ДК 581.412 : 001.1

ОБ УРОВНЯХ ЖИЗНЕСПОСОБНОСТИ РАСТЕНИЙ

Ю. А. ЗЛОБИН

Сумский филиал Харьковского сельскохозяйственного института имени В. В. Докучаева

Дифференциация растений по жизненному состоянию рассматривается в качестве одной из форм проявления фундаментального свойства живой материи — разнообразия. Анализируется система критериев оценки жизнеспособности растений на трех уровнях организации — организменном, ценопопуляционном и видовом.

При изучении растений и растительных сообществ всегда уделялось и уделяется большое внимание жизнеспособности растений. Тем не менее проблема жизнеспособности растений еще далека от окончательного решения. Причиной является ее исключительная сложность. В оценках жизнеспособности растений, как в фокусе, концентрируются морфологические, физиологические, экологические, фитоценотические и эволюционные феномены мира растений. Разобраться в этом комплексе, дополнительно осложненном явлением экологической эквивалентности, нелегко. Это побуждало некоторых исследователей вообще игнорировать проблему неравноценности растений по жизненному состоянию и при исследовании жизнеспособности растений отбирать для анализа «типичные» экземпляры, что приводит к снижению объема получаемой информации, ее искажению и в конечном счете создает иллюзию снивелированности особей и видов растений.

Первые исследователи жизнеспособности растений исходили из предположения, что все особи каждого конкретного вида в данном фитоценозе однородны и поэтому уровнем жизнеспособности могут отличаться друг от друга только разные виды растений. На этой основе предлагались различные шкалы оценки жизненности, или жизненного состояния, видов. Учитывая полноту прохождения растениями жизненного цикла и степень разрастания вегетативных органов, Браун-Бланке и Павияр (Braun-Blanquet, Pavillard, 1922) предложили четырехбалльную шкалу оценки жизненности видов, В. В. Алехин (1925) — трехбалльную, А. А. Гроссгейм (1928) и Клечка (1934, цит. по Klika, 1955) — пятибалльную, Пур (Poore, 1955) — двухбалльную, Л. П. Рысин (1959) — шестибалльную. Эти шкалы с немногими модификациями рекомендуются большинством современных руководств (Ярошенко, 1961; Марков, 1962; Воронов, 1963; Шмитхюзен, 1966; Быков, 1978, и др.).

По мере накопления фактического материала о жизнеспособности растений стало очевидным, что объективные меры жизнеспособности растений могут строиться на довольно независимых друг от друга параметрах. Выяснилось также, что на разных уровнях организации живой материи — видовом, ценопопуляционном и организменном — критерии жизнеспособности оказываются принципиально различными и жизненное состояние растений не может оцениваться по одной универсальной шкале.

ЖИЗНЕННОЕ СОСТОЯНИЕ ОСОБЕЙ РАСТЕНИЙ

Каждый вид растений, каждая его ценопопуляция в пределах того или иного контура растительности представлена набором особей. В силу мозаичного характера экотопа места произрастания отдельных особей практически никогда не оказываются идентичными. На одних участках особи вида получают благоприятные условия для реализации онтогенетической программы, на других — в той или иной степени отклоняющиеся от оптимума. В результате любая случайная репрезентативная выборка особей включает в себя качественно отличающиеся экземпляры. При изучении жизненного состояния растений первой задачей оказывается исследование жизнеспособности отдельных особей.

Такие критерии жизнеспособности особей, как степень вегетативного развития или полнота прохождения особью жизненного цикла, оцениваемые глазомерно, весьма расплывчаты и могут толковаться субъективно. В настоящее время они уже не отвечают требованиям биологической науки, да и сами шкалы как форма дискретной классификации не удовлетворяют специфике объекта. Дифференциация особей по жизненному состоянию, отражаемая в «кривых дифференциации» (Шенников, 1964, с. 111), точнее может быть раскрыта методами ординации.

Первая объективная возможность для суждения о жизненном состоянии особей появляется при анализе темпов прохождения ими онтогенетического цикла. В оптимальных условиях последовательное развертывание онтогенетической программы у однолетних и многолетних растений в равной мере приводит к установлению определенного соотношения между абсолютным возрастом особи и фазами онтогенеза. Отклонения в режиме экологических условий нарушают это соотношение: онтогенетический цикл либо замедляется, либо ускоряется. Степень несоответствия между абсолютным возрастом и возрастным состоянием особи оказывается индикатором ее жизненного состояния. Но этот критерий пригоден не для всех растений в одинаковой степени. У деревьев умеренной зоны, где возможно достаточно точное определение абсолютного возраста отдельных особей, сопоставление его с каким-либо показателем онтогенетического состояния растения (обычно используется высота, так как для деревьев характерен длительный период роста) приводит к бонитировочным шкалам, которые по своей сущности являются шкалами оценки жизненного состояния растений.

У травянистых растений определение абсолютного возраста особей или весьма трудоемко, или неточно, или подчас вообще невозможно. С другой стороны, период их роста в высоту ограничен. Поэтому бонитировочный принцип оценки жизненного состояния для этой обширной группы видов оказался неприемлемым.

Другой рациональный подход к оценке жизненного состояния особей связан с использованием системы показателей, отражающих мощность развития вегетативных и генеративных органов особей и степень их приспособленности к условиям произрастания. Показатели (параметры), пригодные для этой цели, многочисленны и могут быть объединены в три основные группы: а) набор параметров, которые оценивают степень развития вегетативных органов, б) набор параметров, которые оценивают степень развития органов репродукции, в) набор параметров, показывающих адаптационные возможности особи при флюктуациях экологического режима. В специальных исследованиях к ним может быть добавлена группа показателей, которые характеризуют уровень физиолого-биохимических процессов. Но их оценка не является безусловно обязательной при определении уровня жизнеспособности особей, так как ход роста и размножения особей достаточно точно отражает их физиолого-биохимический статус. Морфогенез растений интегрирует уровень метаболических процессов и в определенной мере отражает также цену

адаптации особей к условиям произрастания. Поэтому морфологические параметры оказываются наиболее информативными при оценке жизненной способности особей (Злобин, 1976).

В растительном организме одни признаки варьируют сильно, другие умеренно, третьи практически стабильны. Размер варьирования в онтогенезе может характеризоваться определенной тенденцией к увеличению или уменьшению, отвечая тактике дивергенции или конвергенции (Злобин, 1980б). Для создания любой естественной классификации наиболее пригодны сильно варьирующие признаки (Василевич, 1968). Выделение таких признаков составляет стержень проблемы изучения жизненного состояния растений.

Отдельные морфологические признаки или их сочетания часто использовались для оценки жизнеспособности особей растений (Касимов, 1960; Науменко, 1962; Афанасьев, 1965; Злобин, 1968; Лысенко, 1968; Виликайнен, Зябченко, 1969; Воронцова с соавт., 1976, и мн. др.). Но сам выбор параметра во всех таких случаях определялся лишь интуицией исследователя, что снижало степень доверия к таким оценкам. В этой связи П. Грейг-Смит (1967, с. 41) писал: «Возможно, будущее развитие методов изучения жизненного состояния будет связано с использованием многомерного анализа, который позволит выделить среди разнообразных показателей этого состояния наиболее существенные факторы». Этот прогноз начинает оправдываться и дает ценные результаты. Первоначально для нахождения наиболее информативного показателя качества особей использовался корреляционный анализ с последующей визуальной оценкой системы коэффициентов (Злобин, 1970; Овчинников, 1970; Титов, 1970). Такой подход позволял в некоторой степени избежать субъективизма, но он возможен лишь при рассмотрении немногих морфологических признаков. Достаточно полный корреляционный анализ морфологических параметров, когда корреляционная матрица включает их более 7—10, требует последующего применения факторного анализа.

Факторный анализ позволяет осуществлять свертку корреляционной матрицы и ее сведение к основным функциональным единицам — факторам, по осям которых осуществляется ординация признаков. Выявленные оси максимального варьирования наиболее пригодны для интегральной оценки морфогенеза растения, а следовательно, и его жизненного состояния. Морфологические параметры, которые вносят наибольший вклад в первый или в первый и второй факторы (в зависимости от их общего вклада в исходную общность), оказываются наиболее эффективными в качестве критериев оценки жизненного состояния особей по типу их морфогенеза (Злобин, 1975). Факторный анализ — надежный математический инструмент объективного и эффективного нахождения ключевых морфологических параметров. Он открывает широкие возможности для классификации особей растений по уровню их жизненного состояния и начинает привлекать внимание исследователей все в большей и большей степени (Онучин, 1976; Маслаков, 1978). Для этой же цели могут быть использованы и другие математические методы анализа корреляционных матриц (Паавер, 1976).

Исходя из того, что онтогенетический цикл растительных организмов расчленен на три основные фазы (покоя, активного роста и репродукции), и учитывая, что интегрированность морфологических форм не остается в онтогенезе неизменной, методом факторного анализа корреляционных матриц морфологических параметров можно выделить опорные признаки для оценки жизненного состояния особей в период прохождения ими второй и третьей из этих фаз.

У древесных растений в фазу активного роста жизненное состояние особей может успешно характеризоваться сочетанием двух признаков — признака, отражающего рост особи, и признака, отражающего развитие

Таблица 1

Факторная матрица морфологических параметров подроста ели

Параметры	Факторы	
	F_1	F_2
Годичный прирост главной оси	0,8830	—0,1232
Годичный прирост боковых ветвей	0,8241	0,0255
Отношение прироста главной оси к приросту боковых ветвей	0,6413	—0,3180
Количество ветвей в мутовке	0,7257	0,0350
Количество межмутовочных побегов	0,7782	0,3028
Годичный прирост по диаметру	0,7039	0,2564
Охвоение	—0,2504	0,6051
Вклад фактора	3,5604	0,6417
Процент исходной общности	87,0	15,7

Таблица 2

Факторная матрица морфологических параметров многолетнего и однолетнего травянистых растений в фазу активного вегетативного роста

Параметры	Люцерна посевная		Ярутка полевая		
	факторы		факторы		
	F_1	F_2	F_1	F_2	F_3
Биомасса особи	0,9673	0,2058	0,8263	0,5353	0,3155
Высота	0,9108	0,2242	0,5732	0,2321	0,1700
Биомасса листьев	0,9830	0,1449	0,9288	0,3477	—0,1206
Число листьев	0,8278	0,3288	0,8273	0,5780	—0,0868
Листовая поверхность	0,9948	0,1051	0,9293	0,3476	—0,1213
Поверхность одного листа	0,9399	—0,3254	0,6013	—0,7419	—0,1252
Биомасса одного листа	0,9410	—0,3118	0,6070	—0,7711	—0,1733
Отношение площади листьев к их весу	0,5367	—0,3525	0,5290	—0,4325	0,2253
Вклад фактора	6,4633	0,5601	5,1146	2,2483	0,2617
Процент исходной общности	98,8	8,6	77,8	34,2	3,9

фотосинтезирующей поверхности. Вклад этих признаков в первые два фактора, которые сами по себе охватывают более 90% общности, всегда оказывается максимальным (табл. 1). У однолетних и многолетних травянистых растений главные критерии оценки жизненного состояния особей в ту же фазу активного роста оказываются иными. В качестве основного признака для оценки жизненного состояния особей здесь выступает размер листовой поверхности. Вклад этого параметра в первый фактор максимален (табл. 2). Его дополняют признаки, оценивающие качество листового аппарата растения: поверхность отдельного листа, вес отдельного листа, отношение площади листьев к их весу.

Применение методов корреляционного и факторного анализа к растениям разных жизненных форм позволит в дальнейшем еще в большей степени конкретизировать оптимальные параметры оценки жизненного состояния особей. Этому будет способствовать также включение в корреляционные матрицы как параметров, отражающих статическое состояние морфологических признаков, так и динамических параметров, характеризующих темпы роста и продукционных процессов у растений. Но уже при современном объеме информации по этому вопросу можно полагать, что для видов растений с длительным периодом активного роста побегов ведущим критерием оценки жизненного состояния особей является рост, а для видов растений с ограниченным периодом активного роста — листовая поверхность.

Таблица 3

Факторная матрица морфологических параметров травянистых растений в фазу репродукции

Параметры	Горец шероховатый, факторы			Ярутка полевая, факторы	
	F_1	F_2	F_3	F_1	F_2
Биомасса особи	0,9609	0,4815	—0,2273	0,9276	0,3634
Высота	0,8162	—0,1194	—0,2571	0,4543	0,0699
Биомасса листьев	0,8797	0,2882	0,2413	0,7853	—0,5443
Число листьев	0,8319	0,3026	0,2828	0,8609	—0,4443
Площадь листьев	0,8777	0,3276	0,2413	0,7860	—0,5441
Площадь отдельного листа	0,8195	0,1541	0,3007	—	—
Вес отдельного листа	0,8949	0,1608	0,3460	—	—
Отношение площади листьев к их весу	—0,0659	0,4054	—0,7218	—0,0422	—0,8738
Биомасса генеративных органов	0,8223	—0,2850	—0,2184	0,8112	0,4707
Репродуктивное усилие	—0,0763	—0,6845	0,4846	0,2785	0,9417
Число соцветий	0,8382	—0,2075	—0,2365	—	—
Биомасса соцветий	0,4333	—0,7001	—0,1637	—	—
Число плодов	—	—	—	0,9113	0,3403
Число семян в плоде	—	—	—	0,3481	0,5370
Вклад фактора	6,8747	1,8249	1,4105	4,7315	3,2027
Процент исходной общности	68,37	18,15	14,03	66,62	45,09

Таблица 4

Изменчивость (v, %) вегетативных и генеративных параметров морфогенеза растений

Вегетативная сфера	v, %	Генеративная сфера	v, %
Люцерна посевная (посев с междурядьями 60 см)			
Высота растений	27,59	Биомасса генеративных органов	140,88
Биомасса листьев	83,11	Число соцветий	120,78
Число листьев	87,53	Биомасса отдельного соцветия	56,46
Биомасса отдельного листа	35,05	В среднем	106,04
В среднем	58,32		
Ярутка полевая (в бессменном посеве яровой пшеницы)			
Высота растений	20,82	Биомасса генеративных органов	109,46
Биомасса листьев	146,53	Число плодов	86,75
Число листьев	83,87	Число семян в плоде	29,44
Биомасса отдельного листа	71,67	Биомасса отдельного плода	45,75
В среднем	80,72	В среднем	67,85
Горец шероховатый (в бессменном посеве яровой пшеницы)			
Высота растений	42,75	Биомасса генеративных органов	64,85
Биомасса листьев	55,50	Число соцветий	47,35
Число листьев	27,76	Биомасса отдельного соцветия	43,82
Биомасса отдельного листа	33,87	В среднем	52,01
В среднем	39,97		

В фазу репродукции у растений несколько снижается общая целостность морфоструктуры особей: вклад первого фактора, как правило, несколько падает. Одновременно происходит смена ключевых признаков, вносящих максимальный вклад в первый и второй факторы и пригодных для оценки жизненного состояния таких особей. В репродуктивную фазу на первое место выдвигается общая фитомасса особи (табл. 3). Ее дополняют такие признаки, как доля фитомассы, затрачиваемая на формирование генеративных органов растения, и биомасса генеративных органов. Эти две оси максимального варьирования — общая фитомасса

и доля фитомассы, израсходованная на построение генеративных органов (она может быть обозначена термином «репродуктивное усилие» — Newell, Tramer, 1978), являются, следовательно, наиболее пригодными для оценки жизненного состояния растений, которые находятся в фазе размножения. У ряда нитратофильных растений сменяемость по этапам онтогенеза оптимальных ключевых признаков оценки жизненного состояния была ранее отмечена К. А. Куркиным (1964).

Анализ корреляционных матриц и факторных решений показывает, что изменчивость генеративных органов растений и их вклад в общую систему корреляционных связей растения оказывается меньше, чем у вегетативных органов. При сопоставлении коэффициентов варьирования морфологических параметров одновременно можно видеть (табл. 4), что те из них, которые отражают мощность развития особей (фитомасса, число листьев, число цветков, число соцветий и т. п.), имеют в свою очередь более высокий уровень изменчивости, а те, которые касаются структурных признаков (вес отдельного цветка, вес отдельного листа, размер отдельного листа, число частей цветка и т. п.), характеризуются низкой изменчивостью. Особенно заметно проявляется это правило в генеративной сфере. Депрессия растений при их эколого-фитоценотическом угнетении захватывает структуру органов размножения в последнюю очередь. У некоторых видов растений вообще отсутствует корреляционная связь вегетативных признаков с признаками генеративной сферы (Горохова, 1977), что может быть объяснено независимостью эволюционных тенденций этих органов растений (Wilken, 1978). Эволюционный процесс выработал механизмы, защищающие репродуктивные органы от флюктуаций, которые неизбежны в экологической среде. При полиморфизме генетической природы, напротив, изоляция популяций достигается изменением структуры генеративных органов. Критерии жизненного состояния растений, таким образом, оказываются связанными с группой признаков, ограничивающих мощность развития особей и гомеостазированных в наименьшей степени.

На возможность нахождения универсальных параметров для оценки жизненного состояния особей тем не менее нельзя смотреть с излишним оптимизмом. Это связано как со специфичностью, которая имеет место в закономерностях морфогенеза растений различных биоморф, так и с изменением морфоструктуры особей по этапам онтогенеза (ювенильные и сенильные растения хуже приспосабливаются к неблагоприятным условиям). У особей разной жизнеспособности наблюдаются явления аккомодации роста (Завадский, 1968) и изменяются темпы прохождения этапов онтогенеза, создающие картину мультивариантности их развития (Завадский, 1961; Воронцова, Заугольнова, 1978).

Разные факторы угнетения часто вызывают несходные, диаметрально противоположные изменения в морфологической структуре особей, хотя в ряде случаев угнетение особей имеет одинаковые морфофизиологические последствия, независимо от его причин. Избыток почвенного азота и некоторых микроэлементов может иметь следствием такое же увеличение площади листьев, как и ограниченность освещения. Высокий фон минерального питания у одних видов увеличивает продолжительность вегетативной фазы онтогенеза, а у других ускоряет цветение (Культиасов, Герасимов, 1979). Прогрессивный рост стебля в высоту наблюдается и при оптимизации экологических ресурсов особи и при росте в условиях значительного загущения. На один и тот же фитоценотический фактор — загущение некоторые однолетние растения реагируют согласно правилу Сукачева ускорением развития, а другие — замедлением развития (Сукачев, 1941; Агаев, 1972, 1978б). Отношение особей к тому или иному простому экологическому фактору меняется от центра ареала вида к его периферии. Причиной этого является не только экотипический полиморфизм в пределах вида, но и значительная качественная смена экологи-

ческого режима, в рамках которого действует простой экологический фактор. Структурные следы адаптации к основным экологическим факторам вообще отличаются большой полиморфностью. Они не специфичны для каждого экологического фактора и экологического режима.

Приходится также различать реакцию особей растений на постоянно действующие экологические факторы и реакцию на флюктуации экологического режима. Цена адаптации к флюктуирующему экологическому режиму выше, чем к стабильному. Иными являются и морфологические параметры, отражающие эти два разных типа приспособительных реакций особей растений. При изучении жизненного состояния особей растений, угнетение которых вызвано разными экологическими факторами, необходимо использовать разные критерии. Оценка жизненного состояния особей с опорой на одну и ту же систему критериев возможна лишь в пределах градаций одного и того же экологического режима.

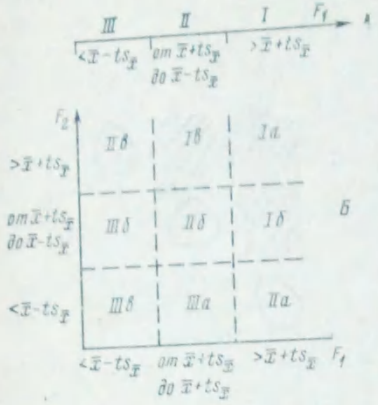

Рис. 1. Группировка особей по жизненному состоянию при оценке его по одному (*А*) или по двум (*Б*) параметрам. Iа—IIIв — классы жизнеспособности особей.

Объяснение в тексте

В целом система критериев, применяемых для оценки жизненного состояния особей, должна быть достаточно гибкой и применяться с учетом биоморфологической формы растения, этапов онтогенеза и экологических факторов, являющихся ведущими в данном экологическом комплексе. Правильно найденные критерии жизненного состояния особей позволяют получить информативный научный материал. Его можно интерпретировать прежде всего с целью выявления адаптированности особей к экологическому режиму местообитания. Особи высокого жизненного состояния отличаются: а) повышенной продуктивностью, б) большей устойчивостью к стрессовым экологическим воздействиям, в) способностью к эффективному размножению.

Оценки жизненного состояния особей, базирующиеся на рассмотренных выше принципах, позволяют производить ординацию особей по одной или двум найденным при факторном анализе осям максимального варьирования. Расчетный алгоритм наиболее эффективен при использовании интервальных оценок средних арифметических. Для параметров прямого измерения они находятся в виде $\pm t \cdot s_{\bar{x}}$, для долевых в виде $\pm t \cdot \sqrt{\frac{p'(1-p')}{n}}$. Используя графический метод, можно осуществить группировку особей на три или даже на девять (в зависимости от задач исследования) классов жизнеспособности (рис. 1).

ЖИЗНЕННОЕ СОСТОЯНИЕ ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ

Под ценопопуляцией понимают совокупность особей вида в конкретном фитоценозе (Работнов, 1972; Любарский, 1975). Любая ценопопуляция представлена набором особей, отличающихся по ряду важных для их существования параметров. Оценка качества, т. е. жизненного состояния ценопопуляций, в силу этого строится на анализе качества и количественных соотношений элементов структуры ценопопуляций — особей. Жизнеспособными можно считать ценопопуляции, которые, складываясь из особей высокого жизненного состояния, прочно сохраняют свою позицию в фитоценозе или усиливают ее.

Одним из признаков, определяющих жизненное состояние ценопопуляций, является их генетическая целостность. Первый подлежащий решению вопрос — о соотношении размеров ценотических и генетических популяций — труден для решения. Н. В. Тимофеев-Ресовский с соавт. (1973, с. 45) писали, что «мы почти не располагаем достаточно точными данными о размерах популяционных ареалов». В генетике популяцию определяют как «совокупность свободно скрещивающихся особей одного вида» (Лобашев, 1967, с. 604). Реальный размер территории, в пределах которой возможно такое скрещивание, оказался неожиданно малым. Например, для Liatris cylindracea, по подсчетам Шаал и Левина (Schaal, Levin, 1978), он составил всего 33 м², включая в себя лишь 165 особей. Ценотические популяции гораздо крупнее и, следовательно, могут складываться из нескольких генетических популяций. В свою очередь последние включают в себя экоэлементы и криптоэлементы (Агаев, 1978а), что создает предпосылки для значительной генетической неоднородности ценопопуляций. Исследования отдельных видов растений показали, что, как правило, экологическая, морфологическая и физиологическая дифференциация в пределах популяций имеет адаптивный характер (Ward, 1969; Vasek, 1971; Snaydon, Davies, 1972; Davies, Snaydon, 1973; Goodman, 1973; Абачев, Агаев, 1978; Varshney, Sharma, 1979, и мн. др.). Ценопопуляции с выраженным генетическим полиморфизмом лучше приспособлены к территориальным и повременным изменениям среды, более жизнеспособны. Уровень генетического полиморфизма, присущий ценотическим популяциям, является, таким образом, важным показателем их качества и не может игнорироваться при оценке жизненного состояния ценопопуляций.

Широкие перспективы для оценки жизненного состояния ценопопуляций были открыты в 1950 г., когда Т. А. Работнов установил неоднородность ценопопуляций по возрастному состоянию особей. В зависимости от соотношения ювенильных, прематурных, вегетативных, генеративных и сенильных групп особей ценопопуляции подразделялись на инвазионные, нормальные и регрессивные. Изменения в возрастной структуре ценопопуляций отражают различные уровни их жизненного состояния. Т. А. Работновым было показано также, что доля генеративных особей является одним из самых характерных признаков, отличающих отдельные ценопопуляции друг от друга по жизненному состоянию. Этот подход получил значительное распространение в геоботанических исследованиях. Работами коллектива проблемной биологической лаборатории МГПИ им. В. И. Ленина установлен перечень основных морфологических признаков многолетних травянистых растений, пригодных для выделения возрастного состояния особей, что создало надежную базу для оценок жизненного состояния ценопопуляций по уровню их гетерогенности в отношении возрастного состояния особей.

Особи растений, находящиеся в одном и том же возрастном состоянии, нередко отличаются друг от друга по жизненному состоянию. Это может служить основой для прямой оценки жизненного состояния ценопопуляций (Злобин, 1976, 1980а). Такой подход особенно эффективен при исследовании ценопопуляций, которые складываются из одновозрастных особей.

Анализ спектров ценопопуляций, отражающих дифференциацию особей по жизненному состоянию, позволяет классифицировать ценопопуляции по их качеству на три основных типа: процветающие, равновесные и депрессивные. Поскольку отдельные особи, варьируя по жизнеспособности, образуют непрерывный статистический ряд, специфичный для каждой отдельной ценопопуляции, оценка жизненного состояния ценопопуляций возможна на основании таких статистических критериев этого ряда, как центральная тенденция и скошенность. Объективным интегральным критерием жизненного состояния ценопопуляций является по-

лусумма частостей встречаемости высшего (обозначаемого через a) и промежуточного (обозначаемого через b) классов градации жизненного состояния особей, т. е. $1/2\ (a+b)$. Преимущество этого статистического показателя состоит в наличии строго определенной амплитуды его изменчивости: от 0 до 0,5, что делает возможным сравнение между собой ценопопуляций разных видов растений по их жизненному состоянию.

Рассмотрение жизненного состояния ценопопуляций ряда видов растений с использованием критерия $1/2\ (a+b)$ показало, что жизненное состояние реальных ценопопуляций характеризуется величиной этого индекса, существенно меняющейся в разных фитоценозах и местообита-

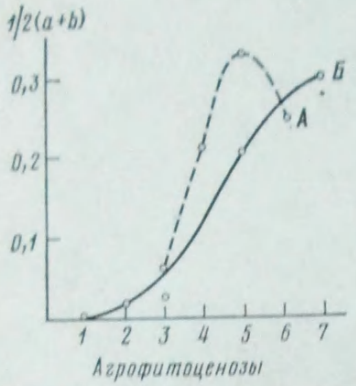

Рис. 2. Ординация жизненного состояния ценопопуляций ярутки полевой (*А*) и горца шероховатого (*Б*) по ценоклину агрофитоценозов:

1 — яровая пшеница (бессменно), *2* — яровая пшеница (по кукурузе), *3* — яровая пшеница (по яровой пшенице), *4* — горох (бессменно), *5* — озимая рожь (бессменно), *6* — кукуруза (по озимой ржи), *7* — озимая рожь (по черному пару). По оси ординат жизненное состояние ценопопуляции в форме $^1/_2(a+b)$, где a — высший, b — промежуточный классы градации жизненного состояния особей

ниях. Это позволяет ординировать ценопопуляции вдоль экоклинов или ценоклинов и находить точки их экологического и фитоценотического оптимумов. На рис. 2 показана такая ординация Thlaspi arvense и Polygonum scabrum по ценоклину из восьми агрофитоценозов, демонстрирующая несовпадение фитоценотического оптимума этих двух видов.

Оценка жизненного состояния ценопопуляций по спектрам жизнеспособности особей с использованием индекса оценки качества ценопопуляций $1/2\ (a+b)$ в настоящее время хорошо обоснована и формализована (Злобин, 1976). Она позволяет эффективно использовать этот подход при решении многих геоботанических проблем.

К построению спектров жизненных состояний, которые характеризуют качество ценопопуляций, можно подходить двумя самостоятельными путями. Во-первых, возможно оценивание жизненного состояния ценопопуляций прямо по ступеням жизненного состояния особей, как это было описано выше. Во-вторых, возможна оценка жизненного состояния особей ценопопуляций в отдельности для каждой возрастной группы с последующим выведением суммы баллов или их среднего арифметического. Этот способ на основе восьмибалльной шкалы жизненных состояний особей использовала И. М. Ермакова (1976). Некоторое его неудобство состоит в том, что среднее арифметическое маскирует реальный вклад отдельных возрастных групп в итоговую оценку жизненности ценопопуляции, а сфера его применения ограничивается гетерогенными по возрастному составу ценопопуляциями. Разумеется, как в первом, так и во втором из рассматриваемых подходов оценки жизненного состояния особей должны быть объективно мотивированы и применяться соответственно возрастному состоянию особей. Оценивание жизненного состояния особей на разных фазах их онтогенеза на основании одного сквозного интуитивно выбранного критерия не корректно.

Общий изъян обоих этих подходов состоит в определении качества ценопопуляций на основе оценок, полученных на уровне диагностирования состояния особей. Но еще К. М. Завадским (1968) было показано

несовпадение физиологического и популяционного оптимумов у растений. 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 в ряде монодоминантных естественных сообществ получаемые оценки качества ценопопуляций могут оказаться заниженными по сравнению с истинными из-за пренебрежения этим эффектом. Недостаток фактического материала пока делает невозможным нахождение даже ориентировочной величины необходимого здесь поправочного коэффициента.

Несмотря на то, что связь жизнеспособности ценопопуляций с их численностью носит сложный характер и наивысшая жизнеспособность не совпадает ни с минимальной, ни с максимальной численностью, А. А. Урановым (1960) был разработан интересный индекс оценки жизнеспособности ценопопуляций с опорой на численность. Этот индекс меняется в интервале значений от $-\infty$ до $+\infty$, причем наивысшее жизненное состояние ценопопуляции соответствует индексу, равному 0. Для нахождения индекса жизнеспособности ценопопуляций по А. А. Уранову осуществляют следующие процедуры: а) фитоценозы, в которых определяется жизнеспособность ценопопуляций определенного вида растений, располагаются в ряд по возрастанию численности взрослых особей, б) выделяется фитоценоз, в котором ценопопуляция имеет наивысшую долю генеративных особей и наименьшую долю имматурных особей (обычно эти показатели совпадают), в) вычисляется жизнеспособность ценопопуляций для каждого фитоценоза в отдельности как отношение разности численности ценопопуляции в данном месте и максимальной численности к максимальной численности, зарегистрированной в данном ряду фитоценозов. Метод А. А. Уранова, выявляя ценотический оптимум вида, дает четкие информативные результаты, но в геоботанической литературе использовался редко (Злобин, Храмченко, 1963). Возможно, это связано с тем, что метод не позволяет оценивать жизнеспособность отдельно ценопопуляции без сопоставления ее с другими, а точность результата зависит от полноты исходного ряда фитоценозов.. При оценке жизнеспособности конкретной ценопопуляции, поставленной в два разных ряда фитоценозов, индекс жизнеспособности А. А. Уранова будет иметь разную величину.

Перспективным путем выражения мощности ценопопуляций как одной из мер их жизненного состояния является нахождение индекса листовой поверхности популяции, который представляет собой площадь листьев особей ценопопуляции, приходящуюся на единицу поверхности почвы фитоценоза. Этот индекс пока мало применяется в геоботанических исследованиях, но его биологический смысл для всех автотрофных растений очень важен. Согласно Лархеру (1978), продуктивность растительного покрова пропорциональна величине индекса листовой поверхности. Жизнеспособность ценопопуляции может быть охарактеризована как прямым нахождением индекса листовой поверхности, так и особенно его относительным, долевым выражением от величины индекса листовой поверхности фитоценоза в целом.

Некоторые авторы значительно увеличивали перечень критериев оценки жизненного состояния ценопопуляций. В. В. Петров (1961) насчитывал их восемь. Действительно, ценопопуляции как сложные комплексы особей характеризуются большим числом признаков. Но многие из них носят вторичный характер и отражают жизнеспособность ценопопуляций лишь косвенно.

Жизнеспособность ценопопуляций может быть достаточно полно раскрыта выявлением: а) уровня их генетического полиморфизма, б) спектра возрастного состояния особей, в) спектра жизненного состояния особей и г) мощности, учитываемой в форме индекса листовой поверхности.

ЖИЗНЕННОЕ СОСТОЯНИЕ ВИДА

При рассмотрении позиции видов в отношении их жизненного состояния обращают на себя внимание два феномена: во-первых, резкие различия между видами растений по размеру их ареалов, во-вторых, огромная амплитуда численности особей, составляющих объемы разных видов. Оба феномена, несомненно, отражают уровень жизнеспособности видов, но не исчерпывают ее. Являлась бы значительным упрощенчеством оценка жизненного состояния видов по таким критериям, как размер ареала или численность особей. Вероятно, вообще невозможно определить жизнеспособность такой сложной биологической системы, как вид, на базе единственного простого критерия, и предлагаемые такого рода индексы (Cooper, 1926; Becking, 1961) не нашли широкого использования в биологической литературе.

Более реалистический подход к жизнеспособности видов может быть развит на основе ряда параллельных оценок, учитывающих в первую очередь а) сохраняемость вида в потоке эволюционного развития живой материи и б) устойчивость позиции вида в биогеоценозах как звена круговорота вещества и энергии на локальных участках земной поверхности.

Эволюционная стабильность видов растений проявляется в их способности сохраняться в условиях постоянно меняющейся экологической среды. Узкая специализация видов давно уже рассматривается как процесс, приводящий виды к вымиранию (за исключением случаев занятия видом стабильной малонаселенной экологической ниши — Северцов, 1914), а закон Коупа о выживании неспециализированных форм пользуется общим признанием у специалистов по теории эволюции (Криштофович, 1950).

Эволюция — общее присущее живой материи свойство, и поэтому с самых общих позиций жизнеспособный вид должен быть определен как вид эволюционирующий, т. е. меняющийся. В определении вида, данном В. Л. Комаровым (1944, с. 244), особо подчеркивается, что «вид есть определенный этап в процессе эволюции». В пределах вида как эволюционирующей биосистемы различаются явления адаптации и микроэволюции. Адаптация представляет собой совокупность изменений, находящихся в пределах нормы реакции данного вида и отличающихся обратимостью. Они не связаны с перестройкой генетического аппарата. Микроэволюция — это изменения самой нормы реакции, носящие необратимый характер и затрагивающие генный аппарат. Выраженность адаптационных и микроэволюционных процессов является важным показателем жизнеспособности вида. Они отражаются на внутренней структуре вида, увеличивая его полиморфизм и придавая виду определенный потенциал пластичности, который обеспечивает выживание при исчезновении или сильной модификации экологических ниш вида. Чем гетерогеннее вид, тем более устойчиво его положение в экосистемах. «Расширение экологической амплитуды вида — процесс, сопровождающий прогрессивную эволюцию»,— отмечал В. И. Василевич (1979, с. 344).

Эволюционный процесс не только определяет структурно-функциональные особенности групп особей, которые составляют тот или иной вид, но, протекая в конкретных биогеоценозах, он обусловливает место данного вида в круговороте вещества и энергии, свойственного этим биогеоценозам (McMillan, 1969). Этим определяется ценотическая индивидуальность видов растений. Жизнеспособность вида лежит в основе устойчивости его биогеоценотической позиции. Нежизнеспособные виды

напротив, легко вытесняются или замещаются в экосистемах более мощными видами.

В эволюционном аспекте жизнеспособность видов нередко рассматривается как синоним сохранения их идентичности в течение достаточно длительного времени. Особую остроту эта проблема приобрела в эпоху усилившихся антропогенных влияний на биосферу, приводящих к исчезновению одних экологических ниш и к глубокому преобразованию других. Анализ данных «Красной книги» (1975) и списков редких и вымирающих растений Европы (Walters, 1979) показывает, что из 600 редких и находящихся под угрозой видов растений СССР и 2100 аналогичных видов Европы более 2/3 являются эндемичными с ограниченными по площади ареалами, узкими специализированными экологическими нишами и низким внутривидовым полиморфизмом. Перенос таких видов в ботанические сады с выращиванием в условиях постоянного ухода или организация сети заказников сами по себе не гарантируют сохранения генофонда, так как ряд антропогенных воздействий (изменения климата, концентрации углекислого газа в атмосфере, загрязненность водоемов и почв и т. п.) меняет параметры экологических ниш независимо от их географического расположения. Такого рода меры лишь изменят направление эволюционного процесса в пределах вида, не гарантируя сохранности генофонда. Альтернатива неотвратимого филогенетического изменения редких видов или их вымирания будет сохраняться, пока биологическая наука не будет располагать «точными данными об их численности, жизненности, характере и эффективности возобновления и размножения» (Красная книга, 1975, с. 8).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Дифференциация растений по жизнеспособности является одной из самостоятельных форм их общей неравноценности и отражает фундаментальное свойство живой материи — разнообразие. На разных уровнях организации — организменном, ценопопуляционном и видовом — критерии жизнеспособности растений не одинаковы. Дифференциация особей по жизненному состоянию проявляется в различной мощности развития вегетативных и генеративных органов и степени адаптированности к экологическим условиям, позволяющей реализовать онтогенетическую программу. Ценотические популяции, складываясь из особей, которые отличаются друг от друга важными для их существования особенностями, приобретают разную жизнеспособность. Качество ценопопуляций эффективно оценивается при анализе их спектров и мощности. Различия в жизнеспособности видов растений проявляются в неодинаковой их сохраняемости в эволюционном развитии живой материи и устойчивости позиции видов в круговороте вещества и энергии биогеоценозов. Жизнеспособность растений на всех ее уровнях не является константной: Она меняется в ходе онтогенетического развития отдельных особей, в динамике ценопопуляций и ходе микроэволюционных процессов.

ЛИТЕРАТУРА

Абачев К. Ю., Агаев М. Г. Внутрипопуляционный диморфизм астрагала длинноцветкового (Astragalus longiflorus Pall.) по признакам семян.— Вестн. ЛГУ, 1978, т. 21, № 1, с. 48.

Агаев М. Г. Новые данные о влиянии плотности популяции на развитие однолетних растений.— Тр. Ленингр. о-ва естествоиспыт., 1972, т. 72, вып. 3, с. 21.

Агаев М. Г. Экспериментальная эволюция. Л.: Изд. ЛГУ, 1978а.

Агаев М. Г. Онтогенетическое реагирование однолетних растений на популяционную плотность.— Ботан. ж., 1978б, т. 63, № 11, с. 1553.

Алехин В. В. Фитосоциология и ее последние успехи у нас и на Западе.— В кн.: Методика геоботанических исследований. М.: Пучина, 1925, с. 3.

Афанасьев А. В. О показателях состояния и жизнеспособности ели.— Лесн. ж., 1965, № 3, с. 14.

Быков Б. А. Геоботаника. Алма-Ата: Наука, 1978.

Василевич В. И. Естественная классификация в фитоценологии.— Уч. зап. Тартуского гос. ун-та, вып. 211. Тр. по ботан., 1968, № 8, с. 136.
Василевич В. И. Почему существуют многовидовые растительные сообщества.— Ботан. ж., 1979, т. 64, № 3, с. 341.
Виликайнен М. И., Зябченко С. С. Жизнеспособность подроста при выборочных рубках в сосняках Карелии.— Лесоведение, 1969, № 4, с. 45.
Воронов А. Г. Геоботаника. М.: Высшая школа, 1963.
Воронцова Л. И., Гатцук Л. Е., Ермакова И. М. Жизнеспособность особей в ценопопуляциях.— В кн.: Ценопопуляции растений. М.: Наука, 1976, с. 44.
Воронцова Л. И., Заугольнова Л. Б. Мультивариантность развития особей в течение онтогенеза и ее значение в регуляции численности и состава ценопопуляций растений.— Ж. общ. биол., 1978, т. 39, № 4, с. 555.
Горохова Л. А. К изучению морфоструктуры ценопопуляций коротконожки перистой.— Тр. Волж.-Камск. гос. запов., 1977, № 3, с. 169.
Грейг-Смит П. Количественная экология растений. М.: Мир, 1967.
Гроссгейм А. А. Некоторые данные маршрутного исследования бородачевой и ковыльной степи в центральном Закавказье.— Ж. Русск. бот. о-ва, 1928, т. 13, № 3—4, с. 86.
Ермакова И. М. Жизненность ценопопуляций и методы ее определения.— В кн.: Ценопопуляции растений. М.: Наука, 1976, с. 92.
Завадский К. М. Учение о виде. Л.: Изд. ЛГУ, 1961.
Завадский К. М. Вид и видообразование. Л.: Наука, 1968.
Злобин Ю. А. Морфогенез особей подроста ели и пихты в условиях фитоценотического угнетения.— Уч. зап. Марийск. гос. пед. ин-та, ф-т естествозн., 1968, т. 30, с. 3.
Злобин Ю. А. Оценка качества подроста древесных растений.— Лесоведение, 1970, № 3, с. 96.
Злобин Ю. А. Факторный анализ параметров морфогенеза подроста древесных пород.— Лесной ж., 1975, № 1, с. 19.
Злобин Ю. А. Оценка качества ценопопуляций подроста древесных пород.— Лесоведение, 1976, № 6, с. 72.
Злобин Ю. А. Ценопопуляционная диагностика экотопа.— Экология, 1980а, № 2, с. 22.
Злобин Ю. А. О неравноценности особей в ценопопуляциях растений.— Ботан. ж., 1980б, № 3, с. 311.
Злобин Ю. А., Храмченко Н. А. Некоторые эколого-фитоценотические наблюдения над вереском обыкновенным на восточной границе ареала.— Биол. науки, 1963, № 3, с. 125.
Касимов В. Д. Классификация елового подроста под пологом леса.— Лесное хоз-во, 1960, № 7, с. 24.
Комаров В. Л. Учение о виде у растений. М.: Изд. АН СССР, 1944.
Красная книга. Л.: Наука, 1975.
Криштофович А. Н. Эволюция растений по данным палеоботаники.— В кн.: Проблемы ботаники, М.— Л.: Изд. АН СССР, 1950, вып. 1, с. 5.
Культиасов И. М., Герасимов С. М. Влияние удобрений и устранения корневой конкуренции на строение травяно-кустарничкового и мохового покрова елово-черничномоховой парцеллы. В кн.: Экол., физиол. и биогеоценол. М.: Изд. МГУ, 1979, с. 64.
Куркин К. А. Обилие и жизненное состояние нитрофильных растений как индикатор богатства почвы нитратами.— Ботан. ж., 1964, т. 49, № 8, с. 203.
Лархер В. Экология растений. М.: Мир, 1978.
Лобашев М. Е. Генетика. Л.: Изд. ЛГУ, 1967.
Лысенко С. В. Жизненность ели обыкновенной в различных микроусловиях.— Уч. зап. Владим. гос. пед. ин-та, 1968, вып. 1, с. 76.
Любарский Е. Л. Принципы и методы исследования морфоструктуры ценопопуляций.— В кн.: Структура ценопопуляций. Казань: Изд. КГУ, 1975, с. 3.
Марков М. В. Общая геоботаника. М.: Высшая школа, 1962.
Маслаков Е. Л. Факторный анализ таксационных характеристик деревьев в культурах сосны.— В кн.: Лесоустройство, таксация и аэрометоды. Л., 1978, с. 156.
Науменко З. М. Жизнеспособность елового подроста на сплошных вырубках Ленинградской области.— В кн.: Работы по лесн. хоз-ву Ленингр. НИИЛХ. 1962, вып. 5, с. 16.
Овчинников Ф. М. Использование корреляционных связей при изучении сеянцев сосны.— Лесной ж., 1970, № 2, с. 140.
Онучин В. Факторный анализ жизнеспособности пихтового подроста.— Научн. тр. Литовск. с.-х. акад., 1976, вып. 6, с. 260.
Паавер К. Л. Вопросы синтетического подхода к биоморфологии. Таллин: Вагус, 1976.
Петров В. В. Об определении жизненности растений при геоботанических исследованиях.— Изв. ТСХА, 1961, вып. 1, с. 17.
Работнов Т. А. Вопросы изучения состава популяций для целей фитоценологии.— В кн.: Проблемы ботаники. М.— Л.: Изд. АН СССР, 1950, вып. 1, с. 465.
Работнов Т. А. Разработка теоретических проблем фитоценологии в трудах исследователей лугов СССР.— Вестн. МГУ, 1972, № 6, с. 43.
Рысин Л. П. Об изучении жизненности у травянистых растений и кустарничков.— Ботан. ж., 1959, т. 44, № 10, с. 1476.
Северцов А. Н. Современные задачи эволюционной теории. М.: Наука, 1914.

Сукачев В. Н. О влиянии интенсивности борьбы за существование между растениями на их развитие.— Докл. АН СССР, 1941, т. 30, № 8, с. 752.
Тимофеев-Ресовский Н. В., Яблоков А. В., Глотов Н. В. Очерк учения о популяции. М.: Наука, 1973.
Титов Н. А. О закономерных связях морфологических признаков елового подроста.— Лесной ж., 1970, № 6, с. 30.
Уранов А. А. Жизненное состояние вида в растительном сообществе.— Бюл. МОИП. Отд. биол., 1960, т. 65, № 3, с. 77.
Шенников А. П. Введение в геоботанику. Л.: Изд. ЛГУ, 1964.
Шмитхюзен И. Общая география растительности. М.: Прогресс, 1966.
Ярошенко П. Д. Геоботаника. М.— Л.: Изд. АН СССР, 1961.
Becking R. W. Quantitive evaluation of phytosociological data. Recent Advanc. in Bot. V. 2. Toronto, 1961, p. 1346.
Braun-Planquet J., Pavillard J. Vocabulaire de Sociologie végétale. Monpellier, 1922.
Cooper W. S. The fundamentals of vegetational change.— Ecology, 1926, v. 7, № 4, p. 433.
Davies M. S., Snaydon R. W. Physiological differences among populations of Anthoxanthum odoratum L. collected from the Park Grass Experiment, Rothamsted. I. Response to calcium.— J. Appl. Ecol., 1973, v. 10, № 1, p. 33, p. 47.
Goodman P. J. Physiological and ecotypic adaptations of plants to salt desert conditions in Utah.— J. Ecol., 1973, v. 61, № 2, p. 473.
Klika J. Nauka o rostlinnych společenstvech. Praha. 1955.
McMillan C. Ecotypes and ecosystem function.— Bioscience, 1969, v. 19, № 2, p. 131.
Newell S. J., Tramer E. J. Reproductive strategies in herbaceous plant communities during succession.— Ecology, 1978, v. 59, № 2, p. 228.
Poore M. E. D. The use of phytosociological methods in ecological investigations.— J. Ecol., 1955, v. 43, № 1, p. 245.
Schaal B. A., Levin D. A. Morphological differentiation and neighborhood size in Liatris cylindracea.— Amer. J. Bot., 1978, v. 65, № 9, p. 923.
Snaydon R. W., Davies M. S. Rapid population differentiation in a mosaic environment. II. Morphological variation in Anthoxanthum odoratum.— Evolution (USA), 1972, v. 26, № 3, p. 390.
Varshney S. P., Sharma B. D. Responses of saline and non-saline populations of Eclipta alba to soil salinity.— Can. J. Plant Sci., 1979, v. 59, № 2, p. 539.
Vasek F. C. Variation in marginal population of Clarkia.— Ecology, 1971, v. 52, № 6, p. 1046.
Walters S. M. Vom aussterben bedroht.— Umweltschutz, 1979, B. 17, № 7, S. 225.
Ward R. T. Ecotypic variation in Deschampsia caespitosa (L.) Beauv. from Colorado.— Ecology, 1969, v. 50, № 3, p. 519.
Wilken D. H. Vegetative and floral relationships among western North American populations of Collomia linearis Nuttall (Polemoniaceae).— Amer. J. Bot., 1978, v. 65, № 8, p. 896.

Поступила в редакцию
14.VIII.1980

ON THE LEVELS OF PLANT VITALITY

Yu. A. ZLOBIN

Agricultural Institute, Sumy

Summary

The nature of the vitality of plants at three levels of their organization (indivudual, cenopopulation, species) is different, and different are the systems of the criteria necessary to reveal it. The individual vitality is estimated effectively when using the parameters of individuals' morphogenesis, which can be shown by correlative and factor analysis. The cenopopulation vitality realises itself by revealing of their genetic polymorphism and by the spectrum of individuals' living state, taking into cosideration the capacity of the cenopopulation. The differences of the species vitality are to be elucidated on the base of their different concervation in the course of the evolution and of their place in the matter and energy turnover in the biogeocenosis.