УДК 581.9 : 632.937.2

Ю. А. Злобин

О НЕРАВНОЦЕННОСТИ ОСОБЕЙ В ЦЕНОПОПУЛЯЦИЯХ РАСТЕНИЙ

YU. A. ZLOBIN. ON THE UNEQUIVALENCE OF THE INDIVIDUALS IN PLANT COENOPOPULATIONS

Рассматриваются предпосылки возникновения и формы проявления неравноценности особей в ценопопуляциях растений. Вводится понятие онтогенетической тактики как способа реализации стратегии онтогенеза в фитоценотических условиях. Предлагаются модели типов онтогенетической тактики, позволяющие с единых позиций оценивать изменчивость и дифференциацию особей растений.

Особи растений — первичные элементы структуры растительных сообществ

Если обратиться к истории фитоценологии, то можно видеть, что на разных этапах ее развития основной объект этой науки — фитоценоз — изучался преимущественно на каком-то одном из многих возможных уровней его познания. Для современной фитоценологии характерно исследование растительных сообществ на своего рода «молекулярном уровне», когда основные прогрессивные концепции связаны с расшифровкой структурно-функциональной значимости таких элементарных подсистем сообщества, как ценоячейка, ценоквант, консорция, ценопопуляция. В соответствии с современными тенденциями развития фитоценологии на первый план выдвигается и исследование особей: и как частей видов или ценопопуляций, и как структурно-функциональных единиц фитоценозов. В этой связи уместно отметить, что, по В. И. Вернадскому (1978, с. 273), раздробленность живой материи на особи «является самой характерной ее особенностью».

Особи признаются наименьшими неделимыми единицами сообществ как в их классических определениях (Сукачев, 1910), так и в современных (Берман, Виленкин, 1975). Именно особи растений в форме экоидов (Negri, 1970) формируют ценоячейки (Ипатов, 1966), которые в качестве первичных элементов и составляют структуру сообщества, как бы расширенно ни трактовалось это последнее понятие. Позиция любого автотрофного вида в ценозе обусловлена долей участия его особей в построении фотосинтетической поверхности и непосредственно зависящей от нее поверхности жизнедеятельных корней. Архитектоника взаимного расположения фотосинтезирующих органов растений является основной определяющей для таких категорий структуры растительных сообществ, как физиологическая [1] и функциональная,[2] и при их анализе должна учитываться в первую очередь. В противоположность этому скелетные части растений играют

---

[1] Под физиологической структурой понимается распределение во времени и пространстве физиологических функций различных особей и их органов (Ниценко, 1973).

[2] Под функциональной структурой понимается система связей и взаимоотношений между разными популяциями в сообществе (Беклемишев, 1960).

заметную роль в определении пространственной структуры сообществ, которая представляет собой видимое проявление системы внутренних связей между компонентами ценоза.

Предпосылки возникновения неравноценности особей

Равное участие всех особей того или иного вида в построении физиологической структуры фитоценоза было бы возможным в случае их полной идентичности. Фактически такой равноценности особей нет. Варьирование строения и свойств особей в пределах ценопопуляций в настоящее время общеизвестно, хотя и не получило оценки с точки зрения структуры и функционирования как фитоценоза в целом, так и его отдельных подсистем. В подавляющем большинстве геоботанических работ по исследованию продуктивности растительного покрова и его структуры исходная неравноценность особей обычно недооценивается или полностью игнорируется. Фактический материал о разных уровнях жизненного состояния особей, накопленный физиологами и лесоводами, до последнего времени не оказывал заметного влияния на фитоценологические концепции.

Неравноценность особей в ценопопуляциях возникает в результате разных причин.

Во-первых, она может быть следствием различия возрастных состояний особей ценопопуляции. Гетерогенность ценопопуляций по возрастному состоянию особей была показана в трудах Т. А. Работнова (1945, 1950, 1977), а ее смысл для развития ценопопуляций установлен А. А. Урановым и его сотрудниками (Уранов, Смирнова, 1969; Уранов, 1977).

Во-вторых, неравноценность особей вида в фитоценозах является результатом формирования популяции из генетически неоднородного материала, что проявляется в форме генетического полиморфизма. Тот или иной уровень генетической неоднородности особей в ценопопуляциях можно рассматривать как необходимое условие жизнеспособности вида в обстановке меняющейся среды обитания и его прогрессивной микроэволюции (Тимофеев-Ресовский, 1958). Основанием для априорного суждения о высоком уровне генетической неоднородности ценопопуляций является то, что с позиций фитоценологии ценопопуляция определяется как «полная совокупность особей вида в пределах контура фитоценоза» (Любарский, 1975, с. 6), поэтому существование в ценопопуляциях генетически обособленных групп особей будет тем более вероятным, чем в большей степени комплексный, мозаичный характер будет иметь фитоценоз, в котором эта ценопопуляция выделяется.

С точки зрения фитоценотической проблематики не менее существенным является третий тип гетерогенности, связанный с изменением морфоструктуры и уровня физиологических процессов особей под действием экологических и фитоценотических факторов. Эколого-фитоценотическая обстановка, варьируя от места к месту и накладываясь на исходную разнокачественность диаспор, приводит к изменениям жизненного состояния особей растений, так как одни из них получают большие, другие меньшие возможности для реализации онтогенетической программы роста и развития. Такие группы особей будут отличаться друг от друга уровнем физиологических процессов, морфологической структурой, а также общим развитием как в вегетативной, так и в генеративной сферах. В. Н. Сукачев (1915) описываемое явление называл дифференциацией особей.

Таким образом, для любой ценопопуляции могут быть построены три типа спектров, отражающих основные виды неоднородности особей в ней: а) спектр форм генотипической дифференциации, б) спектр возрастных состояний и в) спектр жизненных состояний. Возрастные спектры имеют ценность только в случае их построения для генетически однородной популяции, а спектры жизненных состояний особей имеют смысл только для групп особей, находящихся в одном возрастном состоянии.

Вопрос о дифференциации особей широко обсуждался в биологической литературе с позиций оценки ее роли для внутривидовых отношений (Сукачев, 1941, 1953; Агаев, 1978) и как фактор видообразования (Завадский, 1961, 1968). Значение неравноценности особей по их жизненному состоянию для формирования ценоячеек и всей системы фитоценотических связей до сих пор остается мало изученным.

Формы проявления неравноценности особей

Во всех трех типах спектров внешним проявлением неравноценности особей ценопопуляции является различие их морфологической структуры. Методика выявления различий морфологической структуры особей, связанных с прохождением ими этапов онтогенеза, отработана достаточно тщательно (Бельская, 1949, и др.). В настоящем исследовании она была использована для получения выборок особей, равноценных по возрастному состоянию. Но этого нельзя сказать о методах разграничения типов морфоструктуры, обусловленных, с одной стороны, генотипическим полиморфизмом и с другой — разным жизненным состоянием особей. Генотипический полиморфизм может быть выявлен только специальными генетическими методами. Рекомендуемые для этой цели приемы, основанные на установлении двух- и многовершинности или асимметричности кривых распределений (Ригер, Михаэлис, 1967), неэффективны. Как будет показано ниже, асимметричные, дву- или многовершинные кривые распределения для ряда морфологических параметров наблюдаются в пределах генетически однородных менделевских популяций в случае гетерогенного жизненного состояния особей в таких популяциях.

Действительно, при исследовании особей растений в посеве люцерны *Medicago sativa* L. (сорт Зайкевича), который был произведен в один срок семенами 1-го класса при ширине междурядий в 15, 45 и 60 см, было выявлено, что в одном и том же возрастном состоянии — в фазе цветения — кривые распределения ряда морфологических параметров либо многовершинны, либо асимметричны. Так, кривая распределения высоты особей люцерны двухвершинна, коэффициент асимметрии равен —0.32246. Кривая распределения числа боковых ветвей первого порядка также двухвершинна, коэффициент асимметрии равен +0.66020. Резко асимметричны и ряды распределений подавляющего большинства других морфологических параметров (рис. 1). При высокой сортовой однородности и сходном возрастном состоянии растений люцерны это, несомненно, отражает различие в жизненном состоянии отдельных особей, возникшее в силу разной плотности их стояния и неравноценности экологических ресурсов, приходящихся на одну особь в разных вариантах этого опыта. Впервые на асимметричность и многовершинность кривых распределений как проявление неоднородности популяции по жизненному состоянию особей, стоящую в «причинной связи с неблагоприятной жизненной обстановкой», указал А. Я. Гордягин в работе «Биометрические исследования над *Chrysanthemum sibiricum* DC.» (1907, с. 16). Позднее В. С. Ипатов (1967), используя асимметрию и деформацию кривых распределений, выявил дифференциацию деревьев в древостоях на три качественно различающиеся группы.

В случае с люцерной из 13 изученных нами морфологических параметров 9, т. е. бóльшая часть, варьировали с образованием кривых распределений с правосторонней асимметрией, 2 — с левосторонней асимметрией и 2 параметра образовывали симметричные кривые. По этому признаку морфологические параметры люцерны могут быть разбиты на три группы (табл. 1).

Анализ коэффициентов асимметрии статистических рядов морфологических параметров (как имеющихся в нашем распоряжении, так и опубликованных в литературе; см., например, Горохова, 1975) показывает, что они варьируют преимущественно в одну — правую — сторону. Для био-

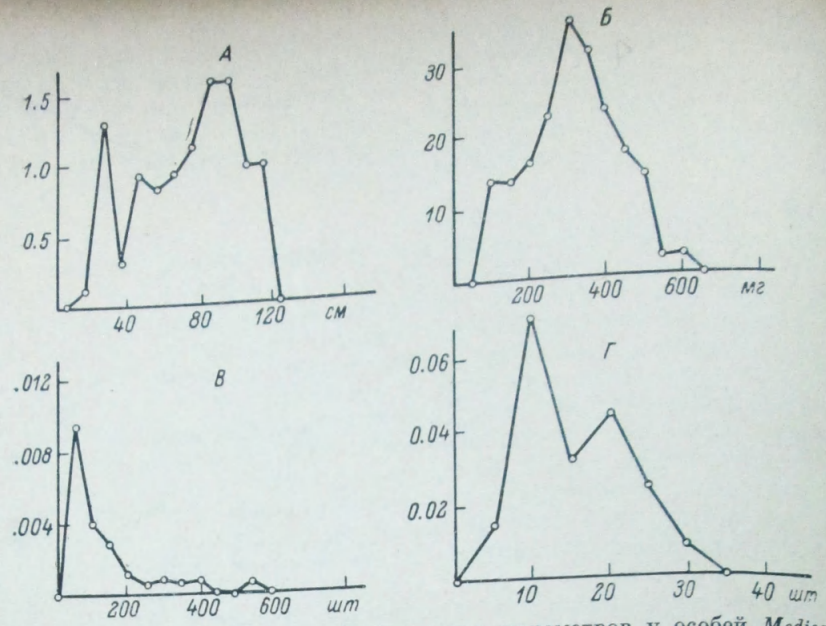

Рис. 1. Кривые распределений морфологических параметров у особей *Medicago sativa* L.

На оси абсцисс — значения параметров, *на оси ординат* — относительные плотности. *А* — высота растений; *Б* — вес одного листа; *В* — число листьев, шт; *Г* — число ветвей, шт.

логических объектов типичным является преобладание правосторонней асимметрии рядов распределения тех морфологических параметров, которые отражают жизненное состояние особей. Это связано с тем, что в фитоценозах на фоне экологической депрессии и конкуренции основной нормой реакции является торможение роста того или иного органа растения. Исключением из этой закономерности являются такие, например, параметры, как рост растений в высоту, когда загущение в стоянии растений и усиление конкуренции за свет приводят к вытягиванию растения как адаптивной реакции. В этом плане тип асимметрии можно эффективно использовать для выявления нормы реакции особей растений или морфо-

ТАБЛИЦА 1

Типы кривых распределения морфологических параметров особей *Medicago sativa* L.

Правосторонняя асимметрия	Симметрия	Левосторонняя асимметрия
Биомасса (A = +2.07635) Общий вес листьев (A = +2.81687) Число листьев (A = +2.09364) Листовая поверхность (A = +2.17074) Фотосинтетическое усилие (A = +0.51560) Число боковых ветвей (A = +0.66020) Вес отдельного соцветия (A = +0.94392) Число соцветий (A = +3.64902) Репродуктивное усилие (A = +1.08735)	Площадь одного листа (A = −0.04288) Вес одного листа (A = −0.03731)	Высота (A = −0.32246) Вес генеративной части растения (A = −1.11549)

логических параметров на эколого-фитоценотические факторы.[3] Если широта варьирования указывает на тот или иной разброс признака, то асимметрия свидетельствует о преимущественном изменении особей в каком-то одном направлении и преобладании в популяции какой-то одной их группы.

Таким образом, в генетически однородных ценопопуляциях, особи которых находятся в одном и том же возрастном состоянии, различия в морфологической структуре отдельных особей следует относить за счет их неодинакового жизненного состояния. При этом генетический полиморфизм популяций и широкое распространение явления экологической дифференциации, имеющего место у многих видов, требуют для изучения варьирования жизненного состояния особей использование глубоко продуманной методики.

Участие особей в построении физиологической структуры сообществ

Приведенные выше соображения позволяют утверждать, что доля участия особей в физиологической структуре фитоценоза в значительной степени обусловлена их жизненным состоянием. Для оценки жизненного состояния особей предлагались различные подходы (Ермакова, 1976). Поскольку морфогенез особей отличается высоким уровнем целостности, прямые оценки жизненного состояния особей могут быть проведены на основании учета всего 1—3 морфологических параметров. Оценки жизненного состояния отдельных особей позволяют дать эффективную интегральную оценку жизненности и качества ценопопуляции в целом (Злобин, 1975, 1976). Преимущества оценок качества ценопопуляций по спектрам жизненного состояния особей выступают особенно резко при исследовании ценопопуляций однолетних растений и древесных форм. И. М. Ермакова (1976, с. 70) справедливо сетует на то, что «до последнего времени основным анализируемым признаком была возрастная изменчивость особей, в значительно меньшей степени — изменчивость жизненности».

Неоднородность особей в ценопопуляциях по жизненному состоянию приводит к тому, что разные их группы принимают неодинаковое участие в сложении фитоценоза. О неравноценности вклада отдельных особей разного жизненного состояния в построение физиологической структуры фитоценозов можно судить по уровню варьирования листовой поверхности как главной рабочей части автотрофного растения.

При изучении фотосинтетической поверхности особей в ценопопуляции горца шероховатого *Polygonum scabrum* Moench было установлено, что в различных агрофитоценозах листовая поверхность отдельных особей менялась от 16.9 ± 3.86 до 389.6 ± 146.98 см², тогда как у оптимально развитых особей этого вида она достигала 1337.9 ± 208.13 см². Мерой изменчивости фотосинтетической поверхности особей может служить коэффициент вариации. Уровень варьирования размера листовой поверхности особей горца свидетельствует, что в каждом из ценозов его ценопопуляция складывается из неравноценных по размеру фотосинтетической поверхности особей (табл. 2). Коэффициент вариации для размера листовой поверхности особей горца в семи агрофитоценозах имел значение от 53.5 до 125.1%, что указывает на высокую изменчивость особей по размеру их фотосинтетической поверхности.

Сопоставляя различные параметры, характеризующие фотосинтетическую деятельность особей горца, можно видеть, что неравноценность особей возникала прежде всего за счет варьирования числа листьев на

[3] Выявление объективно существующего типа симметрии кривой распределения достигается лишь при использовании корректной методики. Размещение угнетенных и процветающих особей в пределах контура любого фитоценоза приурочено к определенным парцеллам. Для обеспечения их пропорционального представительства в выборке необходим случайный или послойный отбор образцов.

ТАБЛИЦА 2

Участие особей *Polygonum scabrum* Moench в построении фотосинтетической поверхности различных агрофитоценозов

№ п. п.	Агрофитоценоз	Листовая поверхность особи, см²		Фотосинтетическое усилие, %		Число листьев, шт.		Площадь одного листа, см²	
		$\bar{x} \pm S_{\bar{x}}$	V, %	$\bar{x} \pm S_{\bar{x}}$	V, %	$\bar{x} \pm S_{\bar{x}}$	V, %	$\bar{x} \pm S_{\bar{x}}$	V, %
1	Группа растений свободного развития	1337.9±208.13	44.0	24.8±2.18	24.5	115.6±13.96	34.1	11.5±1.16	28.5
2	Озимая рожь (по черному пару)	170.4±33.86	76.9	25.5±0.90	13.6	27.3±3.43	48.7	5.6±0.44	30.5
3	Кукуруза (по озимой ржи)	389.6±146.98	125.1	29.7±1.38	15.4	28.1±6.42	79.2	8.9±1.95	73.1
4	Озимая рожь (бессменно)	122.1±19.47	99.6	30.9±1.61	32.6	19.5±2.24	71.6	5.2±0.33	40.2
5	Горох (бессменно)	72.4±10.71	104.5	27.8±0.74	18.9	11.7±1.05	63.9	4.9±0.39	58.2
6	Яровая пшеница (по яровой пшенице)	44.0±6.17	89.9	31.5±0.97	19.7	10.2±0.87	54.1	3.8±0.27	44.8
7	Яровая пшеница (по кукурузе)	16.9±3.86	112.0	25.1±1.70	33.2	8.3±1.29	75.7	1.8±0.14	37.7
8	Яровая пшеница (бессменно)	22.3±2.05	53.5	29.9±0.98	19.1	7.2±0.34	27.8	2.9±0.17	33.1

ТАБЛИЦА 3

Участие особей *Medicago sativa* L. в построении фотосинтетической поверхности агрофитоценоза

Возрастное состояние	Листовая поверхность особи, см²		Фотосинтетическое усилие, %		Вес листьев, г		Число листьев, шт.		Площадь одного листа, см²		Вес одного листа, г	
	$\bar{x} \pm S_{\bar{x}}$	V, %	$\bar{x} \pm S_{\bar{x}}$	V, %	$\bar{x} \pm S_{\bar{x}}$	V, %	$\bar{x} \pm S_{\bar{x}}$	V, %	$\bar{x} \pm S_{\bar{x}}$	V, %	$\bar{x} \pm S_{\bar{x}}$	V, %
I	0.6±0.04	33.2	24.3±0.67	12.3	0.02±0.001	33.2	0.5±0.11	113.4	0.29±0.033	50.8	0.02±0.002	30.9
II	1.8±0.18	71.9	26.9±0.39	10.4	0.05±0.004	68.6	1.6±0.17	76.8	0.79±0.062	55.9	0.03±0.001	33.3
III	11.7±1.05	101.7	24.5±0.64	29.6	0.20±0.018	101.7	6.8±0.28	46.3	1.41±0.089	72.1	0.02±0.002	80.9
IV	173.5±17.96	118.9	39.7±1.84	53.1	2.50±0.279	128.2	49.0±4.63	108.6	3.22±0.112	39.9	0.04±0.002	47.6
V	294.9±42.05	120.1	29.0±0.88	25.6	3.65±0.559	129.0	92.9±12.04	109.1	2.82±0.122	36.4	0.03±0.001	35.6

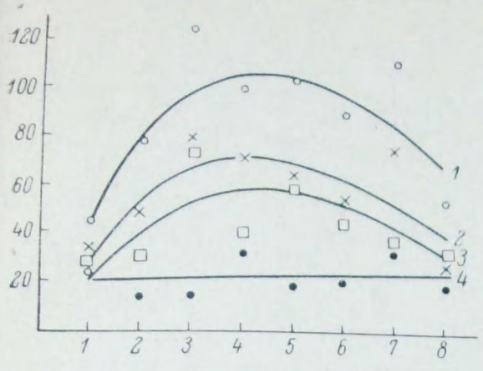

Рис. 2. Варьирование параметров морфогенеза у особей *Polygonum scabrum* Moench в разных агрофитоценозах.

На оси абсцисс — агрофитоценозы (в порядке, соответствующем нумерации, данной в табл. 2); *на оси ординат* — коэффициенты вариации V, %. *1* — листовая поверхность особи, *2* — число листьев, *3* — площадь одного листа, *4* — фотосинтетическое усилие.

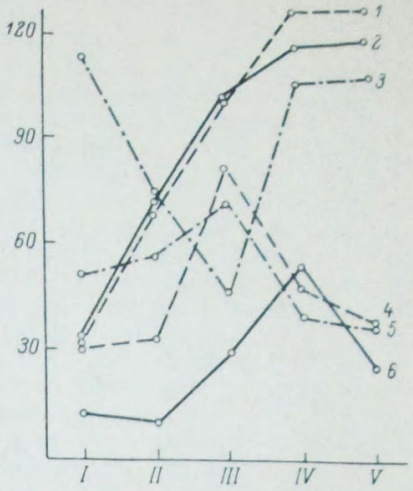

Рис. 3. Варьирование параметров морфогенеза у особей *Medicago sativa* L. в разном возрастном состоянии.

На оси абсцисс — возрастное состояние особей (*I—V*); *на оси ординат* — коэффициент вариации V, %. *1* — вес листьев особи, *2* — листовая поверхность особи, *3* — число листьев, *4* — вес одного листа, *5* — площадь одного листа, *6* — фотосинтетическое усилие.

растении и отчасти за счет изменения размера листьев. Фотосинтетическое усилие [4] отдельных особей, напротив, оставалось сравнительно константным и варьировало незначительно, как и следовало ожидать для аллометрического параметра.

В табл. 2 агрофитоценозы расположены в ряд по снижению качества ценопопуляции горца шероховатого в них, которое рассчитывалось по величине полусуммы частостей неугнетенных и среднеугнетенных особей (Злобин, 1976). Анализируя уровень изменчивости морфологических параметров, характеризующих фотосинтетическую поверхность (рис. 2), можно видеть, что наивысшая неоднородность таких параметров, как листовая поверхность особи, площадь одного листа и число листьев на растении, достигается в средних членах ряда агрофитоценозов. В крайних благоприятных и крайних неблагоприятных условиях изменчивость фотосинтетического аппарата минимальна. Уровень гетерогенности ценопопуляции здесь падает: ценопопуляция складывается либо в основном особями высокого жизненного состояния, либо угнетенными. В промежуточных условиях гетерогенность ценопопуляции по вкладу ее особей в фотосинтезирующую поверхность сообщества возрастает. Уровень варьирования фотосинтетического усилия особей в этом ряду сообществ не менялся.

Темпы прохождения особями горца этапов онтогенеза в рассматриваемой группе агрофитоценозов были весьма близкими. В случайной выборке объемом в 224 особи 93.3% из них находились в фазе начала цветения и только 6.7% — в вегетативном состоянии. Возрастная структура ценопопуляции горца, таким образом, была однородной, тогда как по уровню жизненного состояния особей эта ценопопуляция отличалась значительной гетерогенностью. Л. Б. Заугольнова (1977) еще раньше подчеркивала, что возрастной спектр ценопопуляций устойчив, а жизненность особей (в частности при антропогенных воздействиях на ценоз) лабильна.

---

[4] Фотосинтетическое усилие вычислялось как доля общей биомассы растения, затраченной на формирование листьев.

Изменение степени неравноценности особей в ходе их онтогенеза

Степень неравноценности особей не может считаться раз навсегда заданным свойством той или иной ценопопуляции. На уровень ее выра- женности влияют как эколого-фитоценотическая обстановка, так и онто- генетическое состояние растений.

Наиболее удобным объектом для иллюстрации роли этого последнего фактора могут служить культурные растения в агрофитоценозах, у кото- рых при сортовой чистоте посева отсутствует генетический полиморфизм при мало выраженной мозаичности среды обитания. В посеве люцерны *Medicago sativa* первого года жизни учет параметров, которые характе- ризуют физиологическую структуру агрофитоценоза, производится в пяти 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 позволял привязывать данные о жизненном состоянии особей к выборкам особей однородного возрастного состояния.

Сопоставительный анализ полученных данных (табл. 3 и рис. 3) пока- зывает, что на разных этапах вегетации изменчивость основных фотосин- тетических параметров неодинакова. Основной параметр, который харак- теризует вклад отдельных особей в построение фотосинтетической поверх- ности агрофитоценоза — размер листовой поверхности особи, увеличивал варьирование в ходе онтогенеза. От фазы всходов к фазе генеративны особей его изменчивость возрастала примерно в 4 раза (от 33.2 до 120.1%). По данным Дональда (1964), индекс листовой поверхности остается ста- бильным на протяжении большей части периода роста растений. Эта зако- номерность подтвердилась во вторую половину вегетационного периода и в отношении изучаемого посева люцерны. Анализируя данные табл. 3, можно видеть, что такая стабилизация индекса листовой поверхности посева люцерны достигалась за счет сложения посева из различных по размеру листовой поверхности отдельных особей.

Увеличивалась в течение вегетационного периода вариабельность общего веса всех листьев особи. Нестабильны в течение вегетационного периода и коэффициенты вариации других параметров, но тенденция их изменения менее определенная. Вариабельность числа листьев на отдель- ной особи в онтогенезе постоянно высока, снижаясь только у имматурных особей. Фотосинтетическое усилие, вес и площадь одного листа менее изменчивы, максимальное значение их коэффициентов вариации дости- гается у имматурных и молодых вегетативных особей.

Онтогенетическая тактика

В характере изменчивости морфологических параметров проявляются некоторые общие закономерности. Одни параметры в ходе онтогенеза увеличивают свое варьирование (у люцерны — это размер листовой по- верхности и биомасса листьев), другие могут снижать изменчивость (такая тенденция проявляется у площади отдельного листа), а третьи сохраняют в течение онтогенеза неопределенную изменчивость (число листьев на растении). В этих феноменах совершенно определенно проявляется онто- генетическая тактика не только особи в целом, но и отдельных ее струк- турных частей. Приспосабливаясь к жизни в условиях сообщества, цено- популяции растений вырабатывают определенный уровень изменчивости особей как форму тактики, которая может обеспечить им наиболее полную реализацию онтогенетической программы.

Онтогенетическая программа роста и репродукции каждой отдельной особи в условиях фитоценоза может рассматриваться как стратегия онто- генеза. Она реализуется через широкий набор онтогенетических тактик. Дифференциация особей по их жизненному состоянию является одной из форм онтогенетической тактики.

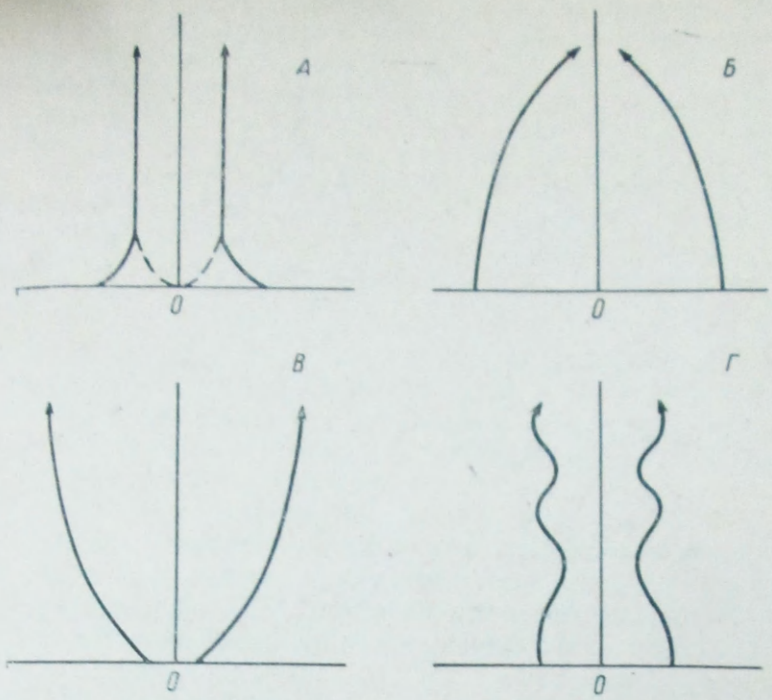

Рис. 4. Типы онтогенетической тактики.

А — тактика стабилизации, *Б* — тактика конвергенции, *В* — тактика дивергенции, *Г* — неопределенное варьирование.

Теоретически можно представить существование четырех типов онтогенетической тактики, которые в равной степени отражают тенденции в уровне варьирования как отдельных морфологических параметров, так и особей в целом. Первый тип онтогенетической тактики — тактика стабилизации, в ходе которой изменчивость того или иного морфологического параметра стабилизируется на определенном уровне (рис. 4, *А*). Второй тип — тактика конвергенции, в процессе реализации которой уровень варьирования параметра падает (рис. 4, *Б*). Третий тип — тактика дивергенции, состоящая в увеличении варьирования признака (рис. 4, *В*). Четвертый тип — неопределенные изменения амплитуды варьирования параметра (рис. 4, *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 онтогенетическую тактику особи 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 и дифференциации особей в фитоценозах (Сочава, 1926; Успенская, 1929; Сукачев, 1953, и др.). Формулируя некоторые «правила» морфогенеза растений, оцениваемые коэффициентом вариации (влияние биологических и экологических свойств вида, усиливающее действие повышенной плотности стояния особей и высокого плодородия почвы, нивелирующее действие возраста), В. Н. Сукачев (1953, с. 73) указывал на многие случаи отклонения от них реальных значений коэффициента. При этом он писал: «чем объясняются эти отклонения от указанных правил — пока не известно». Предлагаемые модели онтогенетической тактики в определенной степени заполняют этот пробел.

При использовании моделей онтогенетической тактики возникает необходимость в синтетическом критерии, который позволял бы оценивать жизненное состояние особи как единого цельного организма. Изучая морфогенез подроста ряда хвойных древесных пород методом факторного анализа, мы пришли к заключению, что морфогенез особи отличается

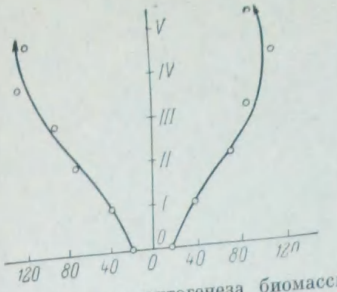

Рис. 5. Тактика онтогенеза биомассы особей *Medicago sativa* L.

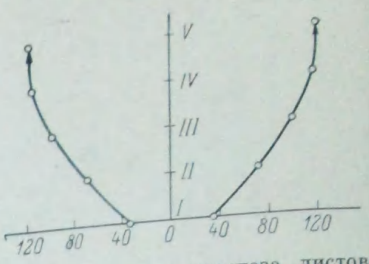

Рис. 6. Тактика онтогенеза листовой поверхности особей *Medicago sativa* L.

Здесь и на рис. 6 *на оси абсцисс* — коэффициент вариации V, % (симметрично); *на оси ординат* — возрастное состояние люцерны.

высоким уровнем целостности и поэтому может быть описан всего двумя основными параметрами, характеризующими рост особи и состояние ее фотосинтезирующей поверхности (Злобин, 1975). У люцерны этим параметрам соответствуют биомасса и размер фотосинтезирующей поверхности особи.

Анализ тенденций варьирования морфологических параметров — ключевых для определения жизненного состояния особей — у люцерны показывает, что биомасса особи (рис. 5) (как наиболее обобщенный показатель ее жизненного состояния) в ходе онтогенеза формируется в соответствии с тактикой дивергенции. Тактика дивергенции выступает здесь как модель широко известного биологам явления дифференциации особей при «самопрореживании» ценозов. Чем старше особи, складывающие ценопопуляцию, тем в большей степени они отличаются друг от друга по биомассе.

Листовая поверхность особей люцерны (рис. 6) также имеет тенденцию к дивергенции в процессе перехода особей из одного возрастного состояния в другое. Чем старше особи в ценопопуляции, тем в большей степени они отличаются друг от друга по размеру фотосинтетической поверхности. В условиях одновидового посева — агрофитоценоза — тактика дивергенции, очевидно, является наиболее выгодной для вида. Она позволяет виду полнее использовать все ресурсы экотопа за счет наибольшего заполнения жизненного пространства биомассой. Общеизвестное явление листовой мозаики — результат аналогичной тактики дивергенции размеров листовых пластинок.

Тактика стабилизации, как можно судить, реализуется прежде всего по весу семян растений (Harper et al., 1970). Постоянство веса семян, характерное для анемохоров и зоохоров, — единственный и наилучший способ для реализации общей репродуктивной стратегии вида.

В естественных растительных сообществах с их сложной пространственной структурой тактика дивергенции уже может утратить свою оптимальность, и тогда она сменяется тактикой конвергенции. Так, В. С. Ипатов (1967, 1968—1970) обнаружил уменьшение асимметрии и вариабельности кривых распределения диаметра стволов при увеличении возраста древостоя, что указывает на тактику конвергенции господствующей в лесонасаждении древесной породы и снижение гетерогенности состава ее ценопопуляции. Аллисон (Allison, 1964) выявил снижение варьирования листовой поверхности особей в посеве кукурузы по фазам роста, а Е. Л. Любарский и В. И. Полуянова (1975) — снижение коэффициентов варьирования для ряда морфологических параметров лютика ползучего. Ньюбери и Ньюман (Newbery, Newman, 1978) обнаружили конвергенцию размеров луговых растений в смешанном посеве в условиях вегетационного опыта. Можно предположить, что тип онтогенетической тактики зависит от фито-

ценотических условий и принадлежности вида к определенному фитоценотипу. Но по этому вопросу необходимы дальнейшие исследования.

Тактика дивергенции — основная причина возникновения неравноценности особей в ценопопуляциях растений. Набор онтогенетических тактик является конкретным выражением «индивидуально-физиологического аппарата» (Завадский, 1968), который поддерживает популяцию вида в оптимальном для данного фитоценоза состоянии. Разнообразие форм онтогенетических тактик позволяет виду оптимизировать условия жизнедеятельности отдельных особей в одних фитоценотических условиях путем процесса их дифференциации, а в других — унификации.

Заключение

Выявление неоднородности особей по жизненному состоянию и неравноценности их участия в построении структуры растительных сообществ — важный в теоретическом и практическом отношениях факт. Условия жизни в сообществе определяют онтогенетическую тактику особей. В то же время в силу обратной связи позиция вида в фитоценозе оказывается результатом онтогенетической тактики его особей и как следствие уровня неравноценности особей в ценопопуляции. Ценоячейки в качестве элементов структуры фитоценозов из-за неравноценности жизненного состояния формирующих их особей оказываются неадекватными.

В определении общей продуктивности агрофитоценозов играют роль не только вид и сорт возделываемой сельскохозяйственной культуры, но и продуктивность отдельных складывающих его особей. В случае их неравноценности по жизненному состоянию и морфоструктуре урожай может значительно снизиться, поэтому уровень гетерогенности ценопопуляций культурных растений по жизненному состоянию особей должен рассматриваться как важный показатель состояния и потенциальной продуктивности агрофитоценозов. При выращивании сельскохозяйственных растений рассчитывают на формирование посева из равноценных особей высокого жизненного состояния как основу для получения большого урожая. Стремление к этой цели подчас так велико, что неоднородность растений в посеве как фактор урожая остается вне поля зрения практики. Актуальнейшая задача агрономии — снизить уровень варьирования растений в агрофитоценозах, найти технологические возможности для реализации растениями тактики конвергенции, овладеть способами получения посевов, физиологическая структура которых складывается особями высокого жизненного состояния.

ЛИТЕРАТУРА

Агаев М. Г. 1978. Онтогенетическое реагирование однолетних растений на популяционную плотность. Бот. ж., 63, 11.

Беклемишев В. Н. 1960. Пространственная и функциональная структура популяций. Бюл. МОИП, отд. биол., 65, 2.

Бельская Т. Н. 1949. Методика изучения возрастных изменений у растений по морфологическим признакам.

Берман Д. И., Б. Я. Виленкин. 1975. Некоторые принципы исследования сообществ. В кн.: Количественные методы в экологии и биоценологии животных суши. Л.

Вернадский В. И. 1978. Живое вещество.

Гордягин А. Я. 1907. Биометрические исследования над *Chrysanthemum sibiricum* DC. Тр. общ. естествоисп. при Казанск. унив., 40, 5.

Горохова Л. А. 1975. Морфологическая структура ценопопуляций пойменно-луговых злаков. В кн.: Структура ценопопуляций. Казань.

Дональд С. 1964. Конкуренция за свет у сельскохозяйственных культур и пастбищных растений. В кн.: Механизмы биологической конкуренции. М.

Ермакова И. М. 1976. Жизненность ценопопуляций и методы ее определения. В кн.: Ценопопуляции растений (Основные понятия и структура). М.

Завадский К. М. 1961. Учение о виде. — 1968. Вид и видообразование.

Заугольнова Л. Б. 1977. Анализ ценопопуляций как метод изучения антропогенных воздействий на фитоценоз. Бот. ж., 62, 12.

Злобин Ю. А. 1975. Факторный анализ параметров морфогенеза подроста древесных пород. Лесной журнал, 1. — 1976. Оценка качества ценопопуляций подроста древесных пород. Лесоведение, 6.
Ипатов В. С. 1966. О понятии фитоценоз и элементарной ячейке общественной жизни растений. Вестн. ЛГУ, отд. биол., 15. — 1967. Некоторые аспекты общественной жизни растений. Вестн. ЛГУ, отд. биол., 15, 3. — 1968, 1969, 1970. Дифференциация древостоя. I—III. Вестн. ЛГУ, отд. биол., 21, 15, 3.
Любарский Е. Л. 1975. Принципы и методы исследования морфоструктуры ценопопуляций. В кн.: Структура ценопопуляций. Казань.
Любарский Е. Д., В. И. Полуянова. 1975. О сезонной динамике морфоструктуры ценопопуляций лютика ползучего. В кн.: Структура ценопопуляций. Казань.
Ниценко А. А. 1973. Структура растительного покрова и ее изучение. Тр. Пятигорск. биол. инст., 22.
Работнов Т. А. 1945. Биологические наблюдения на субальпийских лугах Северного Кавказа. Бот. ж., 30, 4. — 1950. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах. В кн.: Геоботаника, 6. М.—Л. — 1977. Гетерогенность состава ценопопуляций, значение ее для изучения экологии и фитоценологии. В кн.: Высокогорная экосистема Казбеги. Москва—Тбилиси.
Ригер Р., А. Михаэлис. 1967. Генетический и цитогенетический словарь.
Сочава В. Б. 1926. Опыт фитосоциологического анализа взаимодействия между индивидами некоторых луговых растений. Ж. Русск. бот. общ., II, 1—2.
Сукачев В. Н. 1910. О растительной формации. Избр. тр., 3. — 1915. Введение в изучение растительных сообществ. — 1941. О влиянии интенсивности борьбы за существование между растениями на их развитие. ДАН СССР, 30, 8. — 1953. О внутривидовых и межвидовых взаимоотношениях среди растений. Бот. ж., 38, 1.
Тимофеев-Ресовский Н. В. 1958. Микроэволюция. Элементарные явления, материал и факторы микроэволюционного процесса. Бот. ж., 43, 3.
Уранов А. А. 1977. Вопросы изучения структуры фитоценозов и видовых ценопопуляций. В кн.: Ценопопуляции растений. Развитие и взаимоотношения. М.
Уранов А. А., О. В. Смирнова. 1969. Классификация и основные черты развития популяций многолетних растений. Бюл. МОИП, отд. биол., 74, 1.
Успенская Л. И. 1929. К вопросу о влиянии интенсивности жизненного состязания между растениями на их развитие. Зап. Ленингр. с.-х. инст., 5, 4.
Харпер Д. 1964. Некоторые подходы к изучению конкуренции у растений. В кн.: Механизмы биологической конкуренции. М.
Allison J. C. S. 1964. Leaf area homeostasis in maize. Nature, 4915 : 215.
Harper J. L., P. H. Lovell, K. G. Moore. 1970. The shapes and sizes of seeds. Ann. Rev. Ecol. and Syst., 1.
Negri G. 1970. The fundamental ecological units in plant geography. Webbia, 25, 1.
Newbery D. Mc., E. I. Newman. 1978. Competition between grassland plants of different initial sizes. Oekologia, 33, 3.

Ульяновский сельскохозяйственный институт.

Получено 29 XII 1978.

SUMMARY

The prerequisites for origin of unequivalence of the individuals in plant coenopopulations and the forms of its displaying is considered. A concept of ontogenetic tactics as means of realization of the strategy of ontogeny in phytocoenotical conditions is introduced. The models of types of ontogenetic tactics allowing to estimate variability and differentiation of the plant species on equal grounds are proposed.