторов рост затормаживается, а затем и полностью уравнивается размером естественного отмирания особей. Общая численность популяции оказывается соответствующей емкости данного местообитания. Таким образом, принципиальной особенностью динамики численности популяций является ее зависимость от плотности.

Кривые роста численности популяций по форме являются S-образными (рис.29). Они аппроксимируются логистическими функциями.

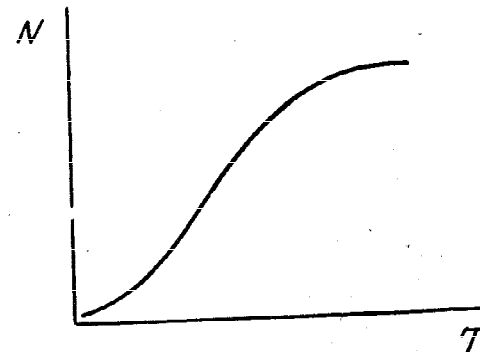


Рис.29. Численность популяции (N) как функция времени (T)

В логистических уравнениях форму кривой определяют следующие три параметра: а) начальное значение численности популяции, б) критерий начального приращивания численности, в) высота положения плато насыщения, которое соответствует максимальной численности популяции при данной емкости местообитания. Емкость местообитаний определяется наличием ресурсов и условий и для видов с разной морфологической структурой особей может существенно различаться. В основе типов динамики популяций лежат реализуемые ими жизненные стратегии.

Для описания динамики численности популяций предложено большое число математических моделей, но полного описания механизма популяционного роста они не дают и имеют невысокую прогностическую способность. В частности, наиболее уязвимым местом большинства таких моделей является недоучет виталитетной и возрастной гетерогенности популяций.

Базовое уравнение динамики популяций, как ранее указывалось, имеет вид

$$N_{t+1} = N_t + B - D + I - E.$$

Скорость роста размера популяции равна

$$R_0 = N_{t+1} / N_t.$$

При экспоненциальном росте популяции ее математическая модель имеет вид

$$dN/dt = bN - dN,$$

где b - плодovitость, d - смертность. Если обозначить $b - d = r$, то

$$dN / dt = rN,$$

где r - истинная (мгновенная) скорость роста популяции.

Собственно экспонента после интегрирования описывается формулой

$$N_t = N_0 e^{rt},$$

где N_0 - начальный размер популяции, e - основание натуральных логарифмов.

В соответствии с логистическим уравнением рост популяции выражается как

$$dN / dt = rN (1 - N/K),$$

где N - размер популяции, $1 - N/K$ - коррекция на сопротивление среды, K - емкость местобитания. В том случае, когда $N \ll K$, выражение $(1 - N/K) \approx 1$ и рост популяции оказывается экспоненциальным. По мере увеличения абсолютной величины N это отношение стремится к нулю, и общая кривая роста популяции приобретает S-образную форму. Из-за изменений значений r и K по сезонам и годам рост численности популяций редко бывает строго логистическим, и его точное описание требует сложного математического аппарата и большого объема исходных биологических данных.

При анализе логистического уравнения роста популяций была высказана идея, что отбор во флуктуирующей среде благоприятствует увеличению r , а нахождение популяции в условиях равновесия - увеличению K . На этой основе Мак Артур и Уилсон (McArthur, Willson, 1967) предложили концепцию $r - K$ -отбора, которая получила широкое распространение в геоботанической литературе. Она позволяет дать достаточно четкую характеристику биолого-экологическим свойствам видов растений. В двух своих крайних вариантах виды растений могут характеризоваться следующим образом:

r -виды - это некрупные растения, преимущественно однолетники или двулетники, у которых основная масса органических веществ направляется на формирование репродуктивных органов. Примаат стратегии воспроизводства - их главная черта;

K -виды - это крупные растения - деревья, кустарники и много-

летние травы - с медленным ростом. К генеративному размножению они приступают поздно и затрачивают на репродукцию сравнительно малую часть своей фитомассы. Главной чертой их биологии является стратегия выживания.

В соответствии со своими биологическими особенностями r -виды занимают нарушенные местообитания с частично пустыми экологическими нишами, а K -виды произрастают в климаксовых, равновесных сообществах. В критические эпохи существования биосферы, когда массово нарушаются климаксовые сообщества, именно с этим может быть связано вымирание крупных форм растений и животных.

При своей определенной прогрессивности концепция $r - K$ -отбора вызвала в свой адрес ряд критических замечаний. Еще Деметриус (Demetrius, 1977) отметил, что эта концепция пренебрегает комплексностью онтогенетических явлений у растений и поэтому неадекватна их природе. К этому можно добавить и ряд других соображений. Фактически даже в равновесных популяциях на фоне конкуренции генотипов в условиях K -отбора может наблюдаться как увеличение, так и уменьшение параметра " K ". Крайние r - и K -типы, как продемонстрировал Пианка (1981), могут быть неэффективными для адаптации видов к фитоценотическим условиям и тогда начинают отсекаются стабилизирующим отбором. На таком фоне у видов растений возникают сочетания признаков r - и K -стратегий (Марков, 1985). Не всегда плодovitость видов, положенная в основу $r - K$ -стратегий, является решающей для выживания и эволюции. Более важной может оказаться сохранность семян в почве и выживаемость всходов. Концепция $r - K$ -отбора игнорирует тактики защиты растений, которые могут иметь решающее значение для выживаемости видов. Концепцию $r - K$ -отбора трудно использовать при анализе материала широкой географической представленности. Известно, что растения теплого климата характеризуются общей тенденцией к продуцированию более крупных семян. Когда виды растений попадают в новые условия произрастания, они могут резко менять тип своей стратегии. Репродуктивное усилие у однолетних и многолетних растений может в таких случаях меняться в амплитуде от 0 до 50 %.

В связи с очевидными теоретическими слабостями концепции $r - K$ -отбора не удивительно поэтому появление работ, авторы которых стремятся сформулировать теории, более адекватные сущности биологических явлений. По Бредшоу (Bredshaw, 1969), оценка стратегии жизни видов растений должна включать в себя три главных ас-

пекта: а) характеристику вида с точки зрения его возможностей в отношении факторов экологической среды, т.е. экологическую амплитуду вида в ее чистом виде, б) характеристику вида с точки зрения его взаимоотношений с другими видами, в) приспособления вида к сосуществованию с другими видами.

Исследования Грайма (Grime, 1979) можно рассматривать как развитие концепции г-К-отбора с подразделением г-К-континуума на три типа стратегий. Грайм дает им следующие характеристики:

R-виды, осуществляющие рудеральную стратегию – это быстро растущие растения с коротким жизненным циклом и высокой семенной продуктивностью. Они обычно произрастают на открытых местообитаниях;

C-виды реализуют конкурентную стратегию. Они имеют высокую скорость использования экологических ресурсов и быстро формируют значительную биомассу. Эти виды отличаются высокой конкурентной способностью;

S-виды демонстрируют стресс-устойчивость и отличаются повышенной выживаемостью при ограниченности экологических ресурсов и имеют малую фитомассу.

Грайм, как и Пианка, допускает существование вторичных, переходных стратегий между этими основными типами.

Б.М.Миркин (1986) считает полезным выделять пять типов стратегий:

K-виоленты – обитатели стабильной благоприятной среды, часто выступающие как эдификаторы;

S-экологические пациенты – многолетники, приспособленные к перенесению неблагоприятных условий жизни;

S_K-фитоценоотические пациенты, приспособленные к росту и развитию в условиях стрессов, обусловленных наличием в сообществах сильных эдификаторов;

R-эксплоренты – растения открытых местообитаний, отличаются высокой семенной продуктивностью, создают значительные запасы жизнеспособных семян в почве;

R_K-фитоценоотические эксплоренты приурочены к местам нарушения целостности растительного покрова, когда в них снижается действие фитогенных полей эдификаторов.

В варианте Грайма – Миркина стратегия жизни видов начинается с известной концепцией фитоценоотипов, разработанной Л.Г.Раменским. Но если фитоценоотип – это перманентная характери-

стика, то тип стратегии – характеристика относительная. "О каждом конкретном организме можно говорить как о г-стратеге или К-стратеге только по сравнению с другими организмами", – подчеркивал Пианка (1981, с.138). В ценопопуляционных исследованиях концепция г-К-стратегов в силу этого должна использоваться с большой осторожностью.

На динамические процессы в популяциях растений в большой степени влияют нарушения растительного покрова, колебания погодных условий, вспышки и спады численности фитофагов и т.п. Популяции реагируют на уничтожение естественного растительного покрова (при рубках леса, сенокосениях, пожарах), выборочную заготовку человеком отдельных видов растений, выпас сельскохозяйственных животных, подтопление или осушение территории и т.п. Популяции в агроэкосистемах отражают внесение удобрений, пестицидов, орошение, подсев новых видов, прополки. На фоне разнообразных нарушений в популяциях закономерно меняются численность особей, плотность, характер размещения особей, возрастная и виталитетная структуры, качество особей, тип межпопуляционных связей.

В климаксовых сообществах для популяций характерна, напротив, стабилизация численности с ее слабыми колебаниями по годам. Обычно в качестве общей закономерности проявляется большее колебание численности однолетних растений по сравнению с многолетними, видов, имеющих генеративное размножение, по сравнению с видами, размножающимися вегетативно.

Освободившиеся после катастрофических изменений растительного покрова участки популяции осваивают по-разному. В одних случаях новые территории заселяются за счет заноса зачатков извне, в других – за счет прорастания семян почвенного банка. Если популяция сама испытывает сильное стрессовое воздействие, то в ней смещается соотношение плодовитости и смертности особей. Такие смещения имеют компенсаторный адаптивный смысл, но иногда они недостаточны, и популяция постепенно меняет виталитетный, а затем и возрастной состав и, наконец, сокращается по численности и может совсем выпасть из ценоза.

МЕЖПОПУЛЯЦИОННЫЕ ОТНОШЕНИЯ

Практически все известные человеку фитоценозы — многовидовые образования. В них происходит наложение популяционных полей друг на друга. Благодаря слабой дифференциации экологических ниш зеленых автотрофных растений (Василевич, 1977, 1982), создаются предпосылки для формирования межпопуляционных отношений. Малькольм (Malcolm, 1966) насчитывал 81 теоретически возможных и 10 реальных типов взаимоотношений растений. Ориентироваться в основных типах этих отношений можно по схеме, приведенной в табл. 20. В этом случае сочетание +0 означает комменсализм, сочетание -0 — амменсализм, сочетание ++ мутуализм и сочетание — — конкуренцию.

Наибольшее внимание всегда привлекала конкуренция, выступающая как ограничивающее начало в межпопуляционных связях. Предположением является наложение сфер использования ресурсов и (или) сфер средообразующего воздействия.

Все варианты межвидовых отношений некоторые авторы предпочитают называть интерференцией, а частный случай, когда она ведет к снижению численности особей, именуют конкуренцией. В узком смысле

Таблица 20
Основные типы межпопуляционных отношений

Вид А	Вид Б	
	увеличение	уменьшение
Увеличение	++	—
Нейтральность	0+	00
Уменьшение	-+	-0

слова конкуренция предполагает прямое специфическое воздействие, снижающее количество и доступность ресурсов. Если этого нет, и один вид влияет на другой только изменением среды обитания в пределах популяционного поля, то по предложению Мак Артура (McArthur, 1972), говорят о диффузной конкуренции.

Конкуренция и взаимное благоприятствование ведут к отрицательной или, соответственно, положительной ассоциированности видов. Факты такой ассоциированности многочисленны и бесспорны. Но в их объяснении существуют две альтернативные точки зрения. Первая в качестве главной причины ассоциированности принимает прямую конкуренцию между видами. Вторая, базирующаяся на парадигме континуума, предполагает, что механизмом ассоциированности является независимое восприятие видовыми популяциями неравномерностей экоотопа и дифференциация видов по экологическим нишам. Многие современные авторы аксиоматически придерживаются второй из этих точек зрения, хотя Т.А. Работнов (1987) с полной определенностью утверждает, что конкуренция — это важный фактор, определяющий организацию фитоценозов. В.И. Василевич (1979) в основе фитоценогенеза видел процесс сообитания большого числа экологически равноценных видов, которому благоприятствует неподвижность их особей при медленном действии конкурентного исключения. Но, конечно, основой сосуществования растений является сильное разграничение реализованных экологических ниш.

Конкретные работы по анализу механизмов межпопуляционных отношений не так многочисленны. Они свидетельствуют о том, что в сообществах работают одновременно оба механизма — дифференциация по экологическим нишам и прямые конкуренция и взаимное благоприятствование. Соотношение между этими механизмами широко варьирует, оно зависит от природы видов и эколого-ценотической обстановки, в которой они разворачиваются.

Разные видовые ценопопуляции конкурируют в основном за комплекс одних и тех же ресурсов: свет, воду, минеральные вещества, тогда как у животных специализация питания смитчает их конкурентные отношения. Как показали Малики и Бербечева (Maliki, Berbeci, 1986), в посевах сельскохозяйственных растений перехват сорняками минеральных веществ так велик (табл. 21), что не может не вызывать острой конкуренции между компонентами посева за биогенные макро- и микроэлементы.

Важную ценотическую роль играют прямые конкурентные связи в агрофитоценозах, значимы они и в других типах сообществ. "Конкуренция в природе представляет собой важный постоянно действующий фактор", — подчеркивали О. Солбриг и Д. Солбриг (1982, с. 387). Если бы ценозы представляли собой лишь собрания видов с несовпада-

Поглощение минеральных веществ в посеве пшеницы (в миллиграммах на особь)						
Наименование растений	Т а б л и ц а 21					
	Азот	Фосфор	Калий	Кальций	Магний	Совокупность макро- и микроэлементов
Пшеница мягкая	99,84	22,38	63,80	58,64	9,96	259,37
Пшеница ползучий	25,72	3,91	18,15	19,87	2,22	70,54
Пастушья сумка	6,59	1,36	12,30	7,46	1,30	29,28
Марь белая	54,36	10,57	73,31	40,85	8,41	191,91
Вьюнок полевой	169,90	19,00	171,75	112,10	11,47	485,96
Василек синий	86,15	24,10	132,24	65,54	12,74	325,08

шими экологическими нишами, то положительные и отрицательные ассоциированности должны бы быть случайными. Большой материал свидетельствует о неслучайности ассоциированности.

Трофическая эквивалентность видов зеленых растений ведет к обострению конкурентных отношений, создает стимул для формирования механизмов конкурентной вооруженности видов. А пластичность растительных организмов и арсенал их онтогенетических тактик ведут к сглаживанию прямых конкурентных взаимодействий.

Сглаживание конкуренции достигается формированием различных жизненных форм, экологической специализацией, фенологической изолированностью, разницей фитоценотипов. Конкурентные отношения ценопопуляций сглаживает и реализация принципа минимизации взаимодействия ярусов между собой, который был сформулирован В.С.Скулиным (1978). Ряд последних работ подтверждает широкую сферу его действия. В направлении сглаживания конкурентных отношений работают и механизмы фитоценотической пластичности. Принцип конкурентного исключения (Hardin, 1960) в крайней его форме редко наблюдается в растительных сообществах.

На начальных этапах ценогенеза видовые популяции находятся на фазе иммиграции и свободно распределяются по экологическим нишам. Ресурсы экотона еще не исчерпаны, популяционные поля часто изолированы друг от друга. Да и математическое моделирование показывает (Slatkin, 1974; Agren, Fagerström, 1984), что два экологически сходных вида могут существовать в одной и той же нише одновременно за счет стохастических факторов; случайности в разное время по территории, несовпадения вероятностей их прорастания.

Главной ареной конкуренции являются поздние стадии сукцессий. Основные способы межпопуляционных взаимодействий здесь раскрыты Кнаппом (Knapp, 1974). Они состоят в перерастании конкурента по высоте, подрастании под пологом конкурента, когда на первый план выдвигается корневая конкуренция, вращение в популяционное поле конкурента за счет длинных корневищ или корневых отпрысков, краевом подавлении плотными клоновыми структурами и просто переживания конкурента за счет большей продолжительности жизни особей.

Механизмы сглаживания конкуренции не могут обеспечить полного расхождения экологических ниш ценопопуляций. Поэтому одновременно с эволюцией, направленной на сглаживание конкуренции, осуществлялось конкурентное вооружение видов. Солсбери (Salisbury, 1929) описал несколько основных типов конкурентной вооруженности видов расте -

ний. В их число входят: а) мощный рост в высоту, названный позже законом высоты Блестейла, позволяющий затенять конкурирующее растение, вынося свои листья выше уровня расположения листьев этого растения; б) максимизация продуктивности, обеспечивающая общее повышение размерности особей; в) раннее развитие и быстрый рост на начальных этапах онтогенеза; г) способность жить на органическом опаде; д) наличие вегетативного размножения, позволяющего быстро занимать территорию; е) высокая семенная продуктивность, полезная растениям ранних фаз сукцессий; ж) разнообразие способов прорастания семян; з) аллелопатия, состоящая в прижизненном выделении ингибиторов разной химической природы. Все эти разновидности конкурентной вооруженности видов реализуются в первую очередь на ранних фазах онтогенеза растений, когда конкуренция оказывается наиболее жесткой, а уязвимость растений к конкурентным стрессам максимальной.

На основе уровня конкурентной вооруженности нередко предлагались комбинированные индексы для оценки конкурентной способности видов. Например, Грайм (Grime, 1973) строил такой индекс на четырех показателях: 1 - высота растения, 2 - форма роста, 3 - потенциальная относительная скорость роста, 4 - способность накапливать слой опада.

Но вооруженность конкурирующих видов не является неким абсолютным. Какое-либо абстрактное ранжирование видов растений по их конкурентной способности не отвечает природе межпопуляционных отношений. Л.Г.Раменский (1952, с.187) еще много лет назад писал, что нет растений с высокой конкурентной способностью вообще, она по-разному проявляется в различной природной обстановке.

А.А.Уранов (1935) одним из первых указал на обусловленность конкуренции количественным участием вида и разработал методику, позволяющую реализовать идею Л.Г.Раменского о пороге преуспеваемости вида, когда его конкурентная мощность выявляется в полном объеме.

Межвидовые отношения растений составляют самостоятельную проблему фитоценологии. Но она изучает их лишь на уровне видов растений. В ценопопуляционных исследованиях центр тяжести смещен на изучение роли межвидовых отношений в состоянии особей растений и особенностях ценопопуляций. Исходным типом реагирования популяций на внешние биотические воздействия является изменение ха-

рактера роста и морфоструктуры особей, перераспределения веществ по растению, репродуктивного усилия, выживаемости. Все это на уровне популяций приводит к изменениям виталитетных и возрастных типов популяций, формированию качественно новых популяционных полей.

В этом направлении уже накапливается фактический материал. Например, у костра безостого листа в чистом посеве ориентированы под углом 75° , а в пятикомпонентной травосмеси - под углом 30° (Мандрыкина, Пелипенко, 1983). У *Erophyla verna* все пространственные особенности популяции оказались зависящими от наличия сильных конкурентов *Festuca psammophyla* и *F. duriuscula* (Symonides, 1983). Сосна под влиянием березы формирует более длинную хвою, но вес ее становится меньше (Danusevičius, 1973). У *Trifolium incarnatum* и *Lolium multiflorum* конкуренция уменьшала среднюю массу особей и вела к повышению их дифференциации по размеру (Weiner, 1985).

Благоприятным объектом для решения этого круга проблем являются совместные посевы одного, двух и большего числа видов. Конкурентные эффекты в таких случаях достаточно надежно оцениваются коэффициентом агрессивности (Remison, Snaydon, 1978)

$$A_{ji} = 1/2 (x_{ij} / x_{ii} - x_{ji} / x_{jj}),$$

где x_{ij} - урожай (в расчете на одну особь) вида i в смеси с видом j , x_{ii} - урожай вида i в чистом посеве, x_{ji} - урожай вида j в смеси с видом i , x_{jj} - урожай вида j в монокультуре. Эффективно нахождение и индекса RYT (индекс относительного урожая):

$$RYT = \frac{\text{урожай вида A в смеси}}{\text{урожай вида A в чистом посеве}}.$$

Возможные значения RYT хорошо видны из диаграммы, представленной на рис.30. Вычисления RYT раскрывают взаимоотношения двух видов. При $RYT \approx 1$ отношения видов неантагонистичны; при $RYT > 1$ в смеси находятся виды разной экологии, не конкурирующие между собой, при $RYT < 1$ выражен антагонизм видов.

Основные выводы из экспериментов по смешанным посевам сводятся к тому, что конкурирующий вид вызывает у партнера многочисленные изменения. Решающую роль в результатах конкуренции часто

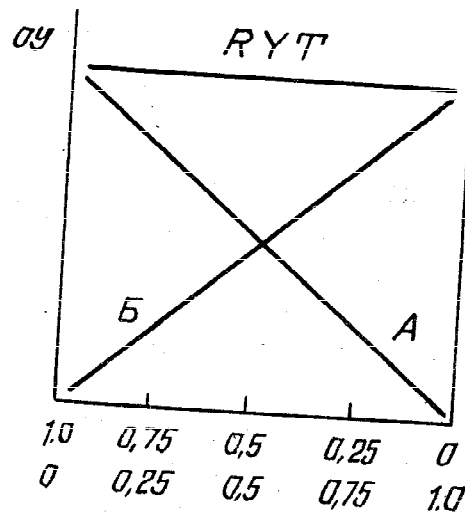


Рис. 30. Относительный урожай (RUT) видов А и Б в смеси. На оси абсцисс - доля видов в смеси, ОУ - относительный урожай

играет скорость роста на ранних этапах жизни растений, что одним из первых установил Н.Ф. Леваковский (1870).

По фазам онтогенеза конкурентная способность видов меняется. Виды, отличающиеся высокой конкурентной способностью во взрослом состоянии, могут быть уязвимы в ювенильной фазе.

На этой основе в агрофитоценологии было сформулировано и нашло широкое приложение понятие о критических периодах в онтогенезе культурных растений, когда их восприимчивость к конкуренции со стороны сорняков резко увеличивается. Наличие сорных растений в посевах в критический период в наибольшей степени затрагивает урожайность и жизнеспособность сельскохозяйственных культур. На рисунке 31 по данным Томаса и Райта (Thomas, Wright, 1984) показан критический период у лука. Он установлен на основании опытов с прополкой посевов так, чтобы посев оставался чистым от сорняков первые 1, 2, 3 и т.д. недель до конца вегетации (1), а в другом варианте так, чтобы прополки проводились лишь на 20, 19,

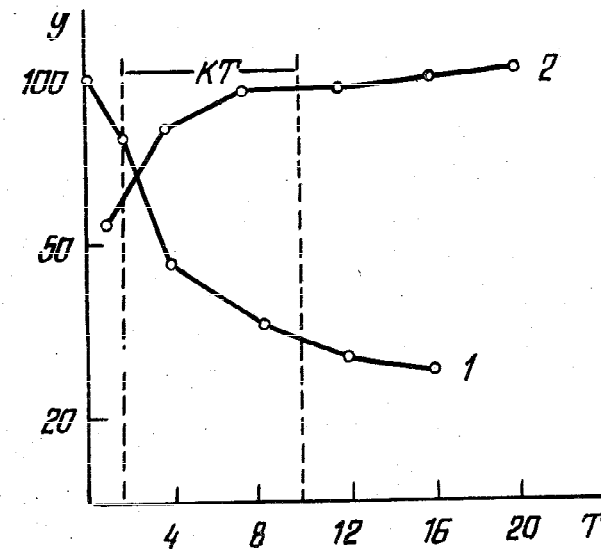


Рис. 31. Критический период в отношении конкурентного воздействия сорных растений у лука: У - урожай, Т - время в неделях, КТ - критический период, 1 и 2 - режимы прополки (пояснения см. в тексте)

18 и т.д. неделях (2). Критический период у лука по этим данным охватывал время с 2-й по 10-ю недели вегетации.

Конкурентная способность видов уменьшается или увеличивается в зависимости от конкретной фитоценотической обстановки, что получило название эффекта Монтгомери (Montgomery, 1912).

Изучение межпопуляционных взаимодействий в природных условиях - трудная методическая проблема. Основные методические подходы здесь складывались в двух направлениях: во-первых, на основе оценок совместной встречаемости особей разных видов, базирующихся на четырехпольных таблицах; во-вторых, на основе регрессии параметров одной популяции в отношении другой популяции.

Давно известно, что некоторые виды тяготеют к совместному произрастанию, у других наблюдается взаимное отталкивание. Это явление получило название ассоциированности (или иногда, с нарушением приоритета - сопряженности) видов. Выявление уровня ассо-

ассоциированности полезно для анализа как межпопуляционных отношений, так и экологии видов. Исходный материал для учета ассоциированности видов в случае наложения популяционных полей друг на друга ведут по четырехпольной таблице

		Вид Б		
		+	-	
Вид А	+	a	b	a + b
	-	c	d	c + d
		a + c	b + d	N

где a — число пробных площадок, содержащих вид А, b — содержащих вид Б, c — содержащих оба вида, d — не содержащих ни одного из этих видов, N — общий объем выборки.

Для вычисления ассоциированности предлагалось большое число индексов. Основными являются следующие:

коэффициент Жаккарда $q = \frac{c}{a + b - c} \cdot 100$;

коэффициент Серенсена $q = \frac{2c}{a + b} \cdot 100$;

индекс Олума $q = \frac{a - b}{a + b}$ (от -1 до +1);

коэффициент Кля $q = (ad - bc) / \sqrt{(a+b)(a+c)(b+d)(c+d)}$
(от -1 до +1).

Привлекала к себе всегда большое внимание и регрессия численностей конкурирующих видов. В основу регрессионных моделей межпопуляционных отношений обычно кладут работу Вольтерра. Основная его идея состоит в том, что тенденции в динамике численности любой популяции зависят от соотношения коэффициента размножения и коэффициента потребления экологических ресурсов. Если обозначить эти коэффициенты соответственно через m_x и c_x , то параметр m_x/c_x определит судьбу популяции. В условиях конкуренции сохранится и будет процветать, постепенно вытесняя конкурента, популяция, у которой m_x/c_x больше.

Дефектом всех подобных математических моделей является значительное число упрощений экологических явлений. Видовая популя-

ция реагирует на совокупное действие конкурирующего вида, а каждая конкретная ее особь воспринимает воздействие своих непосредственных соседей. Вариации размерности особей и учет ближайших соседей современные математические модели данного класса не предусматривают. Выпадает из подходов моделирования и гетерогенность состава популяций взаимодействующих видов.

Поэтому сохраняют свое значение методы, основанные на прямой регрессии. Один из удачных методов такого рода был разработан А.А.Урановым (1935, 1955). Он состоит в выявлении регрессии обилия действующего и подчиненного конкурирующих видов с последующей аппроксимацией таких линий регрессии уравнением вида

$$y = y_1 x^b e^{c(x-1)},$$

где x и y — обилия действующего и подчиненного видов, b и c — коэффициенты. Модель базируется на двух предположениях: а) экологический потенциал местообитания связан с количеством вида в пропорциональном отношении $E = kx$, б) экологические факторы расчленяются на две группы — делимые и неделимые, т.е. ресурсы и условия.

Метод сопряженностей А.А.Уранова неоднократно критиковался (Борисова, Васильевич, 1979). Считалось, что он раскрывает поведение подчиненного вида не по градиенту нарастания обилия действующего вида, а по комплексному ценозooksклину. Это замечание строится на недоразумении. Метод А.А.Уранова предполагает сознательный выбор учетных пробных площадок, которые должны быть возможно максимально идентичны по всем основным признакам растительности, кроме обилия действующего вида. В таком случае последовательность таких площадок отражает именно эффект межпопуляционных воздействий. Пространственное исключение, механизм которого иногда рассматривают как причину возможного искажения результатов, может сказываться лишь при сопоставлении видов разных экологических стратегий и в первую очередь однолетников и многолетников в климаксовых сообществах. Более весомо замечание в адрес метода А.А.Уранова о том, что его модель игнорирует фактор времени во взаимодействии видов растений, что приводит к неявному допущению полной стабилизации характера межпопуляционных отношений по шкале времени, а это, конечно, не отвечает действительности.

Тем не менее по методу анализа сопряженностей А.А.Уранова было получено немало полезной информации. Положительно оценивал

теоретическую базу, лежащую в основе метода А.А.Уранова, Пианка (1981, с.221), который писал: "Привлекательной альтернативой ко - эффективным конкуренции могла бы служить такая мера интенсивности взаимодействия между видами, которая бы оценивала реакцию плотности каждого вида на изменение плотности другого вида".

Все площадочные методы в некоторой степени искажают реальный уровень конкуренции за счет размера и формы учетных площадок. Поэтому перспективны методы выявления межпопуляционных отношений на базе учета ближайшего соседа (Pielou, 1961). Они полнее учитывают прямые взаимодействия соседних особей и позволяют выявлять все четыре возможных варианта соседства при взаимодействии двух видов.

При реализации межпопуляционных взаимодействий важной чертой популяций оказывается их общая устойчивость. Обычно устойчивость понимают как способность биологической системы выдерживать изменения, вызываемые внешними причинами, и восстанавливаться после них. Постоянство - это мера степени устойчивости системы. Устойчивость ценопопуляций является комплексным свойством и обусловлена многими другими их особенностями. Т.А.Работнов (1966) связывал устойчивость прежде всего с численностью. Фактически в основе устойчивости лежит более сложный комплекс, который включает в себя способность сохранять и удерживать уровень численности, качество особей, высокий уровень репродукции, достаточно высокую длительность жизни особей.

Межпопуляционные отношения ведут к неравнозначности роли ценопопуляций в сообществах. Обычно выделяют (Любарский, 1976) следующие виды ценопопуляций: а) доминирующие, б) дополняющие, в) резервные, г) сопутствующие, д) случайные.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Ценопопуляции являются реальной формой существования видов растений, которая привязана к конкретным локусам биосферы - фитоценозам. Вне фитоценозов популяции не могут существовать: все их базовые свойства ценогитически обусловлены.

Ценопопуляции имеют сложный состав и специфическую функциональную структуру. Элементарные структурные единицы ценопопуляций - особи растений - в пределах каждой ценопопуляции неравноценны по строению и свойствам. Основными формами этой неравноценности являются неравноценность жизненных состояний, возрастная и генетическая. Вступая между собой в системные отношения и выполняя интрапопуляционные функции, особи растений придают ценопопуляциям внутреннюю целостность.

В зависимости от сочетаний особей с разными качествами и свойствами ценопопуляции подразделяются на ряд типов, которые существенно отличаются друг от друга. Наибольшую фитоценогитическую значимость имеют виталитетные типы ценопопуляций (депрессивные, равновесные и процветающие) и возрастные типы (инвазионные, нормальные и регрессивные).

Наиболее реактивные показатели состояния ценопопуляций - их плотность и виталитетный состав. Именно они в первую очередь пригодны для оценки связи ценопопуляций с экологическими факторами и при анализе межпопуляционных отношений. Дальнейшие перспективы изучения ценопопуляций неизбежно окажутся связанными с учетом гетерогенности состава ценопопуляций во всех основных формах ее проявления. Немало шагов в этом направлении уже делается как в форме полевых исследований, так и в виде математического моделирования.

Концепция о ценопопуляциях в биологической науке играет прогрессивную роль. Она содействует объединению таких разрозненных отраслей биологического знания, как морфология, фенология, фитоценология, эволюционное учение, экология. Закономерности, управляющие жизнью ценопопуляций, отличаются от законов жизни особей и законов существования и эволюции видов растений. Поэтому справедливо рассматривать науку о ценопопуляциях - популяционную фитоценологию - как самостоятельную отрасль биологического знания.

Популяционная фитоценология призвана решать сложный комплекс проблем, актуальных для народного хозяйства. Это требует ускоренного развития теории и методов популяционного мониторинга, прогнозирования и моделирования популяционных процессов. Цели общепопуляционного и экологического мониторинга могут быть достигнуты только с учетом популяционного уровня, в первую очередь путем систематических наблюдений над виталитетным, возрастным и генетическим составом популяций, снижением или возрастанием уровня изменчивости ведущих морфологических параметров, формированием или распадом корреляций между признаками, состоянием популяционных полей.

ЛИТЕРАТУРА

- Айала Ф. Введение в популяционную и эволюционную генетику.-М.: Мир, 1984.
- Корчагин А.А. Внутривидовой (популяционный) состав растительных сообществ и методы его изучения // Полевая геобота -ника. Л., 1964. Т.3. С.63 - 131.
- Любарский Е.Л. Ценопопуляция и фитоценоз.-Казань: Изд-во Казан. ун-та, 1976.
- Любарский Е.Л., Полуянова В.И. Структура ценопопуляций вегетативно-подвижных растений.-Казань; Изд-во Казан. ун-та, 1984.
- Марков М.Вит. Популяционная биология растений.-Казань: Изд-во Казан. ун-та, 1986.
- Пианка Э. Эволюционная экология.-М.: Мир, 1981.
- Солбриг О., Солбриг Д. Популяционная биология и эволюция.-М.: Мир, 1982.
- Титов Ю.В. Эффект группы у растений.-Л.: Наука, 1978.
- Уильямсон М. Анализ биологических популяций.-М.: Мир, 1975.

ОГЛАВЛЕНИЕ

Введение	3
Глава 1. Ценопопуляция как природная целостность	5
Категории популяций	5
Специфические особенности популяций растений	7
Глава 2. Экологическая и ценопопуляционная целостность	13
Глава 3. Особи растений - элементы ценопопуляций	21
Признаки морфогенеза особей	22
Морфометрические методы в ценопопуляционных исследованиях	23
Формы использования математической статистики	35
Глава 4. Изменчивость и пластичность особей растений	39
Масштабы изменчивости и методы ее изучения	40
Пластичность растительных организмов	42
Стратегия защиты у растений	48
Онтогенетические тактики	49
Глава 5. Морфологическая целостность особей растений	54
Морфогенетические корреляции	54
Детерминирующий комплекс признаков	59
Глава 6. Жизнеспособность особей растений	67
Глава 7. Виталитетная структура ценопопуляций	82
Виталитетные типы ценопопуляций	83
Изменения виталитетных типов ценопопуляций на эколого-ценотических градиентах	86
Глава 8. Возрастная структура ценопопуляций	94
Периодизация онтогенеза растений	94
Возрастные спектры ценопопуляций	99
Демографические таблицы	102

Глава 9. Генетическая и половая структуры популяций	I06
Глава 10. Популяционное поле	I09
Плотность и численность особей в ценопопуляциях	I10
Формообразующее действие популяционных полей	I15
Размещение особей в ценопопуляциях	I20
Популяционные поля растений с вегетативным размножением	I21
Глава 11. Динамика ценопопуляций	I25
Глава 12. Междоукупационные отношения	I32
Заключение	I43
Литература	I44

Юлиан Андреевич Злобин

ПРИНЦИПЫ И МЕТОДЫ ИЗУЧЕНИЯ ЦЕНОТИЧЕСКИХ ПОПУЛЯЦИЙ РАСТЕНИЙ

Учебно-методическое пособие

Редактор Р.М.Гайфуллина
Обложка художника Ю.Г.Чернова
Корректор Л.М.Самуйлина

ИБ № 1428

Сдано в набор 5.06.89
Подписано к печати 28.08.89
Формат 60x84 1/16
Бум. офсетная
Печать офсетная
Усл.печ.л. 8,6
Усл.кр.отт. 8,8
Уч.-изд.л. 8,36
Тираж 1000 экз.
Заказ 3-440
Цена 70 коп.

Издательство Казанского университета
420008 Казань, ул.Ленина, 18

Полиграфический комбинат им. К.Якуба
Государственного комитета Татарской АССР
по делам издательств, полиграфии и книжной торговли
420084 Казань, ул.Баумана, 19