УДК 581.524

Ю. А. Злобин

ТЕОРИЯ И ПРАКТИКА ОЦЕНКИ ВИТАЛИТЕТНОГО СОСТАВА ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ РАСТЕНИЙ

YU. A. ZLOBIN. THEORY AND PRACTICE OF THE VITALITY PATTERN ESTIMATION IN PLANT COENOPOPULATIONS

Рассматривается неравноценность особей в ценотических популяциях по морфологии, темпам роста и динамике продукционного процесса. На этой основе предлагается двухэтапная процедура оценки жизнеспособности растений. На первом этапе выделяются ключевые количественные морфологические признаки, детерминирующие состояние особей, которое называется в этом конкретном случае их виталитетом. На втором этапе на основе соотношения в популяциях особей разного виталитета определяется виталитетный состав популяций.

В современных биологических исследованиях популяции понимают по-разному. В общеэкологическом плане популяцией называют совокупность особей одного вида, населяющих определенную территорию и не связанных между собой закономерными отношениями. Это локальные популяции (Уильямсон, 1975). В генетических исследованиях опираются на менделевские популяции, под которыми понимают группы свободно скрещивающихся особей, произрастающих на определенной территории и характеризующихся идентичным генофондом (Глотов, 1976). В фитоценологии популяции выделяют с других позиций. Ценотическая популяция — совокупность особей одного вида, находящихся в пределах контуров определенных фитоценозов (Работнов, 1950; Любарский, 1976), формирующихся под воздействием однородных фитоценотических условий и одинаково на них реагирующих. В рамках такого определения ценотические популяции не совпадают с локальными, отличаясь от них приуроченностью к конкретному фитоценозу, и не тождественны менделевским популяциям, поскольку не предусматривают обязательности панмиксии и генетической однородности.

Всем ценотическим популяциям растений присуща внутренняя гетерогенность. Она достаточно хорошо изучена в отношении возрастного состояния складывающих популяцию особей. В настоящей работе рассматриваются теоретические основы и практические приемы выявления неэквивалентности одновозрастных особей по морфометрическим параметрам и демонстрируются возможности объективных оценок качества ценопопуляций, опирающихся на такую форму отличия особей друг от друга.

Неравноценность особей растений в ценотических популяциях

Структурными единицами ценопопуляций являются особи растений. Они во многих отношениях неравноценны. С опорой на разные формы этой неравноценности в популяционной биологии сформировалось несколько подходов к изучению популяций (Яблоков, 1987). Доминирующее положение в настоящее

© Издательство «Наука», «Ботанический журнал», 1989 г.

время занимают: а) генетический подход, направленный на раскрытие генетической структуры популяций; б) популяционно-онтогенетический, исследующий особенности больших и малых онтогенетических циклов растений и их обусловленность эколого-ценотическими условиями; в) морфологический, состоящий главным образом в выявлении размерной иерархии особей в популяциях.

В связи с несходством отдельных микроместообитаний в границах популяционных полей и по ряду других причин, связанных с механизмами распространения и прорастания семян, создаются предпосылки для изменений роста и развития особей данной популяции. Завершаются эти изменения четкими сдвигами в морфологии, отражающими различия в жизненном состоянии особей.

Несходство особей растений по жизнеспособности достаточно универсально. Еще В. Н. Любименко (1920 : 163) писал: «В природных условиях каждый вид представлен собранием индивидуумов неодинаковой жизнеспособности». Разнообразие жизненных состояний особей в популяциях первично по отношению ко всем другим формам их неравноценности. Оно возникает как результат взаимодействия организма со средой обитания и выражается в отклонениях от средней нормы роста, формообразования и продукционных способностей особей. Изменения жизненного состояния приводят к вторичным по своей природе модификациям онтогенетического цикла: из многих возможных его вариантов (истинная поливариантность) реализуется тот, который возможен в данных условиях. Это приводит к возрастной неравноценности особей в популяциях. Неравноценность жизненного и возрастного состояний особей в определенных условиях активизирует микроэволюционный процесс и завершается возникновением генетического полиморфизма.

Жизненное состояние — это очень общее биологическое понятие, включающее в себя и определенный уровень интенсивности обмена веществ, и способность полностью проходить жизненный цикл, и стойкость к стрессовым воздействиям, и ряд других свойств и качеств, отражающих все многообразие явлений жизни. Естественно, что прямые интегральные оценки жизненного состояния растений в ботанических исследованиях пока давать нельзя. Для современной геоботаники характерно использование косвенных оценок жизненного состояния особей и популяций, каждая из которых раскрывает одну из граней этого сложного биологического феномена. В качестве таких оценок используют: а) доминирование вида в сообществе; б) соотношение в популяции особей разного возрастного состояния (Уранов, 1960); в) место особи в их размерной иерархии (Andrzeiewska, Falińska, 1983; Weiner, Solbrig, 1984; Weiner, 1985; Weiner, Thomas, 1986); г) активность ряда важных ферментов и др.

Наряду с этим жизненное состояние растений может быть оценено с опорой на комплекс количественных признаков, которые отражают ход роста, уровень продуктивности и формообразование особей. Для такой характеристики было предложено название виталитет (Злобин, 1984б). Как и другие виды оценок жизненного состояния — это косвенная и односторонняя оценка, но она выгодно отличается учетом целого комплекса количественных параметров, связанных с наиболее сущностными биологическими процессами (рост, продукция, формообразование), и поэтому характеризует жизненное состояние особей точнее, чем другие виды оценок, хотя не исключает и не заменяет их полностью. При решении многих проблем фитоценологии оценка виталитетного состояния особей и виталитетного состава ценопопуляций дает ценную информацию.

Морфометрия особей растений

Оценки состояния особей являются основой любого популяционного исследования. Особи растений — многопризнаковые биологические системы. Но на практике набор признаков, по которым оценивается их состояние, не может

быть бесконечно большим. Он всегда ограничен тем или иным конечным числом и включает в себя признаки разной значимости.

Выбор признаков для оценки виталитетного состояния особей должен отвечать условию их высокой биолого-экологической информативности. Количественные признаки называют параметрами, а их учет — морфометрией. Количественные морфологические признаки подразделяют на группы: статические, которые характеризуют растение в его состоянии на тот или иной момент времени, и динамические, которые отражают процесс роста и формообразования у растений за определенный промежуток времени. В каждую из этих групп входят параметры метрические, получаемые в результате измерений числа, веса или размера отдельных частей растения, и аллометрические, оценивающие их соотношения. Сводка основных морфометрических параметров представлена в табл. 1. Более полный их перечень приведен в работах Квета с сотрудниками

ТАБЛИЦА 1

Наиболее распространенные морфометрические параметры

№ п/п	Наименование	Условное обозначение и расчетная формула	Размерность
	Статические		
	а) метрические		
1	Общая фитомасса особи	W	г
2	Фитомасса листьев	W_L	г
3	Площадь листьев	A	см^2
4	Число листьев	N_L	шт
5	Высота особи	h	см
6	Число генеративных органов: цветков, семян, плодов	N_{Fl}, N_{Sm}, N_{Fr}	шт
7	Фитомасса органов репродукции	W_R	г
	б) аллометрические		
8	Площадь листьев на единицу фитомассы особи	$LAR = A/W$	см^2/г
9	Фотосинтетическое усилие	$LWR = W_L/W$	г/г
10	Репродуктивное усилие	$RE\ I = W_R/W$ $RE\ II = W_R/A$	г/г г/см^2
	Динамические		
	а) метрические		
11	Абсолютная скорость роста	$AGR = (W_2 - W_1)/dT$	г/день
12	Относительная скорость роста	$RGR = (\ln W_2 - \ln W_1)/dT$	г/г/день
13	Относительная скорость формирования поверхности листьев	$RGRA = (\ln A_2 - \ln A_1)/dT$	см^2/см^2/день
	б) аллометрические		
14	Нетто-ассимиляция	$NAR = [(W_2 - W_1)/dT] \cdot [(\ln A_2 - \ln A_1)/(A_2 - A_1)]$	г/см^2/день
15	Производительность работы листовой поверхности	$LAR\ II = [(A_2 - A_1)/dT] \cdot [(\ln W_2 - \ln W_1)/(W_2 - W_1)]$	см^2/г/день

(Květ et al., 1971) и Ю. А. Злобина (1984а). Полезным путеводителем в пространстве признаков особей растений может служить их функциональная классификация, разработанная Е. Л. Любарским (1985), в которой признаки особей подразделены на пять групп: продукционные, вегетативной подвижности и вегетативного размножения, интенсивности генеративного размножения, наличия

резерва запасных питательных веществ и размера этого резерва, деградации особей.

Использование того или иного набора морфометрических параметров определяется особенностями жизненной формы и стратегии данного вида растения. Наиболее легко получаемы и полезны разнообразные метрические и аллометрические параметры. Динамические параметры дают сведения о темпах роста и формообразования. Весьма важны параметры репродуктивной сферы. В репродукции много оттенков, она не может быть выражена одним показателем. Число цветков, семян, плодов, общая масса генеративной части растения — все это характеризует размножение с разных его сторон. Один из наиболее обобщающих показателей уровня репродукции — это репродуктивное усилие (Марков, Плещинская, 1987). Однако для сопоставимых оценок его величины необходима унификация методики.

Использование морфометрических методов требует единообразия в учетных единицах. Фитомассу выражают в сухом веществе. Допустимо использование данных о фитомассе и в сыром веществе, но тогда необходимы стандартные по влажности условия во время сбора и обработки образцов. Согласно принятой методике Международной биологической программы (МБП) при учете поверхности листьев измеряется только их верхняя сторона. Динамические показатели учитываются в период активного роста растений. Интервалы времени рекомендуется брать в 3—14 сут, чтобы за этот период листовая поверхность растений увеличилась в 1.5—2 раза. Некоторое удлинение интервалов времени полезно тем, что гасит флуктуации, связанные с погодными условиями, и лучше выявляет онтогенетические тенденции.

Детерминирующий комплекс признаков

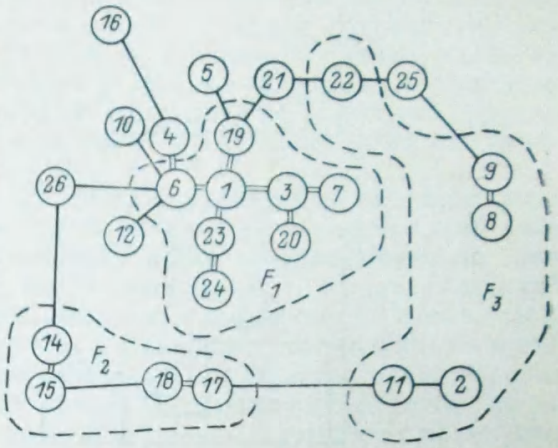
Выявление информативных признаков состояния особей растений — это мало разработанная проблема в учении о ценотических популяциях. Морфологические признаки в пределах каждой особи взаимообусловлены. Между функционально значимыми параметрами преобладают высокие положительные корреляции. Поэтому для оценки состояния особей оказывается возможным использование сравнительно небольшого детерминирующего комплекса признаков. Входящие в этот комплекс признаки называли ключевыми (Злобин, 1975, 1985б), индикаторными (Любарский, Полуянова, 1984) или структурным скелетом (Хайлов, Парчевский, 1983).

Выявление комплекса признаков, диагностирующего виталитет особей, представляет собой непростую задачу. Объективизирует эту процедуру анализ взаимообусловленности признаков с помощью коэффициента корреляции или других мер сходства с последующим использованием для сжатия исходной информации методов многомерной статистики. Наиболее адекватен поставленной задаче факторный анализ. Он сводит множество коэффициентов корреляции к небольшому числу внутренних функциональных единиц — факторов. Обычно число факторов составляет 10—25 % от числа параметров, включенных в обработку. Факторный анализ используется в модификации метода главных факторов, который менее чувствителен к преобразованиям масштаба исходных данных, а главное, не требует учета всех признаков объекта.

Рабочий алгоритм для выделения детерминирующего виталитет особей комплекса признаков включает в себя 4 этапа. Первый этап связан с получением выборки особей из изучаемой популяции. Выборка должна быть репрезентативной в отношении данной популяции, а последняя нуждается в предварительном синтаксономическом и хорологическом определении. Для популяций нормального возрастного типа отбираются особи, находящиеся в генеративном состоянии (g_2) или в зависимости от задач исследования для каждого отдельного возрастного состояния берутся самостоятельные выборки.

Рис. 1. Группировка морфологических признаков *Alliaria petiolata* по вкладу в факторное решение и их корреляционные плеяды.

Номера признаков *1—4*, *7*, *11*, *14*, *15*, *17—22*, *25—26* соответствуют морфометрическим параметрам, приведенным в табл. 1: *1* — W, *2* — h, *3* — W_L, *4* — N_L, *7* — A, *11* — W_R, *14* — LAR, *15* — LWR, *17* — RE I, *18* — RE II, *19* — AGR, *20* — AGRA, *21* — RGR, *22* — RGRA, *25* — NAR, *26* — LAR II; *5* — диаметр стебля d, *6* — фитомасса стеблей W_S, *8* — средняя фитомасса отдельного листа W_L, *9* — площадь отдельного листа a_L, *10* — число боковых ветвей на главном побеге B, *12* — число цветков N_{Fl}, *16* — отношение фитомассы стеблей к общей фитомассе SWR, *23* — продолжительность существования фитомассы $BMD=[(W_2-W_1)/(\ln W_2-\ln W_1)]\cdot dT$, *24* — продолжительность существования листовой поверхности $LAD=[(A_2-A_1)/(\ln A_2-\ln A_1)]\cdot dT$. Корреляционные связи, достоверные на уровне существенности более 0.9, обозначены двойной линией, на уровне менее 0.9 — одной линией; границы факторов *1*, *2* и *3* с нагрузкой на параметры соответственно не менее 0.9, 0.6 и 0.4 показаны пунктирной линией.



Второй этап состоит в оценке морфометрического статуса каждой отдельной особи на основе нахождения и вычисления параметров роста, продукционного и формообразовательного процессов. Для расчета динамических параметров используют две самостоятельные выборки особей из одной и той же популяции, взятые в периоды времени T_1 и T_2. При первичном изучении нового вида или биоморфы используется не менее 20—30 параметров. Второй этап завершается построением матрицы исходных данных.

Третий этап заключается в вычислении матрицы коэффициентов корреляции на основе R-техники, т. е. с перебором матрицы исходных данных по схеме признак-признак. На четвертом этапе находят для корреляционной матрицы ее факторное решение. Результаты факторного анализа позволяют ранжировать признаки по размеру их вклада в факторное решение. Для оценки виталитета используют признаки с наибольшими факторными нагрузками. Но полная формализация процедуры на этом этапе уже невозможна. Необходимо учитывать биолого-экологические свойства видов.

При интерпретации факторного решения его полезно сравнивать с корреляционными плеядами, полученными для той же корреляционной матрицы. Графическое представление факторного решения и корреляционных плеяд для 25 морфометрических признаков *Alliaria petiolata* дано на рис. 1. В факторном решении наибольшие нагрузки последовательно имели параметры W, LWR, LAR и RGRA. На уровне статистической существенности 0.9 и более выделены 4 корреляционные плеяды. В качестве признака-индикатора первой плеяды выступал параметр W, индикаторами остальных плеяд являлись LAR, RE и a_L. На основании этого в детерминирующий виталитет *A. petiolata* комплекс признаков были включены W, LAR, RE и RGRA. Факторное решение и корреляционные плеяды базируются на одной и той же корреляционной матрице, но они не копируют друг друга, а дополняют, способствуя принятию биологически наиболее содержательного заключения.

Состав детерминирующего виталитет комплекса признаков не одинаков для разных видов растений и разных экологических ситуаций. Но обычно ключевыми признаками виталитета являются фитомасса и листовая поверхность (Злобин, 1981, 1983; Карманова, Ильина, 1984). Признаки генеративной сферы выступают как самостоятельная группа.

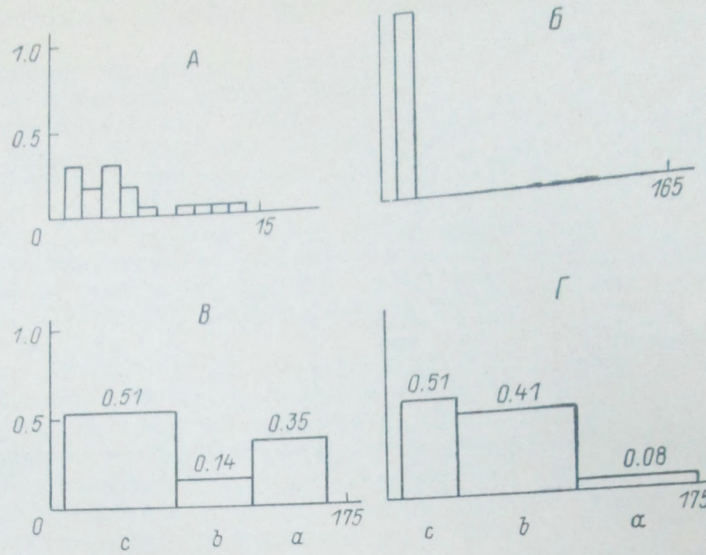


Рис. 2. Разные способы одномерного ранжирования особей *Thlaspi arvense* по фитомассе из посева озимой ржи.

А — гистограмма, разделяющая статистический ряд на 10 равных интервалов, *Б* — гистограмма, разделяющая статистический ряд на 10 равных интервалов при учете максимальной массы особей, *В* — ранжирование выборки с выделением трех классов виталитета (*a*, *b*, *c*) способом $\bar{x} \pm ts_{\bar{x}}$, *Г* — ранжирование с учетом максимальной массы особей способом $\bar{x} \pm ts_{\bar{x}}$. По оси абсцисс — фитомасса, г; по оси ординат — частота в долях единицы.

Виталитетное состояние особей

На основе детерминирующего виталитет комплекса морфометрических признаков каждой особи присваивается тот или иной ранг виталитета — ранг качества. Поскольку оценки виталитета по своей природе являются количественными, оказывается возможным ранжировать особи в порядке убывания их качества, а затем распределить по классам виталитета: первому (высшему) — *a*, второму (промежуточному) — *b* и третьему (низшему) — *c*.

Ранжирование особей можно осуществлять, опираясь на 1, 2 или на полный комплекс признаков, т. е. на основе одномерного, двумерного или многомерного подходов. Процедура одномерного ранжирования не сложна. Она совпадает с установлением иерархии особей по размеру. Но группировка особей на три класса требует принятия содержательных решений. Простое расчленение ранжированного ряда на три равных интервала явно вносит искажения, так как ряды распределения всегда асимметричны. В выборках преобладают особи с малыми значениями ключевого морфологического параметра. Более корректен другой путь: вычисление среднего арифметического для общей совокупности выборок данного цено- или экоклина, а затем группировка особей так, что те из них, которые попадают в интервал более $\bar{x}+ts_{\bar{x}}$, составят высший класс виталитета, в интервал $\bar{x}+ts_{\bar{x}}$ — промежуточный класс, а в интервал менее $\bar{x}-ts_{\bar{x}}$ — низший класс.

Сопоставление разных приемов ранжирования с опорой на один количественный признак иллюстрирует случай с *Thlaspi arvense*, у которой были рассмотрены 8 ценопопуляций: открытого рудерального местообитания, залежи и ряда посевов сельскохозяйственных культур (рис. 2). Ранжирование особей *T. arvense* с последующим расчленением статистического ряда на 10 равных интервалов с учетом лишь массы особей данной выборки дало характерную гистограмму с положительной асимметрией. Такое же ранжирование, но по

массе особей из всех 8 популяций, резко изменило картину: все особи выборки сконцентрировались в самом низшем классе градации. Группировка особей на 3 класса с учетом положения средней арифметической только данной выборки явно преувеличила долю особей высшего класса. Сходная группировка (но с опорой на среднюю арифметическую особей всех 8 ценопопуляций) наиболее точно раскрыла и соотношение групп особей разной массы в этой популяции, и своеобразие внутренней структуры данной популяции в отношении других популяций *T. arvense*. Именно этот вариант может быть рекомендован для практической работы.

Двумерный подход основывается на двух морфометрических признаках состояния особей. Группировка их осуществляется в пространстве осей этих признаков. При многомерном ранжировании, когда детерминирующий комплекс включает 3 или более признака, особи сопоставляют, используя парный коэффициент корреляции в форме *Q*-техники, т. е. с перебором по схеме особь-особь. Здесь также допустимо применение корреляции рангов или нормализированного евклидова расстояния. Для заключительного этапа ранжирования привлекают факторный или кластерный анализ. В первом случае особи упорядочивают по размеру факторных нагрузок, во втором — с учетом их положения на дендрограмме.

Возможности каждого из этих подходов иллюстрирует пример с выборкой объемом в 19 особей из ценопопуляции *Alliaria petiolata*. Из табл. 2 видно, что

ТАБЛИЦА 2

Оценка виталитета особей *Alliaria petiolata* тремя способами

Тип ранжирования	Доля особей по классам виталитета (%, числитель) и их порядковые номера (знаменатель)		
	a	*b*	*c*
Одномерное по W	5.3 / 7	84.2 / 1—4, 8—19	10.5 / 5.6
Двумерное по W/A	15.8 / 2, 7, 9	63.2 / 1, 3, 4, 8, 10—16, 18	21.1 / 5, 6, 17, 19
Многомерное по W, A, RE, RGR, LAR II	26.3 / 2, 7, 11, 12, 16	15.8 / 8, 9, 14	57.9 / 1, 3—6, 10, 13, 15, 17—19

при одномерном ранжировании, проведенном на основе учета фитомассы особей, в класс *a* попало 5.3, в класс *b* — 84.2, а в класс *c* — 10.5 % особей. Двумерное ранжирование в пространстве признаков фитомасса особи/размер листовой поверхности привело к перемещению части особей из промежуточного класса виталитета в высший и низший классы. Доля особей по классам *a*, *b* и *c* в этом случае составила соответственно 15.8, 63.2 и 21.1 %. При многомерном подходе было использовано пять признаков: 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 приходилось 75.6 %. Особи были ранжированы по размеру их вклада в первый фактор. При разделении ранжированного ряда на три равные части в категорию высшего класса виталитета попало 26.3, промежуточного — 15.8, низшего — 57.9 % особей.

Принципиальная особенность определения виталитета особей по полному детерминирующему комплексу признаков состояла в выявлении их своеобраз-

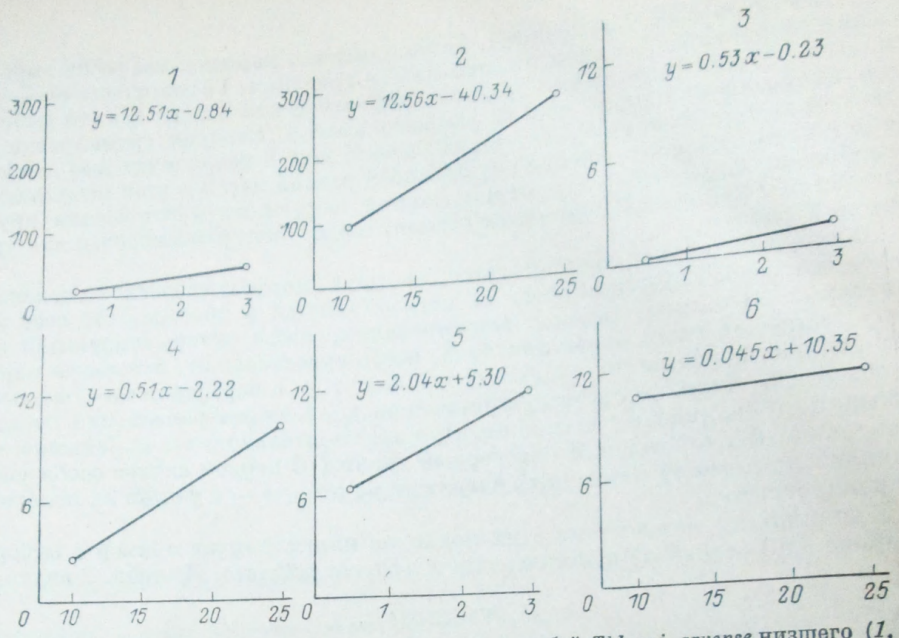


Рис. 3. Зависимость параметров генеративной сферы у особей *Thlaspi arvense* низшего (*1*, *3*, *5*) и высшего (*2*, *4*, *6*) классов виталитета от фитомассы ее особей.

По оси абсцисс — фитомасса, г; по оси ординат — число плодов (*1*, *2*); фитомасса плодов в расчете на особь, г (*3*, *4*); число семян в плоде, шт (*5*, *6*).

ной поляризации. На одном конце ранжированного ряда оказались собранными крупноразмерные особи с наибольшими значениями фитомассы и листовой поверхности, а на другом конце — особи мелкие, но с максимальной относительной скоростью роста и высокими значениями LAR II. Выявленная при многомерном подходе группа мелких, но быстро растущих особей существовала в популяции вполне объективно. Одно- и двумерный подходы оказались недостаточно мощными для их обнаружения. Они опираются на варьирование признаков и результативны только тогда, когда выбранный признак имеет высокий уровень изменчивости. Многомерное ранжирование, основанное на *Q*-технике факторного анализа, отражает степень биологической целостности особей и скоррелированность их структур.

Найденные для тех или иных особей значения их виталитета представляют собой числовой континуум, в котором зафиксированы лишь полярные ситуации: особи в условиях оптимального выражения их генетического потенциала и особи на границе возможного существования. Если выборка не охватывает эти крайние ситуации, то добавление в нее новых особей в той или иной мере может смещать найденные значения виталитета. Таким образом, достоверность отнесения особи к тому или иному виталитетному состоянию зависит от представленности в изучаемых популяциях наибольшего числа возможных состояний особей. Этой особенностью ранжирование особей по виталитету принципиально отличается от ранжирования по возрастному состоянию, когда отнесение особи к тому или иному этапу онтогенеза абсолютно однозначно.

Иерархия виталитета особей в ценопопуляциях начинает проявляться на ранних этапах роста и развития. С течением времени ее характер может изменяться. Определенная динамика виталитета является популяционной нормой. Способность особей переходить из одного виталитетного состояния в другое придает сообществам повышенную устойчивость.

Особи разного виталитета неодинаково реагируют на эколого-ценотические условия. У них своеобразно сцепление признаков. Это хорошо видно в случае с *Thlaspi arvense* при сравнении связи размера особей низшего и высшего виталитета с параметрами генеративной сферы (рис. 3). У особей класса *c* наблюдается вялое реагирование на увеличение фитомассы, тогда как у особей класса *a* при нарастании размера особей быстро увеличиваются число и общий вес плодов. Исключением является число семян в плоде. У особей высшего класса виталитета оно явно близко к генетически предельной величине, тогда как у особей класса *c* рост фитомассы особей ведет к возрастанию числа семян в плоде почти в 2 раза.

Виталитетный состав ценопопуляций

Соотношение в ценотической популяции особей разного уровня виталитета является важной самостоятельной характеристикой, которая дает оценку уровню жизнеспособности популяции в конкретных условиях обитания. Высокая информативность анализа виталитетного состава популяций обусловлена его первичностью по отношению к другим типам состава популяций.

Методика оценки виталитетного состава популяций не сложна. Набор показателей, характеризующих виталитет конкретных особей, представляет собой статистический ряд. Его асимметрия дает первую приближенную характеристику состава популяции, которая уточняется составлением гистограммы. К обобщенной количественной оценке виталитетного состава ценопопуляций ведет расчленение особей на 3 класса виталитета с вычислением индекса: $Q = 1/2\,(a+b)$, где a и b соответственно частоты особей высшего и промежуточного классов виталитетного состояния. В зависимости от величины индекса Q ценопопуляцию относят к одному из основных виталитетных типов: процветающие, равновесные или депрессивные популяции (Злобин, 1980).

Виталитетный состав ценопопуляций растений определяют многие факторы. На первых этапах это особенности семян (размеры, степень вызревания и т. п.) и условия их прорастания. Позже на смену им приходят размеры всходов и проростков и специфика микроместообитаний. В дальнейшем сказывается общий эколого-ценотический фон. Доля особей высшего класса виталитета в ценопопуляциях может возрастать в течение вегетационного периода, а может и падать вплоть до формирования популяции депрессивного типа. На рис. 4 представлена динамика виталитетного состава ценопопуляций *Medicago sativa* в чистом посеве первого года жизни. Учеты проводили в 6 сроков от фазы семян до плодоношения. Виталитет особей оценивали одномерным способом по величине фитомассы. Виталитетный состав популяций люцерны очень четко раскрыл своеобразие формирования посевов при разной технологии выращивания. В фазе всходов и ювенильных особей происходило некоторое ухудшение качества популяций люцерны одинаково во всех вариантах. Это, вероятно, отражало в первую очередь неравномерность заделки семян и недружность прорастания. С момента появления настоящих листьев виталитетный состав популяций люцерны в целом улучшался, но в посевах с разной технологией этот процесс шел неодинаково. При посеве люцерны с нормой высева 6 кг/га недостаточная густота стеблестоя обусловила развитие сорняков и привела к увеличению в посеве люцерны доли мелкоразмерных особей. Оптимальные условия для формирования стеблестоя люцерны создавались только в варианте с нормой высева семян 14 кг/га при междурядьях шириной 60 см.

Общая устойчивость виталитетного состава ценопопуляций может быть разной, но она всегда явно меньше, чем устойчивость возрастного состава. В сложившихся растительных сообществах популяции ценообразующих видов, как правило, имеют возрастную структуру нормального типа, тогда как их виталитетный состав варьирует от процветающего до депрессивного.

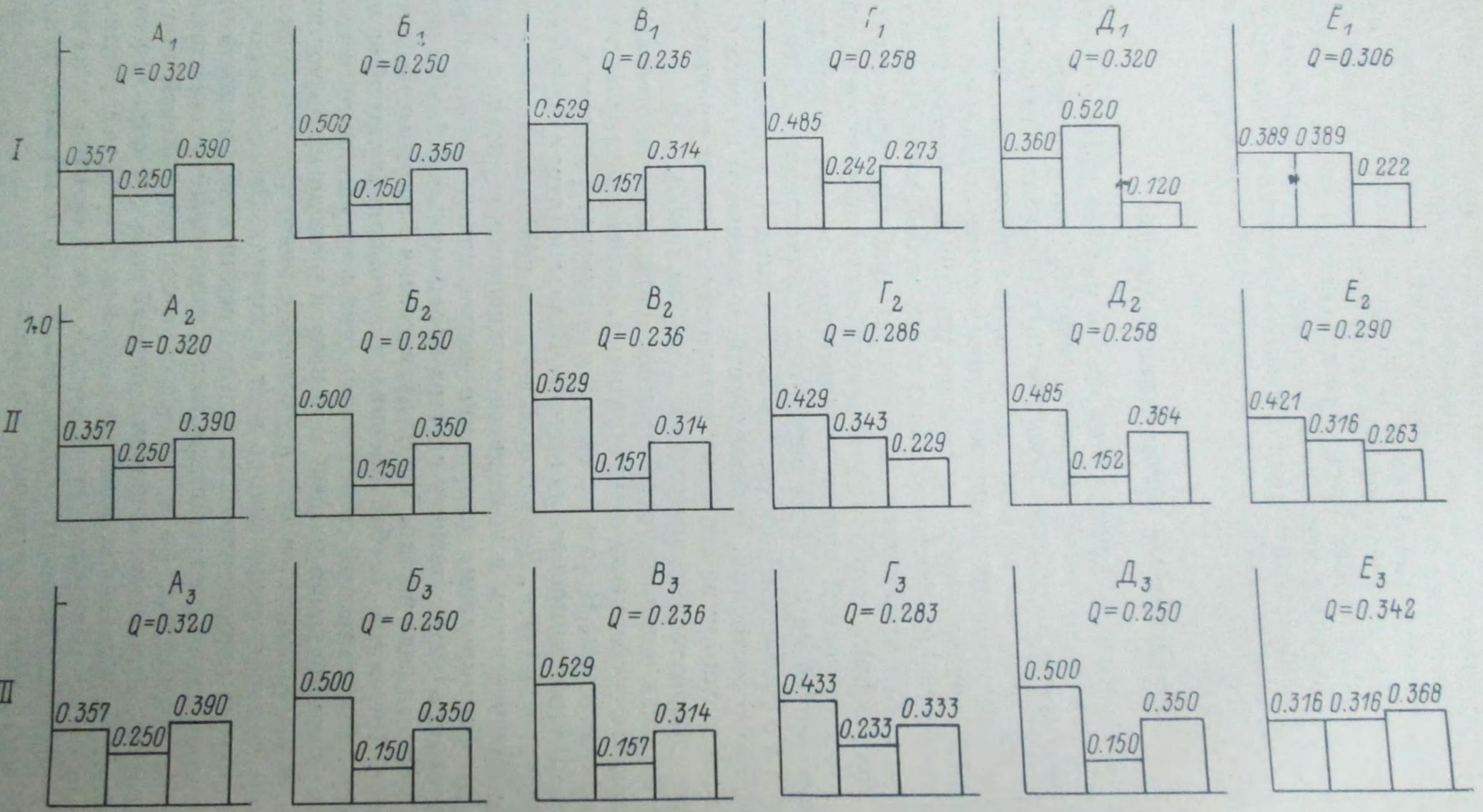


Рис. 4. Динамика виталитетного состава популяций *Medicago sativa* по фазам онтогенеза.

А — семена, *Б* — всходы, *В* — ювенильные особи, *Г* — растения в фазе 6 настоящих листьев, *Д* — растения в фазе 50 настоящих листьев, *Е* — растения в фазе 100 настоящих листьев. Посев с нормой высева: *I* — 6 кг/га семян с междурядьем 45 см, *II* — 6 кг/га с междурядьем 60 см, *III* — 14 кг/га с междурядьем 60 см. По оси абсцисс — классы виталитета (*c*, *b*, *a*), по оси ординат — частоты в долях единицы. *Q* — качество ценопопуляции.

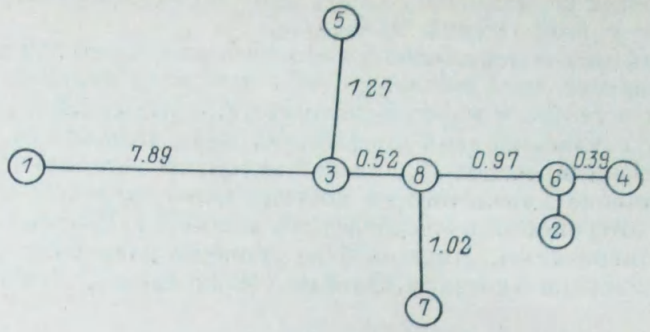


Рис. 5. «Дерево» минимальной протяженности для 8 ценопопуляций *Thlaspi arvense* из разных агрофитоценозов на основе нормализованных евклидовых расстояний.

Агрофитоценозы: *1* — группа растений *T. arvense* свободного развития; *2* — залежь; *3* — яровая пшеница бессменно, удобренный фон; *4* — яровая пшеница бессменно, неудобренный фон; *5* — яровая пшеница в севообороте, удобренный фон; *6* — яровая пшеница в севообороте, неудобренный фон; *7* — озимая рожь бессменно; *8* — озимая рожь в севообороте.

Наглядную иллюстрацию изменений виталитетного состава ценопопуляций дает анализ 8 популяций *Thlaspi arvense* из разных мест ее произрастания. Уровень виталитета особей оценивали в этом случае по 5 признакам: W, A, LAR, RE и N_{Fr}, а для ранжирования использовалось нормализованное евклидово расстояние. Видно (рис. 5), что популяции *T. arvense* из любого типа посева и даже на многолетней залежи сильно отличаются по составу от популяции, сформировавшейся на открытом местообитании в условиях почти полного отсутствия конкурентов. В свою очередь все популяции *T. arvense* из посевов близки между собой. Если особи *T. arvense* на открытом местообитании имели среднюю фитомассу 97.2 г, листовую поверхность 988.4 см², репродуктивное усилие 20.5 % и число плодов 726.8 шт, то в посевах всех сельскохозяйственных культур эти показатели у *T. arvense* резко снижались: фитомасса до 1.2—4.2 г, листовая поверхность — до 2.5—46.1 см², число плодов — до 5.7—45.7 шт. При ценотических стрессах вегетативная сфера страдала больше. Уровень генеративного размножения *T. arvense* поддерживался в посевах за счет увеличения репродуктивного усилия до 32.8—54.1 %.

На виталитетном составе популяций сказываются внутрипопуляционные отношения и в первую очередь плотность популяции. Как общее правило, при повышении плотности в популяции идет измельчание особей. У одних видов при этом усиливается, а у других, напротив, нивелируется дифференциация особей по размеру. Между величиной плотности популяции и ее виталитетным составом нет прямой связи. У *T. arvense*, например (рис. 6), в бессменных посевах яровой пшеницы численность особей на единицу площади посева была высокой на удобренном фоне, но в популяции преобладали особи низшего класса виталитета ($Q=0.295$). Здесь явно более мощный стеблестой пшеницы приводил к резкому снижению виталитета особей ярутки. На неудобренном фоне ослабление эдификаторного действия пшеницы имело следствием заметное улучшение

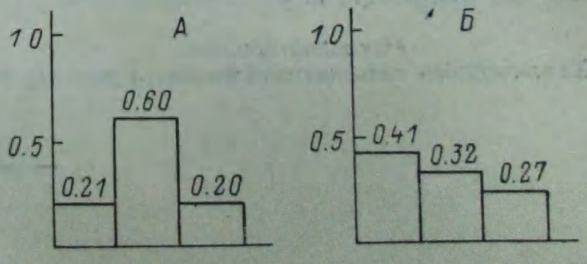


Рис. 6. Виталитетный состав ценопопуляций *Thlaspi arvense* из бессменного посева яровой пшеницы.

А — неудобренный фон, *Б* — удобренный фон. По оси абсцисс — классы виталитета (*c*, *b*, *a*), по оси ординат — частоты в долях единицы.

качества популяции сорняка (Q=0.400). Аналогичную картину В. И. Василевич усматривал у всей группы патиентов.

Виталитетный состав популяций подвижен и динамичен. Чем экологический режим благоприятнее для популяции, тем больше в ней оказывается особей высшего и промежуточного классов виталитета. Эколого-ценотические стрессы, напротив, ведут к увеличению в популяциях доли угнетенных особей, превращая популяции в депрессивные с выраженной правосторонней асимметрией. Четкое реагирование виталитетного состава ценопопуляций на ценотические, экологические, антропогенные воздействия является фундаментальной биологической закономерностью. На этой базе успешно разрабатывается ценопопуляционная диагностика экотопов (Злобин, 1980; Begon, Mortimer, 1986).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Василевич В. И. Типы стратегий растений и фитоценотипы // Журн. общ. биологии. 1987. Т. 48, № 3. С. 368—375. — *Глотов Н. В.* Популяция как естественно-историческая структура // Генетика и эволюция природных популяций растений. Махачкала, 1976. Вып. 1. С. 17—25. — *Злобин Ю. А.* Факторный анализ параметров морфогенеза подроста древесных пород // Изв. вузов. Лесн. журн. 1975. № 1. С. 19—22. — *Злобин Ю. А.* Ценопопуляционная диагностика экотопа // Экология. 1980. № 2. С. 22—30. — *Злобин Ю. А.* Об уровнях жизнеспособности растений // Журн. общ. биологии. 1981. Т. 42, № 4. С. 492—505. — *Злобин Ю. А.* Морфометрический подход в ценопопуляционных исследованиях // Тез. докл. VII Делегат. съезда ВБО (Донецк, 11—14 мая 1983 г.). Л.: Наука, 1983. С. 141—142.— *Злобин Ю. А.* Ценотические популяции растений. Владивосток: Изд-во ДВНЦ АН СССР, 1984а. 51 с. — *Злобин Ю. А.* Ценопопуляционный анализ в фитоценологии. Владивосток: Изд-во ДВНЦ АН СССР, 1984б. 59 с. — *Злобин Ю. А.* Анализ структуры ценотических популяций в географическом пространстве // Методы картографического мониторинга природных объектов. Ч. 1. Изучение растительного покрова. Владивосток: Изд-во ДВНЦ АН СССР, 1985а. С. 3—5. — *Злобин Ю. А.* О некоторых параметрах для оценки реакции ценопопуляций на влияние антропогенных факторов // Антропогенные процессы в растительности. Уфа: Изд-во Башк. фил. АН СССР, 1985б. С. 89—101. — *Карманова И. В., Ильина Н. А.* Связь между пространственной структурой и продукцией на разных уровнях организации (особь, ярус, сообщество) // Бот. журн. 1984. Т. 69, № 12. С. 1593—1611. — *Любарский Е. Л.* Ценопопуляция и фитоценоз. Казань: Изд-во Казан. ун-та, 1976. 157 с. — *Любарский Е. Л.* Развитие популяционных исследований на кафедре ботаники Казанского университета // Структура и организация популяций. Казань: Изд-во Казан. ун-та, 1985. С. 4—16. — *Любарский Е. Л., Полуянова В. И.* Структура ценопопуляций вегетативно-подвижных растений. Казань: Изд-во Казан. ун-та, 1984. 139 с. — *Любименко В. Н.* Пластичность растений в процессе видообразования // Изв. науч. ин-та им. Лесгафта. 1920. Вып. 2. С. 141—165. — *Марков М. В., Плещинская Е. Н.* Репродуктивное усилие у растений // Журн. общ. биологии. 1987. Т. 48, № 1. С. 77—83. — *Работнов Т. А.* Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Тр. Бот. ин-та АН СССР. Сер. 3, Геоботаника. 1950. Вып. 6. С. 7—204. — *Уильямсон М.* Анализ биологических популяций. М.: Мир, 1975. 271 с. — *Уранов А. А.* Жизненное состояние вида в растительном сообществе // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1960. Т. 65, № 3. С. 77—91. — *Хайлов К. М., Парчевский В. П.* Иерархическая регуляция структуры и функций морских растений. Киев: Наук. думка, 1983. 256 с. — *Яблоков А. В.* Популяционная биология. М.: Высш. шк., 1987. 303 с. — *Andrzeiewska L., Faliñska K.* Struktura wielkości osobników w populacji // Wad. ekol. 1983. Vol. 29, N 1. P. 3—31. — *Begon M., Mortimer M.* Population ecology. A unified study of animals and plants. Oxford: Blackwell Sci. Publ., 1986. 220 p. — *Evans G. C.* The quantitative analysis of plant growth. Oxford: Blackwell Sci. Publ., 1972. 734 p. — *Květ J., Ondok J., Nečas J., Jarvis P.* Methods of growth analysis // Plant photosynthetic production. The Hague. 1971. P. 343—391. — *Weiner J.* Size hierarchies in experimental populations of annual plants // Ecology. 1985. Vol. 66, N 3. P. 743—752. — *Weiner J., Solbrig O.* The meaning and measurement of size in plant population // Oekologia. 1984. Vol. 61, N 3. P. 334—336. — *Weiner J., Thomas S. C.* Size variability and competition in plant monocultures // Oikos. 1986. Vol. 47, N 2. P. 211—222.

Сумской филиал
Харьковского сельскохозяйственного института.

Получено 26 VIII 1987.