Реальная и потенциальная продуктивность злаковых сообществ

Н. В. ПЕШКОВА

ИЗДАТЕЛЬСТВО УРАЛЬСКОГО УНИВЕРСИТЕТА

Н. В. Пешкова

Реальная и потенциальная продуктивность злаковых сообществ

ИЗДАТЕЛЬСТВО УРАЛЬСКОГО УНИВЕРСИТЕТА
1987

УДК 633.2

Печатается по постановлению редакционно-издательского совета Издательства Уральского университета

Пешкова Н. В. Реальная и потенциальная продуктивность злаковых сообществ.
Свердловск: Изд-во Урал. ун-та, 1987. 136 с.

Приведены результаты анализа связи уровня продуктивности дикорастущих злаковников Нижнеобского Севера с плотностью стеблестоя и мощностью побегов, а также связи между компонентами разнотравно-вейниковых лугов. Рассмотрена связь величины урожая яровой и озимой пшеницы с плотностью и другими признаками агроценопопуляции. Установлена идентичность популяционных регуляторных механизмов уровня продуктивности дикорастущих и культурных злаковников. Предложены способы оценки потенциального уровня продуктивности и степени его реализации.

Для луговедов, геоботаников, экологов, агрономов.

Научный редактор доктор биологических наук, профессор Н. Н. ДАНИЛОВ.

Рецензенты: лаборатория промышленной ботаники Уральского университета; кандидат биологических наук В. П. ВОРОТНИКОВ, кандидат сельскохозяйственных наук И. А. МАКАРЕНКО.

П $\frac{3803030202-46}{182(02)-87}$

©Издательство Уральского университета, 1987

* Введение *

Злаковые сообщества занимают на земном шаре 3 057 986 тыс. га [251]. Многие корневищные злаки доминируют в составе луговой, плотнокустовые — в составе степной растительности умеренного пояса. Даже в пустынных областях злаки играют очень существенную роль в растительном покрове [248]. Однолетние и одно-двулетние злаки широко представлены в культуре (хлебные злаки) и в составе засорителей посевов, а также на нарушенных участках.

Благодаря способности быстро осваивать свободную площадь, злаки часто выступают в качестве важнейших ценозообразователей в ходе первичных (аллювиальные серии) и вторичных («отравянивание» тундры, зарастание вырубок) сукцессий. Еще А. Миддендорф (цит. по [9]) наблюдал процесс «отравянивания» тундры на Таймыре, где на холмах у песцовых нор или на старых стойбищах ненцев разрастался густой, пышный покров из лисохвоста, щучки, овсяницы и других злаков. На фактории Хадыта (южный Ямал) олуговение тундрового участка под влиянием интенсивного вытаптывания произошло не менее чем за 10 лет. И в арктических районах Канады на участках, нарушенных береговыми оползнями, тоже менее чем за 10 лет формируется сомкнутый травостой из аборигенных видов, причем очень велика ценозообразующая роль злака *Arctagrostis latifolia* [203].

Как указывает Н. Н. Цвелев [127], к семейству злаков — наиболее важному в хозяйственном отношении семейству цветковых — принадлежит около 500 родов и 8000 видов, распространенных почти по всей суше земного шара — за исключением территорий, покрытых ледниками, и некоторых участков пустынь. На лугах СССР более или менее существенную ценозообразующую роль приписывают [48] 25—30 родам злаков, имеющим хозяйственное значение (виды сенокосного и пастбищного использования).

Широко культивируются зерновые (пшеница, рис, кукуруза, ячмень, рожь, овес) и крупяные (просо, сорго) злаки. Ф. Х. Бахтеев [8] отмечал, что пшеница — главный хлеб человека в Европе, Америке, Австралии, отчасти в Азии и Африке; на втором месте после пшеницы стоит рис. Пшеница, рис и кукуруза — «три основных хлеба человечества» [56, с. 42].

Виды злаков отличаются друг от друга по продолжительности жизненного цикла (однолетние, одно-двулетние, многолетние), способам размножения (семенное и вегетативное), биоморфологии,

типам эколого-ценотических стратегий. Именно поэтому они являются вполне представительным объектом популяционных и ценологических исследований, результаты которых, ввиду хозяйственной ценности злаков и широкого распространения их в культуре, могут иметь большое практическое значение.

Задача наших исследований заключалась в том, чтобы выявить механизмы популяционного и ценотического контроля уровня продуктивности злаковых сообществ. Поскольку важно было установить, подчиняются ли общим закономерностям дикорастущие и культурные злаковники, исследованиями были охвачены не только естественные луговые сообщества, но также посевы яровой и озимой пшеницы. В методическом плане мы в первую очередь стремились обеспечить репрезентативность анализируемого материала (учеты были проведены примерно на 3000 площадок по 0,1 $м^2$) и максимальную полноту использования разрешающей способности статистических методов обработки цифрового материала (в том числе — в нетрадиционных аспектах).

Характеристику исследуемых видов дикорастущих злаков представим на основе таких фундаментальных изданий, как «Злаки СССР» Н. Н. Цвелева [127], «Флора северо-востока европейской части СССР» [123], а также по некоторым другим источникам [122]. Объектами наших исследований были следующие виды, образующие чистые заросли или доминирующие в составе разнотравно-злаковых сообществ.

Арктофила рыжеватая — ***Arctophila fulva*** (Trin.) Anderss. Монотипный род. Многолетнее растение высотой до 80—100 см с длинными ползучими подземными побегами. Циркумполярный арктический вид, отличающийся очень большим полиморфизмом. Играет существенную роль в сложении растительного покрова тундровой зоны. По Оби довольно далеко проникает в лесную зону. Обычно арктофила формирует несколько разреженные травостои [7], но иногда образует и довольно сомкнутые — с проективным покрытием 65—70% [45]. Одно из лучших кормовых растений — хороший корм для водоплавающей птицы, пастбищное кормовое растение северного оленя (также и в зимний период). Сохраняет высокую питательную ценность даже в фазе плодоношения. Рекомендуется для введения в культуру в наиболее северных районах СССР.

Бекмания восточная — ***Beckmannia syzigachne*** (Steud). Fern. Обычно двулетнее густодерновинное растение без ползучих подземных побегов, распространенное во внетропических странах Евразии и Северной Америки. Для многих районов считается заносным, часто расселяется орнитохорным путем [170]. Способно к быстрой экспансии, что можно было наблюдать на фактории Хадыта (появление инвазионных популяций). До цветения — хорошее пастбищное и сенокосное растение. В условиях Якутии достигает высоты 100—150 см, рекомендуется для подсева на улучшаемых лугах.

Вейник Лангсдорфа — ***Calamagrostis purpurea ssr. langsdorffii*** (Link.) Tzvel. Очень сложный комплекс апомиктических форм. Растение с длинными ползучими подземными побегами — более длинными, чем у номинального подвида. Эдификатор пойменных крупнозлаковых лугов. Дает высокие урожаи сена, но после цветения—низкого качества, быстро грубеет. В поймах Оби и Иртыша несколько десятилетий назад урожай сена составлял 50—62 ц/га с долей вейника в нем 97—98% [6]. В книге «Луга Якутии» [64] указывается, что наиболее характерны луга из вейника Лангсдорфа для пойм, так как этот вид представляет собой типичное длиннокорневищное растение, приспособленное к условиям длительного затопления и ежегодного отложения наилка. Как было отмечено Т. А. Работновым [91], вейник Лангсдорфа на дренированных участках развивает удлиненные корневища, а в условиях ослабленного дренажа формирует небольшие кочки. Вейник Лангсдорфа — представитель политипического рода. Род *Calmagrostis* содержит 150—200 видов, которые распространены повсюду, за исключением значительной части африканского континента (в тропических странах встречаются преимущественно в горных районах).

Двукисточник тростниковидный — ***Phalaroides arundinacea*** (L.) **Rausch.** Монотипный род, политипический вид. Многолетнее растение высотой до 200 см, с длинными ползучими подземными побегами. Эдификатор двукисточниковых крупнозлаковых лугов. Очень ценное кормовое растение, способное дать 2—3 укоса в сезон. В пойме р. Вычегды двукисточниковые луга в среднем имеют урожайность 30—35 ц/га [52]. В поймах Оби и Иртыша двукисточник формирует не менее 96% надземной биомассы двукисточниковых лугов, продуктивность которых — 53—102 ц/га [6]. На Павловском пойменном сортоучастке (юг Воронежской области) в благоприятные по осадкам годы двукисточник давал урожай сена до 141,5 ц/га [81]. Двукисточник тростниковидный широко распространен во внетропических странах северного полушария и в Южной Африке.

Кострец Пампэлла — ***Bromopsis pumpelliana*** (**Scribn.**) **Holub.** Гипоарктический сибирско-американский вид, заслуживающий широкого введения в культуру. Представитель политипического рода — род ***Bromopsis*** содержит 50 (в. СССР — 15) видов, которые распространены почти во всех внетропических странах обоих (но преимущественно северного) полушарий и отчасти в горных районах тропиков.

Лисохвост луговой — ***Alopecurus pratensis*** **L.** Широко распространенный бореальный вид. Предпочитает влажные, хорошо аэрируемые, достаточно плодородные почвы. Обычно растет в поймах рек, но встречается и на материковых лугах, а также в разреженных лесах. Давно введен в культуру (входит в состав травосмесей для сеяных лугов).

Тростянка овсяницевая — *Scolochloa festucacea* (Willd.) Link. Монотипный род. Многолетнее растение высотой до 200 см, с длинными ползучими подземными побегами. Характеризуется довольно широким, но спорадическим распространением в лесной зоне Евразии и Северной Америки. До цветения — сенокосное растение среднего качества; дает около 50 ц/га сена, составляя 99% продукции сообщества [6]. Чистые или почти чистые заросли тростянки высотой до 160 см — наиболее ранняя стадия луговой растительности на месте обсыхающих озер в аласах и старичных озер в поймах рек Якутии [64].

Эколого-биоморфологическая схема классификации крупнозлаковых лугов Якутии [64] предусматривает отнесение вейниковых лугов, в зависимости от условий их местопроизрастания, к двум разным группам. Во-первых, вместе с двукисточниковыми лугами они входят в состав группы средневлажных крупнозлаковых корневищных и рыхлокустовых лугов. Во-вторых, вместе с арктофиловыми, бекманиевыми, тростянковыми сообществами они могут входить в состав группы переувлажненных корневищных лугов. Переувлажненные вейниковые луга в Якутии дают до 50 и более ц/га сена, бекманиевые — 15—40 ц/га, арктофиловые — 40—60 ц/га в благоприятных и 10—15 ц/га в неблагоприятных условиях.

И. С. Хантимер [124] объяснял постоянство состава вейниковых лугов поймы р. Печоры их слабым хозяйственным использованием. На Нижнеобском Севере вейник Лангсдорфа, по наблюдениям М. К. Барышникова [6], образует почти чистые травостои, обычно приуроченные к повышенным, хорошо дренируемым супесчаным гривам около проток и к прирусловым гривам основного русла. Двукисточник в этом районе относится к числу видов ограниченного распространения, но «заросли его бывают настолько густы и высоки... что вытесняют всякую иную растительность» [6, с. 43]. В поймах рек Лены и Колымы двукисточник также образует густые и высокие заросли, которые рассматривают [64] как одну из наиболее ранних стадий зарастания молодого песчаного аллювия.

Наши исследования дикорастущих злаковников были выполнены на Нижнеобском Севере — на протоках и двух притоках (Хадыта, Полуй) Оби. Как отмечал М. К. Барышников [6, с. 32], «первое, что поражает исследователя обской долины в ее нижнем отрезке, — это обилие здесь так называемых естественных лугов». Р. А. Дыдина [37, с. 159] констатировала: «Река Обь — единственная река Советского Союза, в пойме которой еще сохранились большие площади естественных заливных лугов».

Обследованные нами участки находились в разных зонах и подзонах. На берегу протоки Нартыгорт (северная тайга — обь-иртышские формации лиственнично-еловых и елово-лиственничных лесов [46]) в 1980 г. были проведены учеты на хвощово-двукисточниковом лугу, в чистых зарослях двукисточника и тростянки овсяницевой.

В том же году были обследованы заросли арктофилы с ортотропными и плагиотропными побегами на берегу протоки Ямбура (ямало-гыданско-западнотаймырская подпровинция субарктических тундр [3], вейниковый и хвощово-вейниковый луг в нижнем течении р. Полуй на территории, предварительно намеченной в 1979 г., когда таже были проведены учеты. Отрезок долины Полуя, на котором был собран материал по вейниковым лугам (40—50) км ниже пос. Янгиюган), относят к зоне лесотундры [26] или к правобережному подокругу полосы лесотундровых редколесий [46]. В зоне лесотундры был обследован также полевицево-бекманиевый луг на берегу протоки Шамапосл близ г. Лабытнанги. Стационарные (1973—1980, 1984) и маршрутные исследования были выполнены в пойме р. Хадыты (нижнее и среднее течение), в ямало-гыданско-западнотаймырской подпровинции субарктических тундр [3]. Рассматривая пойму р. Хадыты, И. С. Ильина [44, с. 189] пишет: «В составе рядов растительных сообществ здесь много общего с дельтой и низовьями Оби».

Поскольку луговые сообщества пойм характеризуются относительной интразональностью, мы не стремились проводить учеты строго в пределах одной зоны и, наоборот, пытались охватить все зоны, представленные на Нижнеобском Севере. Имея в виду, что максимальная реальная продукция достигается при оптимальной структуре сообщества и плотности ценопопуляций основных ценозообразователей, для проведения учетов мы отбирали участки наиболее высокопродуктивные, с проективным покрытием 80—100%. Варьирование, вносимое пространственной и разногодичной изменчивостью, сделало анализируемый материал пригодным для обобщения.

В среднем течении р. Хадыты арктофила встречается не часто и формирует чистые, довольно густые заросли на озерных мелководьях (оз. Взлетное на фактории Хадыта) и периодически затопляемых берегах озер. В нижнем течении она является пионером зарастания песчаного аллювия и представлена разреженными зарослями с ортотропными побегами. В устье р. Хадыты, по берегам Воронковского сора и близлежащих проток (Ямбура) арктофила господствует на илисто-песчаных и песчаных наносах. Здесь очень хорошо прослеживаются стадии формирования арктофиловых сообществ. Интенсивному вегетативному размножению способствует деятельность воды (подъем и спад паводковых вод, волнобой). Благодаря ей, во-первых, хрупкие в узлах длинные плагиотропные побеги распадаются на части и, во-вторых, эти части и даже целые побеги, непрочно прикрепленные к рыхлому субстрату, перемещаются на незаселенные участки. В конце лета можно видеть сформировавшиеся за один вегетационный период молодые клоны, представляющие собой сеть радиально расходящихся плагиотропных побегов, укорененных в узлах. Предельная скорость роста плагиотропных побегов арктофилы — до 1,5—2 м за 30—50 дней затопления; эта

оценка, полученная в условиях Якутии [64], как прикидочная может быть принята и для Хадыты. По крайней мере, именно таков преобладающий там радиус молодых клонов. В «Лугах Якутии» [64, с. 81] отмечено, что «ценозы арктофилы имеют различный облик и строение в зависимости от условий произрастания» (в основном от режима поемности), но сукцессионный смысл этому явлению не был придан. Между тем арктофила — пионер очень четко выраженной аллювиальной серии, в которой она играет роль единственного ценозообразователя на первых трех стадиях формирования травяного покрова. Первая стадия, описанная выше, — образование единичных клонов, разбросанных по обнаженному субстрату. Вторая стадия — разрастание клонов, представленных быстрорастущими мощными плагиотропными побегами, вплоть до смыкания клонов друг с другом и формирования сплошных зарослей арктофилы. И, наконец, третья стадия, связанная с одновременным возрастанием плотности стеблестоя до экотопически допустимого предела и снижением водообеспеченности экотопа (ослабление поемности по мере удаления от линии уреза воды), — переход от плагиотропного стеблестоя к более адекватному новым условиям ортотропному. На стадии ортотропного стеблестоя в сообщество начинает внедряться бекмания восточная, и через несколько последующих стадий (бекманиево-арктофиловые — арктофилово-бекманиевые — бекманиевые заросли) этот ряд формирования травянистой растительности приходит к полевицево (*Agrostis stolonifera*)-бекманиевой стадии.

При анализе популяционного контроля уровня продуктивности нами рассмотрены следующие стадии этого ряда: заросли арктофилы с плагиотропными побегами; заросли арктофилы с преобладанием ортотропных побегов; заросли арктофилы с ортотропными побегами; арктофилово-бекманиевые заросли; полевицево-бекманиевый луг.

Кострец Пампэлла, широко распространенный на песчаном новейшем аллювии в среднем течении р. Хадыты, также характерен для ранних стадий сукцессии — ряда, который приводит к формированию вейниковых лугов. Пижмово-хвощово-кострецовый луг был объектом анализа разногодичной изменчивости структуры запаса надземной биомассы, а вейниковые и разнотравно-вейниковые луга были основным объектом исследований, результаты которых рассматриваются во всех разделах работы, посвященных дикорастущим злаковникам. Тростянковые заросли и разнотравно-лисохвостовый луг на обследованной территории были обнаружены каждый в виде единственного участка — так же, как и двукисточниковый луг на Хадыте.

Таким образом, исследованиями были охвачены виды, являющиеся основными ценозообразователями на разных стадиях сукцессии, а также представителями монотипных и политипических родов.

Изучены популяции как в пределах типичного ареала (кострец, вейник, арктофила; двукисточник на берегу протоки Нартыгорт), так и на северном пределе распространения (двукисточник и лисохвост на Хадыте), а также инвазионные популяции (бекмания на фактории Хадыта; тростянка). Посевы яровой и озимой пшеницы были обследованы в 1981—1983 гг. в трех передовых хозяйствах Горьковской области: учхозе «Новинки», колхозе «Крестьянин» Богородского района (светло-серые лесные почвы) и колхозе «Красный Маяк» Городецкого района (дерново-подзолистые почвы).

В ходе учетов ограниченно-случайным или (в отдельных специальных случаях) систематическим способом были заложены серии из 16—120 раункиеровских площадок (круг площадью 0,1 м^2).

На лугах образцы отбирали в период максимального сезонного запаса надземной биомассы, до начала массового отмирания нижних листьев. Отдельные листья, уже затронутые процессом отмирания, но еще содержащие участки живых зеленых тканей, относили к биомассе (их масса все равно уложилась бы в ошибку оценки). Такой подход используют и другие исследователи [254]. Первичная обработка образцов включала разделение надземной биомассы по видам или группам видов. У злаков подсчитывали число побегов без подразделения на вегетативные и генеративные (оценка биомассы в общем, т. е. валовой продукции вида, этого не требовала). В чистых или условно приравниваемых к ним зарослях одного вида злаков незначительную примесь других компонентов учитывали методом «сборного образца», т. е. не по отдельным площадкам, а для выборки в целом. Разобранная таким образом надземная (срезанная на уровне поверхности почвы) биомасса помещалась для высушивания в марлевые мешочки. При отборе образцов в посевах пшеницы растения не срезали, а выкапывали или выдергивали. В процессе первичной обработки подсчитывали число растений, общее число побегов и число продуктивных побегов. Побеги с колосьями подгона, которые к моменту уборки (завершению жизненного цикла особи) не успевают не только дать урожай, но даже зацвести, относили к непродуктивным. Вегетативную фитомассу отделяли от корней и колосьев и сушили в марлевых мешочках. Продуктивные (содержащие хотя бы одно зерно) колосья высушивали в бязевых мешочках и обмолачивали вручную (во ибежание потерь зерна). Число зерен на каждой площадке определяли прямым пересчетом. Соотношение урожая зерна и запаса вегетативной фитомассы, озерненность колоса, массу 1000 зерен определяли также для каждой площадки путем деления соответствующих показателей. В таблицах для всех обследованных сообществ биомасса приведена в воздушно-сухом состоянии (взвешивание с точностью до 0,1 г).

Собранный материал был обработан статистически [62, 74, 99]. Логической основой интерпретации результатов обработки получен-

ного материала послужили идеи Б. С. Ястремского [140—142] — в первую очередь, его представления об уровнях признака, об однородной и разнородной совокупности, о роли средней арифметической.

Хорошо известно, что естественный растительный покров очень динамичен, и в ходе сукцессии изменяется структура сообществ и их продуктивность. Существует взгляд на сукцессии как на популяционный процесс — результат динамики отдельных популяций растений [229]. С. С. Шварцем [134] был обоснован прогноз увеличения роли популяционных процессов в поддержании биоценотического равновесия в связи с усиливающимся антропогенным воздействием на биосферу, а Е. Л. Любарским [66] намечены основные направления в изучении ценопопуляций как компонентов агрофитоценозов.

Отрицательные последствия антропогенных влияний на биосферу и перспективы роста народонаселения Земли выдвигают в число важнейших проблему продуктивности популяций растений и животных [53]. Повышение уровня продуктивности дикорастущих злаковников и посевов хлебных злаков осуществляется (или может осуществляться) при неодинаковом соотношении естественных и антропогенных факторов контроля. Если в первую очередь ведущая роль принадлежит естественным факторам, а целенаправленное вмешательство (например, внесение удобрений, другие приемы поверхностного улучшения луга) носит только корректирующий характер, то во втором деятельность человека более многообразна, и роль ее несравненно выше. Над повышением продуктивности хлебного поля работают и селекционеры, и агрономы, и агрохимики, и фитопатологи —специалисты самых различных профилей. О таком комплексном подходе к изучению культурных растений, имея в виду непосредственное внедрение результатов в практику растениеводства, в свое время говорил Н. И. Вавилов [14]. Несмотря на ряд существенных различий между природными сообществами и агрофитоценозами, в равной степени необходимо знать потенциальный уровень их продуктивности —одну из важнейших характеристик любого сообщества.

Травянистая растительность пойм — удобный объект для анализа проблемы потенциальной продуктивности (в плане ее связи со структурой сообщества). Во-первых, пойменные экосистемы характеризуются очень высоким уровнем продуктивности, что особенно четко проявляется при сравнении продуктивности поймы и плакора в зонах тундры и пустыни. Как правило, пойменные экосистемы отличаются простотой состава и структуры и находятся на относительно ранних этапах сукцессионного процесса. Компоненты таких систем как раз обладают высокой скоростью роста и большой продуктивностью [225]. Известно, что пойменные луга урожайнее материковых [94]. Во-вторых, в поймах на сравнительно небольшом протяжении чередуются разные типы растительности, что облегчает проведение исследований сравнительного плана.

В глобальном масштабе поймы, занимающие 3% поверхности суши, дают 11% продукции [54], а по другим оценкам [126], и еще больше (не менее 30%). Одна из причин столь большого разрыва между относительной площадью пойм и их относительной продукцией — чрезвычайно благоприятный микроклимат, складывающийся в поймах (поемность, аллювиальность). На Севере очень велико отепляющее влияние реки: если в тундре (плакор) многолетнемерзлые породы даже в разгар лета залегают всего в 30 см от поверхности почвы, то в пойме сезонное оттаивание охватывает слой до 1,2—1,5 м и глубже. Не случайно продуктивность двукисточника в пойме заполярной Хадыты сопоставима с продуктивностью этого вида в поймах рек юга Воронежской области [81].

Как известно, годичный прирост надземной биомассы луговых сообществ практически равен ее максимальному сезонному запасу, что обусловлено эколого-биологическими особенностями луговых растений [32]. То обстоятельство, что столь отдаленные друг от друга участки (различия в продолжительности вегетационного периода, теплообеспеченности) в благоприятные годы обеспечивают рекордно высокий (более 100 ц/га в воздушно-сухой биомассе) уровень продуктивности, говорит об огромной потенциальной продуктивности пойм. Совпадение оценок величины годичного прироста надземной биомассы быстрорастущих видов, относящихся к разным биоморфам (злак двукисточник, древовидный кустарник ива шерстистопобегая), но представленных каждый чистыми зарослями, может рассматриваться как доказательство реальности существования изменяющегося по годам верхнего предела уровня продуктивности, климатически обусловленного и общего для определенной территории.

Понятию потенциальной продуктивности не дано четкого и однозначного определения. Если физиологи растений говорят о потенциальной продуктивности фотосинтеза, ресурсоведы — о потенциальной производительности угодий [97], то геоботаники — о потенциальной продукции [16]. Г. Вальтер [16, с. 158] заметил: «Мы говорим о потенциальной продукции, так как на обширных территориях континентов естественный растительный покров разрушен человеком и поэтому реальная первичная продукция сейчас меньше». В поймах естественный растительный покров из-за его водоохранной и берегоукрепительной роли в основном сохраняется, так что потенциальная продуктивность в том смысле, который придает ей Г. Вальтер, в пойменных экосистемах достигается. Однако в понятие потенциальной продуктивности вкладывается и иной смысл.

Характерное для современного этапа развития экологии и биогеоценологии стремление к высокому уровню генерализации (в зональном и глобальном масштабе), а также недостаточное осознание необходимости использовать для этих обобщений лишь вполне надежные частные оценки создали парадоксальную ситуацию. Так,

при наличии карт потенциальной продуктивности земного шара (первая из них была представлена Х. Литом в 1964 г.) определить потенциальную продуктивность конкретного сообщества или участка затруднительно из-за отсутствия четких методических разработок. Кроме того, в зависимости от степени конкретизации должны рассматриваться в качестве факториальных разные группы признаков: в масштабе зоны в первую очередь климатические (как это и делается [22, 38, 41]), в масштабе сообщества — структурные.

Потенциальная продуктивность в общем плане — это верхний возможный (в исключительно благоприятных погодных или экотопических условиях) предел уровня продуктивности сообщества. Эта величина в значительной мере условная, идеальная. Практическое значение имеет скорей оценка потенциального уровня по отношению к условиям конкретного года и вполне определенного участка. В этом случае имеет смысл и оценка расхождений между реальной и потенциальной продуктивностью, а также выяснение причин этого расхождения (повышенная гетерогенность среды с преобладанием неблагоприятных микроэкотопов, далекая от оптимальной плотность стеблестоя, пониженная мощность побегов и т. п.).

Реализация потенциального уровня продуктивности может происходить с эффектом загущения и без проявления его. С учетом этого положения под оптимальной продуктивностью мы понимаем такой ее уровень, который не создает противоречий между сообществом или популяцией как целым (высокая продуктивность) и их структурными элементами (отсутствие эффекта загущения). На примере вейниковых лугов показано [86], что в высокопродуктивные годы травостой выравнивается, а различия между микроучастками усиливаются в неблагоприятные годы, характеризующиеся низким уровнем продуктивности. Поскольку «естественный отбор стремится привести популяцию к оптимуму» [18, с. 345], а экологический оптимум — показатель, оцениваемый по плотности популяции [161], очевидно, что в оптимальных условиях и плотность близка к оптимальной.

Максимально допустимая условиями экотопа и года продуктивность достигается лишь в том случае, когда состав и структура сообщества способны ее обеспечить. Известно, что потенциальные возможности видов (а у культурных растений — и сортов) различны. Приведем схематический пример: одинаковая структура (рядовой посев) агрофитоценоза — систематическое родство (одно семейство — злаки) — одни и те же почвенно-климатические условия (один севооборот) — но какой разный выход продукции (хозяйственный и особенно биологический урожай) у кукурузы и пшеницы в каком-либо из основных районов их возделывания! Разные сорта той же яровой пшеницы существенно различаются между собой по отношению надземной фитомассы к подземной (это соотношение К. А. Куркин называет «коэффициентом продуктивности» [58]), что

обусловливает их неодинаковую реакцию на условия увлажнения и отражается на величине хозяйственного урожая. Она связана не только с биоморфологическими особенностями культуры, но и с режимом ценотических отношений в агрофитоценозе. Так, засорители посевов, часто вызывающие снижение урожая [40], не всегда играют только отрицательную роль. В частности, некоторые из них могут выступать в роли своеобразного «подгона» — так, как это бывает в природных сообществах. Например, в зарослях вейника Лангсдорфа и двукисточника на Нижнеобском Севере подгоном является хвощ полевой.

Природные и культурные злаковники, столь широко распространенные по всему земному шару и имеющие важнейшее экономическое значение, должны быть объектом самого тщательного анализа, особенно в плане изучения продуктивности и ее регуляторных механизмов.

*

Автор благодарит С. Л. Янкина за помощь в сборе материала (Хадыта, Полуй), В. А. Вокуева и А. М. Панина — за организацию транспортировки образцов, Ю. А. Злобина и Л. Ф. Семерикова — за ценные критические замечания, учтенные при подготовке рукописи к печати.

* * *

* Глава 1 *
Особенности клональных многолетников как объекта популяционных исследований

*

Многие растения существуют в виде клонов [49, 244, 247]. Согласно определению Э. Майра [68, с. 419], «клон — все особи, происшедшие в результате бесполого размножения от одной особи, возникшей в результате полового размножения». Клонообразующие виды в определенных ситуациях могут размножаться и семенами, и вегетативно [91, 195, 247]. Именно поэтому клонообразователей обходит «обычнейшая судьба растений в природных условиях — погибнуть, не достигнув репродуктивной зрелости» [266, с. 467]. Клоны очень долговечны и устойчивы в первую очередь благодаря сложной репродуктивной стратегии, в которой заложены дублирующие механизмы (половое и вегетативное размножение), разными способами и при разных затратах времени приводящие в принципе к одному результату. Как показано на примере представителей рода *Agropyron* [256], растения, развивающиеся из побега, уже имеют листья, а у проростков, возникших из семян, листья появляются лишь через 10—12 дней. Л. Г. Раменский, говоря о «большой жизнемощности вегетативного возобновления и разрастания», пояснял: «В общем конкурентная, или жизненная, мощность спор меньше, чем семян, а последних — меньше, чем более или менее крупных и дифференцированных вегетативных зачатков» [92, с. 9]; «возобновление из семян, спор и мелких разносных отводков имеет совершенно иное ценобиотическое значение, чем возобновление от корневищ» [93, с. 238].

Предполагают [155], что успех вегетативного размножения обусловлен взаимозависимостью побегов разных генераций внутри клона (поток углерода от более старых побегов к более молодым). Годичный прирост плагиотропного корневища длиннокорневищных растений — не менее 3—5 см [65]. Продолжительность жизни корней многолетнего корневищного злака *Dupontia fischeri* в тундровой зоне Аляски — 4—6 лет [249]. Именно на примере этого вида убедительно доказаны [217] преимущества клонального роста при вос-

становлении растительного покрова после зоогенных повреждений — к пострадавшим побегам происходит приток питательных веществ через общую корневую систему (в опыте изолированные побеги отрастали хуже). Средообразующее и ценозообразующее влияние клонов более явно, чем, например, аналогичное влияние ценопопуляции, представленной дискретными особями. Корневища и подземные ползучие побеги, пронизывая почву, могут держать под контролем всю занятую клоном площадь, а не отдельные («площадь индивидуума» — [12]) ее фрагменты. Если жизнедеятельность дискретной особи оказывает значительное влияние только на окружающее ее пространство, называемое [12] фитосферой, то «радиус индивидуальной активности» клона оценивается как расстояние между родительской особью и вегетативными потомками [113].

Подчеркивалось [188], что травянистые многолетние виды с мощным вегетативным размножением имеют большое значение во многих экосистемах благодаря способности формировать обширные одновидовые заросли с высоким уровнем стабильности в течение многих лет. Если в общем плане «заросли развиваются... в условиях, в которых не может существовать сообщество из большого числа видов» [23, с. 289], то заросли клональных видов сохраняют свою чистоту еще и вследствие экоценотических особенностей клонообразования.

Исключительно велика роль вегетативного размножения при освоении новых участков, а также при закреплении популяций в неустойчивых местообитаниях. В частности, ***Ammophila arenaria*** сохраняет свои позиции на подвижных песках благодаря способности формировать длинные ризомы [184]. Особенности определенных местообитаний благоприятствуют увеличению числа «потенциальных колонизаторов», которым свойственно именно вегетативное размножение [218].

Популяции некоторых видов злаковых сообществ поддерживаются исключительно за счет вегетативного размножения [235] — так, в районе наших исследований из числа изученных видов только бекмания успевает дать семена; арктофила, тростянка и двукисточник даже цветут не ежегодно, а у вейника Лангсдорфа, при ежегодном цветении, семена не вызревают. Но тенденция к переходу на вегетативное размножение усиливается и в условиях стабильных и из года в год остающихся благоприятными местообитаний [245].

Вегетативное размножение, при котором происходит разделение старых участков корневищ и отделение от них боковых ответвлений, задерживает наступление конечной стадии дегенерации (гибель особи), потому что дочерние отпрыски начинают существовать как самостоятельные растения [195].

Явных признаков старения у клональных многолетников не наблюдается [49, 179], но клоны все-таки стареют, хотя и чрезвычайно медленно [104]. С. Хаслам [180], ссылаясь на имеющееся в лите-

ратуре указание о том, что клон тростника может существовать более тысячи лет, а также на основе тщательного изучения структуры тростниковых зарослей допускает, что тростник способен поддерживать стабильность сообщества в течение столетий благодаря эффективному использованию ресурсов среды за счет того, что плотность постоянно находится на экотопически допустимом максимуме. Т. А. Работнов [91] на основе анализа литературных источников также пришел к выводу, что в природе могут существовать клоны возрастом в сотни лет и что для обнаружения у них признаков старения недостаточен период наблюдений даже в 100—300 лет.

Хотя «в изменяющейся природной среде оптимум существования для индивидов данной популяции постоянно передвигается в каком-либо направлении» [18, с. 345], «при вегетативном размножении перемена среды от одного поколения к другому сведена до минимума» [104, с. 112]. Среду, в которой последовательные поколения подвергаются давлению одних и тех же селективных сил, считают постоянной, несмотря на ее гетерогенность [241]. Если к этому постоянству среды и тому обстоятельству, что при вегетативном размножении «любой индивид весьма похож на любой другой индивид данного ряда поколений» [49, с. 104], подойти как к основным причинам, определяющим облик монодоминантных или чистых зарослей клонообразователей, других объяснений поражающей взгляд выравненности их может первоначально и не потребоваться.

С. П. Смелов, считая, что «клон выходит за пределы понятия особи и характеризуется своими закономерностями развития и отношения к окружающей биотической и абиотической среде» [104, с. 103], выделил у травянистых клональных многолетников период физиологических (почка — побег — куст) и фитоценотических (клон) связей.

Своеобразие клональных многолетников как компонента сообщества в том, что физиологические связи, являясь регулятором взаимоотношений побегов внутри клона, служат «подстраховочным» механизмом, обеспечивающим успех конкуренции с видами, представленными дискретными особями. Фитоценотические связи обусловливают роль популяционных и ценотических механизмов контроля использования ресурсов среды и, как следствие этого, в значительной степени определяют уровень продуктивности (накладывая на экотопический предел свои ограничения).

Изучение клональных растений имеет определенную специфику. В первую очередь трудности возникают при учетах плотности. Они связаны с тем, что вегетативные потомки надолго сохраняют связь с родительским растением, и неясно, с какого момента могут учитываться как особи [178]. К. А. Куркин и А. Р. Матвеев [60, с. 57] подчеркивают: «Признавая особи растений в качестве элементов ценопопуляций, необходимо вместе в тем учитывать неопределенность понятия «элемент» для особей вегатативно размножаю-

щихся видов». П. Грейг-Смит [30, с. 23] выделил практический аспект этой проблемы: «Даже если индивидуумы различимы, они могут и не представлять удобную единицу счета вследствие большой изменчивости размеров; примером могут служить дерновинные злаки, у которых более подходящей единицей является побег». Выражение «популяция побегов» применительно к злакам [179, 189, 232, 263], осоковым [163], травянистым двудольным стало вполне обычным.

Побег, розетка и т. п. входят в понятие модуля [247], вытекающее из архитектоники растений [265]. По отношению к клональным видам предпочтительнее термин «рамета», которым обозначается [100] структурная единица в пределах клона. Рамета — функциональная единица у вегетативно размножающихся растений, эффективная единица популяционной регуляции [246]. Показано [263], что обилие вида на единицу площади лучше оценивается числом рамет, чем числом генет; кроме того, динамика численности рамет более доступна пониманию, чем динамика числа генет. М. Хатчингс и Дж. Бакхэм [189] отмечали, что если побеги не являются физиологически независимыми единицами, то важно определить роль, которую они играют в развитии популяции, тем более что у вегетативно размножающихся растений при совместном произрастании взрослых особей и их рамет выделение основной популяционной единицы затруднено. Установлено [246], что при учете выживаемости кочкообразующих растений наиболее подходящая единица — побег, а не кочка. Экофизиологические параметры популяции, относимые к единице площади, не зависят от размера кочек, что показано [223] на примере расхода воды и фиксации углекислоты. Придавая очень большое значение отсутствию или весьма слабому проявлению конкуренции между побегами одного растения при вегетативном размножении, М. Хатчингс [188, с. 30] пишет: «Отсутствие изреживания — важный аспект эффективной системы утилизации и перераспределения ассимилятов в пределах целого растения, что может привести к развитию монотипных травостоев клональных многолетников».

При изучении клонообразующих многолетников неизбежно возникают следующие осложнения [177, 179, 263]:

1) возможное несовпадение числа «генетических» и «физиологических» единиц, так как эффективная физиологическая единица или особь может быть частью клона;

2) произвольность выделения физиологических единиц, поскольку раметы с трудом можно (и то не всегда) отличить от родительских особей.

Действительно, «в большинстве исследований пастбищных злаков учтена только плотность рамет (побегов), потому что после начала роста генеты невозможно различить даже с помощью раскопок корневых систем» [263, с. 863].

Тщательный генотипический анализ природных популяций ***Festuca rubra*** показал, что на одном и том же участке представлена мозаика генотипов [227]. Клоны этого вида, отдаленные друг от друга на расстояние чуть более 3 м, характеризуются 1%-ной вероятностью принадлежности к одному генотипу [176]. «Даже недавно возникшие... клоны вскоре, под давлением мутационного процесса, становятся гетерогенными смесями» [113, с. 182].

Подчеркивается [263], что если структура генет злаков не обусловливает объединение побегов в группы, то структура популяции генет не влияет на динамику популяции побегов. М. Хатчингс и Дж. Бакхэм [189] рассматривали конкуренцию между побегами одной особи как показатель низкого уровня приспособленности растения к занимаемому им местообитанию и считали, что в нормальных для роста и развития условиях конкуренция за ассимиляты и другие ресурсы между побегами у вегетативно размножающихся растений отсутствует, чем обусловлена более низкая изменчивость размеров побегов по сравнению с популяциями, образованными дискретными особями.

Мощность побегов снижается по мере возрастания порядкового номера генерации [104], а побеги разного возраста имеют неодинаковую скорость роста [232]. Особи одного и того же возраста показывают изменчивость, отражающую микромозаичность экотопа [195]. Дифференциация особей по размерам определяется отчасти распределением их по степени доминирования [258]. Обычно «смертность» у вегетативно размножающихся растений заключается в утрате листьев и старых побегов [256]. «Закон —3/2», описывающий процесс самоизреживания популяций видов с семенным размножением, к природным клональным популяциям неприложим [188].

У большого числа многолетних видов регуляция плотности осуществляется посредством увеличения или сокращения количества отпрысков, производимого особью при вегетативном размножении [235]. Число побегов на одно растение обусловлено физиологическими процессами, протекающими на ранних стадиях развития [158].

Успех вегетативного размножения злаков предопределяется наличием большого резерва почек возобновления, что показано на ***Poa alpina*** [34]. Динамика популяций клональных видов определяется появлением и отмиранием модулей (а не генет), и судьба спящих почек, образуемых корневищными растениями, имеет решающее значение в демографии клонального развития [224]. У злаков (например, тростника [180]) развертыванию почек препятствует накопление подстилки, а на заложение почек влияют условия того слоя почвы, в котором находятся корневища. Если корневища расположены в приповерхностном слое, на заложение почек может влиять вытаптывание. Промывной (паводковыми водами) режим пойменных местообитаний способствует удалению подстилки и ветоши и отчасти поэтому особенно благоприятствует развитию злакового

покрова. Не случайно злаковые травостои, в том числе чистые, так широко распространены именно в поймах, а продуктивность пойменных лугов выше, чем материковых.

Характеристика злаков как клональных многолетников дана С. П. Смеловым [104, 105]. Им выделено три цикла: 1) малый цикл жизни особи — жизнь побега и генерации побегов; 2) большой цикл жизни особи — жизнь особи как совокупность жизни побега и куста до возникновения клона; 3) жизнь клона. До образования клона (который рассматривается как «агрегация кустов») особь существует в виде простого куста, который затем преобразуется в сложный куст. Простой куст состоит из осевого побега и боковых побегов 2-го порядка. Сложный куст формирует побеги более высоких порядков и характеризуется, в отличие от простого куста, наличием нескольких центров кущения. Несмотря на то, что у большинства луговых злаков узел кущения функционирует не менее 10—15 лет, начиная с 3—4-го года интенсивность кущения ослабевает. Сложный куст, образуя побеги все возрастающих порядков, постепенно переходит в клон. Если площадь питания куста большая, то период кущения растягивается и отодвигает сроки наступления генеративной фазы (или ограничивает ее проявление). В начале своего существования молодые побеги пользуются корневой системой материнского растения, но после формирования собственной подключаются к общей системе транспорта воды, элементов минерального питания и ассимилятов, существующей в пределах клона и обусловливающей его функциональную целостность.

Хотя полагают, что для динамики системы значение имеет лишь ее современное состояние, биологические системы характеризуются наличием биологического гистерезиса, как бы несут в своей «памяти» информацию о прошлых состояниях [186, 197]. Как отмечал Л. Г. Раменский [95, с. 59], «во вновь образовавшемся ценозе еще десятки лет остаются пережитки прежних условий и состояний». Пример проявления биологического гистерезиса: в сообществах клональных травянистых многолетников количество и степень сформированности почек возобновления (соответственно, и плотность стеблестоя текущего года) в значительной степени определяются условиями предыдущего вегетационного периода. Таким образом, оценка системы с позиций «результата» [4] хотя бы косвенно должна учитывать и ту основу, которая сделала возможным достижение данного конкретного результата.

Первоначально вегетативно размножающиеся растения считали неподходящим или, по крайней мере, неудобным объектом популяционной экологии, о чем писал Дж. Л. Харпер [178, с. 247]: «Два взаимосвязанных свойства высших растений серьезно препятствовали развитию демографии растений — пластичность и вегетативное размножение...». Однако в последние десятилетия многие проблемы популяционной экологии стали рассматриваться и на этой, широко

распространенной в природе, группе растений. Более того, специально было подчеркнуто [191], что злаки — подходящий объект для исследования популяционной регуляции у вегетативно размножающихся видов.

Большинство луговых злаков, ценозообразователей чистых зарослей и разнотравно-злаковых сообществ, характеризуется клональным ростом. Эта особенность их биологии имеет большое значение для экофизиологии сообщества, в том числе и по отношению к продукционному процессу.

* * *

* Глава II *
Продуктивность популяций и сообществ: полевой и экспериментальный метод оценки регуляторных механизмов

*

При изучении ценопопуляций учитывают биомассу особей [25]. Исследуя продуктивность фитоценоза (или популяции, но геоботаническим методом), количественные оценки соотносят не с особью, а с единицей площади. Оценка продуктивности в естественных местообитаниях позволяет выявить механизмы, определяющие величину продукции, — в том числе заложенные в основе структуры сообщества. Речь идет о плотностнозависимой регуляции, при анализе которой плотность рассматривается как факториальный, а продуктивность — как результативный (названия по [19]) признак.

Х. Лит [206] выделил два основных подхода к оценке биологической продуктивности: 1) непосредственное определение средних значений; 2) расчетный способ на основе зависимостей, полученных при анализе связи продуктивности с климатическими характеристиками.

Для понимания экосистем важно анализировать распределение продукции по отдельным видам [208], однако прямая оценка продуктивности во многих случаях чрезвычайно трудоемка [207]. В частности, метод укосов пригоден лишь для простых сообществ, слагаемых растениями с малой продолжительностью жизни [268]. Поэтому часто продуктивность определяют расчетным путем — описаны эти методы и применительно к злакам [172].

Популяцию рассматривают [96] как систему, продукция которой зависит от биогеоценоза, так как он обеспечивает популяцию ресурсами, но использует ее как ресурс для других своих компонентов. У растений стратегия особей подчинена стратегии ценопопуляции, а та — стратегии фитоценоза [60].

Выделенные и описанные А. И. Бузыкиным [10] функциональные уровни регулирования продуктивности лесов представлены им в виде иерархической схемы и соотнесены с элементарными единицами, в пределах которых проявляется их действие. Соответствующей климатическому уровню контроля единицей считается лесорас-

тительный район, эдафическому — тип леса, биоценотическому — лесной биоценоз, физиолого-биохимическому — особь.

В числе факторов, обусловливающих действие биоценотического уровня регулирования продуктивности лесов, А. И. Бузыкин [10] указывает внутривидовые взаимоотношения, смену поколений, плотность древостоя. Между тем ясно, что эти признаки характеризуют другой, не включенный в рассматриваемую схему, уровень регуляции — популяционный.

Те же самые группы факторов и, соответственно, уровни регулирования продуктивности действуют и в травянистых сообществах.

Для геоботаника, исследующего как природные сообщества, так и агрофитоценозы, наибольший интерес представляют два уровня — биоценотический и популяционный. Анализ их проводится на фоне влияния климатического и эдафического уровней контроля. Экспериментатор, работающий с модельными объектами, полностью исключает климатический уровень, но может дать строгую оценку физиолого-биохимических закономерностей и выявить механизмы внутривидовой конкуренции на фоне плотностного контроля продукционного процесса. В геоботанических исследованиях при оценке плотности стеблестоя и запаса надземной биомассы травянистых сообществ используют учетные площадки величиной 0,1—1,0 м^2. Обычны, даже в работах методического характера [139], серии площадок по 0,1 м^2. Так как некоторые фитоценозы можно узнать по фрагменту 0,1—0,25 м^2 [76], такой размер учетной площадки вполне приемлем, если выборка имеет достаточный объем. Оценка влияния плотности на выход продукции в опытах осуществляется на основе заранее запланированных значений плотности, иногда без привязки к плотности, характерной для природных ценопопуляций. Если учесть, что экспериментальная шкала плотности задается без должной детализации и поэтому не охватывает полного размаха естественного варьирования плотности, ограниченность возможного использования результатов горшечных экспериментов станет очевидной. П. Грейг-Смит [174, с. 761] напоминал: «ни один вид не растет изолированно, и поведение вида в изоляции может очень отличаться от поведения его в сообществе. Это — ограничение тепличных и горшечных экспериментов в экологии». Дж. Л. Харпер [179] также писал, что поведение популяций одного вида, выращиваемых в сосудах или на делянках, очень далеко от сложностей природных систем. Р. Дирзоу и Дж. Л. Харпер [160] уверены в необходимости тщательно прослеживать судьбу особей в природной обстановке, где представлен полный спектр селективных сил, взаимодействием которых определяется выживаемость и фертильность растений. Было отмечено, что следует с осторожностью экстраполировать выводы, сделанные на основе тепличных экспериментов, на природные сообщества [165, 189] и результаты опытов с удалением растений — на

ненарушенные сообщества [150]. Д. Перкинс [232] прямо заявил, что растения, выращенные в сосудах из побегов и семян, нельзя строго сравнивать с растениями, растущими в поле.

В то же время считают [188], что чистые стабильные одновидовые травостои вегетативно размножающихся видов дают ценную возможность сравнить результаты опытов, выполненных на искусственных популяциях-монокультурах, выращенных из семян, с чистыми клональными популяциями, растущими в природных условиях.

В. Н. Сукачев [110, с. 466] подчеркивал, что фитоценология становится экспериментальной наукой, «когда она применяет учет мерой и весом всех взаимоотношений между растениями и между ними и средой...». Далее он пояснял: «Фитоценология при таком исследовании анализирует, расшифровывает и вообще изучает, по существу, опыты, которые ставит сама природа. Такая работа часто очень сложна и нередко требует большей научной эрудиции и большего труда от ученого, чем проведение опытов, поставленных человеком в лаборатории или в поле». Постановку специальных опытов В. Н. Сукачев считал необходимой в том случае, когда получен ответ не на все стоявшие перед исследователем вопросы или если выводы не имели бесспорного характера. Таким образом, В. Н. Сукачев придавал фундаментальное значение экспериментам, «поставленным самой природой», и частное, уточняющее — экспериментам, поставленным человеком. Такой подход наиболее соответствует сущности ценопопуляции и фитоценоза как объектов исследований.

К принципиально важному методическому выводу пришла К. Фалиньска [162], сравнившая разные методы исследования популяций. Она установила, что ни одна отдельно взятая методика не в состоянии объяснить популяционные процессы — необходимо сочетание полевого, деляночного и лабораторного методов.

Изучение ценопопуляций растений в природных условиях может быть отнесено к категории «наблюдений», тогда как культуры в сосудах — это «опыт». Разрешающая способность этих методов неодинакова, как различна и область применения. Задача исследователя — в соответствии с особенностями объекта подобрать наиболее приемлемый метод или дать разную «нагрузку» на методы, применяя их в комплексе. Например, разногодичную изменчивость уровня продуктивности изучают исключительно в природной обстановке, а механизмы конкуренции и физиолого-биохимические аспекты регуляции продуктивности — в строго контролируемых условиях эксперимента. В том случае, когда важно оценить результат конкуренции (хотя бы и без анализа ее механизмов), необходимо обратиться к природным сообществам, потому что многие понятия справедливы только для естественной среды обитания. Например, «стратегии растений... — способы выживания и поддержания стабильности популяций в сообществах и экосистемах» [78, с. 105], а

отнюдь не в сосудах. Более того, стратегия вида неодинакова в разных частях ареала, а не только в разных сообществах, да и типы стратегий редко встречаются в чистом виде [78]. Эксперимент не может учесть эти столь важные моменты, а схему иерархии уровней регуляции продуктивности, подобную схеме А. И. Бузыкина [10], можно было разработать только на основе изучения природных объектов в их естественной среде.

Из приведенного обзора ясно, что при изучении биологической продуктивности и ее регуляторных механизмов на популяционном и особенно ценотическом уровне всегда необходимо иметь в виду область применения и ограничения избираемых методов. Для геоботаника наиболее информативным остается традиционный площадочный учет, который, в отличие от любого (лабораторного, вегетационного, полевого [35]) эксперимента, обеспечивает возможность охвата естественного размаха варьирования и не требует стандартизации объема выборки. Такие результаты геоботанических исследований, как выявление оптимальных интервалов плотности и установление оптимального соотношения между компонентами сообщества, могут служить основой для практических выводов и рекомендаций.

* * *

* Глава III *
Плотность популяции и ее роль в определении уровня продуктивности дикорастущих злаковников

*

Число особей на единицу площади, называемое численностью или плотностью вида [30], — характеристика, определяющая его ценотическое положение. Так, например, доминанты преобладают над другими компонентами сообщества не только по фитомассе и проективному покрытию [78], но и по численности [12, 135]. Для описания ценозообразователей конкретного участка сообщества более приемлемо выражение «плотность» (природной ценопопуляции, агроценопопуляции), которым мы и будем пользоваться.

Оценки надземной биомассы, не соотнесенные с плотностью (а плотность популяций растений может быть выражена не только как число особей, но и как число побегов на единицу площади [12, 30]), не дают возможности вскрыть популяционные и ценотические механизмы регуляции уровня продуктивности.

Неопределенность места экологии продуктивности в системе ботанических дисциплин (точнее, нахождение ее на стыке популяционной экологии и фитоценологии) объясняется легко. Ведь «популяция» — это понятие, которое, как мост, соединяет исследование отдельных растений с исследованием растительности [215].

Доказательств плотностнозависимой регуляции в природных популяциях растений мало [262], что объясняют [252] двумя основными причинами. Во-первых, тем, что популяционная экология растений относительно молода и потому еще не накопила достаточного фактического материала. Во-вторых, тем, что получение доказательств эффекта плотности осложняется мелкомасштабными различиями условий среды. Отмечают, что в целом распознавание эффекта зависимости от плотности может быть довольно трудным [87] и большая часть информации о реакциях растений на плотность носит скорей описательный, чем аналитический характер [179].

Если регуляторная по отношению к уровню продуктивности функция плотности особей бесспорна [115], роль плотности побегов в этом плане подвергается сомнению [163]. Наша рабочая гипотеза

(идентичность регуляторной роли плотности особей и побегов) основана на том, что взаимоотношения внутри «популяции побегов» [179, 189, 232, 263] достаточно обоснованно могут быть приравнены к взаимоотношениям особей, так как в обоих случаях имеет место, как важный механизм конкуренции, «эффект затенения» [154, 201], а сама конкуренция связана с одними и теми же ресурсами. Злаки конкурируют преимущественно за элементы питания и воду [261], светолюбивые виды — за пространство [209].

Связь плотности популяции с факторами среды изменяется в течение жизненного цикла растений — ниши популяций проростков четко отличаются от ниш взрослых особей [234]. Число взрослых особей может скорей отражать число доступных для внедрения «безопасных мест» в прошлом, чем условия настоящего времени [174]. Реакция растений на разногодичную изменчивость природной обстановки — изменение размеров [205], уровня продуктивности, плотности популяции, соотношения числа и массы генеративных и вегетативных побегов. Цикл изменений плотности популяции испытывает влияние климатических, других абиотических и биотических факторов [199, 262], что выражается, в частности, и в разногодичной изменчивости плотности, а также в сезонных флюктуациях.

Высокой плотности популяции обычно достигают в самых продуктивных местообитаниях [98], тогда как дефицит элементов питания вызывает снижение плотности, что продемонстрировано на примере тростника [181]. Зависимость плотности от условий среды нашла отражение в таких понятиях, как «плотность насыщения» [159] и «оптимальная плотность», т. е. плотность, соответствующая потенциальным возможностям конкретного экотопа [114]. Более частное определение оптимальной плотности связано с максимальной семенной продуктивностью [216] и не распространяется на вегетативно размножающиеся растения. А. Г. Воронов [23, с. 179] приводит следующее определение: «Оптимальной плотностью называют те пределы плотности, которые обеспечивают наилучшее воспроизведение вида и его наибольшую устойчивость». Заложенный в этом определении интервальный принцип оценки может иметь важные методологические следствия, обусловливая в то же время реальность практического применения результатов натурных обследований. Однако наиболее соответствующим сути рассматриваемогоо явления мы считаем определение М. Хатчингса [188], который утверждает, что существует «оптимальное соотношение между числом побегов и биомассой», для каждого участка свое.

Было отмечено [245], что число растений на единицу площади — довольно грубая мера плотности популяции и при оценке плотностнозависимой регуляции необходимо соотносить плотность с емкостью местообитания.

Согласно представлениям Р. Мэка и Дж. Л. Харпера [212], плотность для организмов, прикрепленных к субстрату, — это своего рода «стенограмма» пространственных взаимоотношений особей и вместе с тем очень грубая мера состояния популяции или условий, с которыми сталкиваются особи, потому что отдельное растение реагирует не на плотность собственной популяции, а на жизнедеятельность своих непосредственных соседей. Вместе с тем отмечается далее, что при анализе продукции на единицу площади плотность остается эффективной оценкой состояния популяции, поскольку особи имеют тенденцию, благодаря их пластичности, заполнять доступное пространство (т. е. использовать ресурсы). Однако возможность использования особью ресурсов среды определяется количеством и близостью соседей, уже использующих эти ресурсы, так как любая особь испытывает влияние множества соседей [240]. Реакция особей друг на друга и на условия среды по меньшей мере нелинейна [183]. На *Avena fatua* и *A. barbata* было показано [216], что реакция на соседство с особью своего или другого вида существенно не различается, хотя наиболее вероятно, что растение страдает от соседства с особью своего вида больше вследствие синхронности фенологии [179].

Интенсивность конкуренции между травянистыми растениями достигает максимума в условиях, благоприятствующих быстрому нарастанию большого запаса биомассы [144]. Использование величины запаса биомассы растений как количественной оценки результатов конкуренции [269] основано на том, что конкуренция за свет, воду и элементы минерального питания интегрально отражается на процессе роста [151]. Экотопическую обусловленность исхода конкуренции подчеркивали В. Н. Сукачев [106] и особенно Л. Г. Раменский [95].

К. А. Куркин и А. Р. Матвеев [60] ввели понятие «конкурентной субординации», связывая конкуренцию с плотностью ценопопуляции или — в полидоминантных сообществах — с плотностью фитоценоза в целом. Изучению конкуренции были посвящены работы В. Н. Сукачева, его учеников и сотрудников еще в 20—40-е годы. Был сделан следующий принципиально важный вывод: «Необходимо учитывать биологические и экологические особенности конкурирующих растений. Вообще же чем более сходны экологические свойства растений, независимо от того, относятся ли они к разным видам или к одному виду, тем более интенсивна между ними конкуренция» [108, с. 398].

Много позднее Я. Фридмэн и В. Эльберзе [167], изучавшие в строго контролируемых условиях фитотрона конкуренцию между двумя разновидностями *Medicago laciniata*, установили, что любое пространство особи каждой разновидности в совместной культуре используют как свое собственное.

На исход конкуренции влияют и различные стрессы, которым

подвергается рост растений в природных условиях [152]. Отмечая комплексную природу популяционного контроля, П. Путвэйн и Дж. Л. Харпер [234] обратили внимание на то обстоятельство, что, как только один из видов в естественных луговых сообществах перестанет испытывать состояние стресса, под стресс попадают связанные с ним другие виды.

Стресс плотности в одновидовом сообществе усиливает мелкие различия (генетически или экотопически обусловленные); в смешанных сообществах он может создать обстановку, в которой оценка межвидовых различий будет преувеличенной [178]. Реакция на стресс плотности выражается в значительном уменьшении вегетативных органов, снижении интенсивности побегообразования, в сокращении числа цветущих растений и побегов [230, 238]. Однако особь, испытывающая стресс плотности, не представляет собой миниатюрной копии ее мощного двойника, развившегося при низкой плотности [179].

М. Хатчингс и Дж. Бакхэм [189] считают устойчивость чистых зарослей многолетних корневищных растений следствием их способности формировать даже в плохих условиях густой стеблестой, насыщать почву корнями и корневищами, которые эффективно используют ресурсы местообитания и предотвращают внедрение конкурирующих видов, не развивая вместе с тем интенсивной конкуренции «внутри растения» и достигая высокой внутренней стабильности. По мнению М. Хатчингса [188], в монотипных стеблестоях клональных многолетников система утилизации и перераспределения ассимилятов в пределах всего клона действует с высокой степенью эффективности, что выражается в отсутствии изреживания.

Динамика популяций растений и наземных животных протекает на чрезвычайно гетерогенном фоне [174]. При исследовании популяций любого размера возникает вероятность столкнуться с эффектом экотопической гетерогенности популяции [164]. Даже физиономически гомогенное сообщество занимает совокупность различных микроэкотопов, обусловливающих неоднородность его структуры [145]. Она выражается «мозаикой пятен слегка различающейся плотности» [198] или «мозаикой участков различных уровней плотности» [196], не различимых визуально и при поверхностной количественной оценке [194].

К. Кершоу [194, 195, 197], тщательно проанализировавший особенности распределения особей разных видов в пределах сообщества, утверждал, что существует 3 уровня мозаичности: морфологический, ценотический, экотопический.

Масштаб и причины возникновения мозаичности хорошо иллюстрируются данными П. Грейг-Смита [173], который выявил у *Ammophila arenaria* 2 масштаба мозаичности: 20—40 см (мозаичность побегов — побегообразование на верхушках вертикальных корневищ) и 80—160 см (мозаичность кочек). В других работах, например,

[259], также указывалось на 2 или более масштабов гетерогенности, формирующих мозаичность.

П. Грейг-Смит [174] отметил, что хотя реакция на неоднородность среды играет большую роль в образовании мозаичности всех масштабов, однако это не единственная причина возникновения мозаичности. К. Кершоу [196] большое значение в образовании мозаичности приписывал свойствам самих растений.

Огромна роль возраста особей в ценотических и внутрипопуляционных отношениях. Известно [174], что потенциальная возможность высшего растения оказывать влияние на другие особи и на экотоп изменяется в течение жизненного цикла. В числе важнейших факторов, обусловливающих неоднородность злаковых сообществ, указывают [261] временную и пространственную разграниченность активности корневых систем на фоне пространственной гетерогенности свойств почвы (в первую очередь — влажности).

К. Кершоу [193], исследовавший мозаичность травостоя *Agrostis tenius*, обнаружил наличие двух типов корневищ — настоящих «пионерных» и вторичных — «колонизаторов», различающихся положением в почве и поведением, которое рассматривается [194] как отражение «физиологического возраста».

Так же, как и в полевицевом сообществе, разновозрастность элементов мозаики свойственна и зарослям *Juncus squarrosus*, причем между разными элементами мозаики имеется временная связь, являющаяся выражением разных сроков колонизации [198].

Применительно к популяциям статистическая плотностная зависимость не предполагает обязательного присутствия элемента причинности [166, 242], хотя считают [35], что корреляционная связь заключена в природе самих явлений, а не отражает лишь результаты математических выкладок. Зависимость уровня продуктивности от плотности стеблестоя, свойственная природным сообществам [202], имеет значение и в агрофитоценозах: регулирование густоты стояния растений — эффективный прием управления продуктивностью посевов [31].

Роль плотности в определении верхнего предела продуктивности отражена в следующих кратких формулировках: «максимальный запас надземной биомассы, близкий к предельному для плотности, при которой растения находятся во взрослом состоянии» [188], «максимальная биомасса, достижимая при данной плотности растений» [264], «оптимальное соотношение между числом побегов и биомассой» [188]. Анализ наших материалов показал, что первое понятие количественно может быть выражено в виде средней прогрессивной [119] запаса надземной биомассы, второе — в виде среднего запаса надземной биомассы, соответствующего средней прогрессивной плотности стеблестоя, третье — максимальной биомассой, скорректированной по плотности стеблестоя (среднее вы-

борки, редуцированной одновременно по биомассе и плотности стеблестоя).

Выраженная в природных сообществах гетерогенность структуры [174, 233], отождествляемая с мозаичностью [78], представляет собой пространственный набор состояний ценопопуляции. Они различаются по плотности стеблестоя, мощности побегов, уровню продуктивности. Известно, что «варианты признака разнородной совокупности лишены общего уровня» [142, с. 238]. Учитывая, что размах пространственной и разногодичной изменчивости в основном совпадает [236], а пространственная мозаика оказывает глубокое влияние на временную динамику [204], можно на основе анализа современного состояния популяции дать характеристики ее будущих преобладающих состояний.

Варьирование признака — это та основа, которая делает возможной перегруппировку одной и той же совокупности его значений в соответствии со значением других признаков, позволяет оценить динамичность и избирательность связей между ними. Например, мощность побегов в качестве факториального и результативного признака имеет совершенно разные ценотические следствия.

Диапазон изменчивости признака разбивают на 2 (при расчете средней прогрессивной) или несколько (при оценке связи между двумя признаками с помощью корреляционного отношения) интервалов. В первом случае обрабатывается редуцированная выборка (левая часть ряда отбрасывается), во втором — полная. Но в обоих случаях со средними для каждого интервала значениями рассматриваемого признака сопоставляются соответствующие им интервалы другого признака, для которых также целесообразно давать среднюю оценку. Так, например, практически важно знать, в каком направлении будет изменяться уровень продуктивности при возрастании плотности до того или иного предела. Это особенно существенный момент, потому что плотность, являющаяся одним из наиболее важных естественных регуляторов уровня продуктивности, при целенаправленных экзогенных влияниях может быть изменена в нужном направлении.

Потенциальная продуктивность не достигается чаще всего потому, что в структуре сообщества имеются определенные дефекты. Это или повышенная гетерогенность (которая может быть следствием зоогенных влияний: земляные кочки, образующиеся в результате деятельности муравьев или термитов; сбои в местах выпаса копытных; норы, кротовины и т. п.), или далекая от оптимальной плотность стеблестоя.

Приступая к анализу наших материалов по связи продуктивности дикорастущих злаков с плотностью стеблестоя, дадим пояснения относительно формы представления результатов. Все относимые к единице площади средние значения указаны для площадки 0,1 м^2. Учитывая, что каждый вариационный ряд плотности стеблестоя, тем

более для разных видов, имеет разные границы, а выборки — разных объемов, для выявления общих тенденций изменения классовых средних был использован такой прием. Разбивка рядов на классы (число их также в основном разное, в первую очередь из-за неодинаковых n) в таблицах отражена в двух показателях — объемах классов (n_i) и классовых средних результативного признака ($\bar{X}i$), т. е. соответствующих определенному интервалу плотности (не указанному в таблицах во избежание их загромождения) средних запасов надземной биомассы в г/0,1 м^2. Вместо традиционно используемого показателя изменчивости — коэффициента вариации — мы сочли более приемлемым для наших целей другой, но рассчитываемый на его основе показатель — коэффициент выравненности [44], обозначаемый $К_в$.

В таблицах 1 и 2 представлена популяционно-ценотическая характеристика злаков на 40 обследованных участках и приведены шифры, под которыми участки будут рассматриваться в последующих таблицах. В табл. 1 арабскими цифрами в шифре участка отмечены годы проведения учетов. Отсутствие цифрового индекса соответствует 1984 г. По первым четырем участкам приведены данные за 2 года, чтобы показать характер разногодичной изменчивости. Табл. 2 содержит данные за 1980 и 1984 гг. (участки, обследованные в 1980 г., перечислены во введении).

В районе исследований вейник Лангсдорфа образует в основном чистые заросли, но встречаются и структурно близкие к ним княженично (***Rubus arcticus***)-и хвощово (***Equisetum arvense***)-вейниковые луга. Разнотравно-вейниковые луга имеют в составе разнотравья обычно один доминирующий вид (***Chamaenerion angustifolium, Galium boreale, Veratgum lobelianum, Ptarmica sp.***) и очень незначительную примесь других видов (***Veronica septentrionalis, Archangelica sp., Polemonium acutiflorum***), представленных единичными особями. На многих из этих лугов бывает примесь — также весьма незначительная — хвоща и княженики. В зарослях арктофилы, бекмании, двукисточника встречаются единично ***Ranunculus gmelinii, Rorippa brachycarpa,*** иногда — ***Equisetum limosum var. fluviatile.***

Выборки были подвергнуты простой (по одному признаку) и комбинированной (по сочетанию двух признаков) редукции. Редуцированные выборки были образованы площадками, на которых значения рассматриваемых признаков превышали средние для участка величины. Таким образом, эти значения колебались около иного предельного уровня (терминология Б. С. Ястремского [141] по сравнению с полной выборкой. Для признака, по которому осуществлялась редукция выборки, уровень повышался. Для других признаков уровень мог оставаться прежним или изменяться как в сторону повышения, так и в сторону понижения. Именно возможность

Таблица 1

Популяционно-ценотическая характеристика вейника Лангсдорфа

Сообщество	Шифр участка	% в НБ сообщества	ПС	НБ	МП
		Пойма р. Хадыты			
Вейниковый луг	ВЛС-78	100	167,6±15,8	76,0±11,6	4,5±0,4
	ВЛС-79	100	167,9±11,0	100,5±7,6	6,2±0,4
Вейниковый луг	ВЛШ-78	100	113,2±9,6	47,4±6,0	4,2±0,3
	ВЛШ-79	100	144,9±8,4	88,6±6,9	6,3±0,4
Княженично-вейниковый луг	КВЛХ-78	93	124,9±11,9	49,4±4,6	4,3±0,6
	КВЛХ-79	98	134,4±9,2	55,5±4,2	4,2±0,3
Подмаренниково-вейниковый луг	ПВЛХ-78	68	67,6±6,6	14,2±1,6	2,1±0,1
	ПВЛХ-79	88	117,6±8,7	37,0±3,8	3,1±0,2
Вейниковый луг	ВЛ-I	100	108,0±5,1	47,1±2,9	4,4±0,1
Вейниковый луг	ВЛ-II	98	94,0±4,0	39,8±1,6	4,3±0,1
Вейниковый луг	ВЛ-III	100	136,4±4,9	65,3±2,3	4,9±0,1
Княженично-вейниковый луг	КВЛ	99	154,4±6,0	42,4±1,8	2,8±0,1
Хвощово-вейниковый луг	ХВЛ	99	123,4±5,1	84,5±3,6	7,0±0,2
Чемерицево-вейниковый луг	ЧмВЛ	70	56,3±2,4	15,2±1,0	2,8±0,1
Подмаренниково-вейниковый луг	ПВЛ-I	68	78,4±3,6	18,4±1,0	2,3±0,1
Подмаренниково-вейниковый луг	ПВЛ-II	73	106,9±5,1	34,6±1,9	3,2±0,1
	ПВЛ-III	73	76,3±7,0	15,6±1,8	2,0±0,1
Разнотравно (с *Ptarmica sp.*)-вейниковый луг	ЧТВЛ-I	73	123,7±4,1	27,6±1,7	2,2±0,1
	ЧТВЛ-II	70	123,4±5,1	54,9±2,8	4,5±0,2
	ЧТВЛ-III	77	115,9±7,4	51,2±3,4	4,6±0,3
	ЧТВЛ-IV	70	84,8±4,7	38,6±2,8	4,5±0,1
Кипрейно-вейниковый луг	КпрВЛ-I	74	67,4±3,3	55,7±3,4	8,6±0,4
	КпрВЛ-II	74	87,5±3,9	57,6±2,8	6,8±0,3
		Пойма р. Полуй			
Вейниковый луг	ВЛП-I-79	100	156,0±8,3	90,9±5,5	5,9±0,4
Вейниковый луг	ВЛП-II-79	100	117,6±6,1	76,8±3,1	6,6±0,2
Княженично-вейниковый луг	КВЛП-I-79	97	104,0±8,6	73,9±5,3	7,3±0,3
	КВЛП-II-79	97	113,7±9,4	74,4±5,3	6,9±0,4
Хвощово-вейниковый луг	ХВЛП-79	99	98,9±6,1	115,3±12,0	11,6±0,9
Разнотравно-вейниковый луг	РХВЛП-79	92	136,1±8,2	88,7±6,0	6,9±0,5
Вейниковый луг	ВЛП-80	100	136,6±3,9	84,1±9,2	6,6±0,9
Хвощово-вейниковый луг	ХВЛП-80	97	109,0±3,4	90,9±3,4	8,6±0,3

Таблица 2

Популяционно-ценотическая характеристика доминантов крупнозлаковых сообществ

Сообщество	Шифр участка	% в НБ сообщества	ПС	НБ	МП
Лисохвост луговой					
Разнотравно-лисохвостовый луг (Хадыта, 1984)	РЛхЛ	72	65,5±3,8	21,5±1,3	3,3±0,1
Арктофила рыжеватая					
Заросли арктофилы с ортотропными побегами (Ямбура, 1980)	А орт.	96	38,4±2,6	26,3±1,6	7,2±0,5
Заросли арктофилы с плагиотропными побегами (Ямбура, 1980)	А пл.	100	24,6±1,1	27,3±1,8	10,9±0,5
Заросли арктофилы с преобладанием ортотропных побегов (Хадыта, 1984)	А орт.	99	41,8±1,4	38,9±1,8	9,3±0,2
Бекмания восточная					
Полевицево-бекманиевый луг (Шамапосл, 1980)	ПБЛ	79	85,9±1,2	22,5±1,2	2,8±0,2
Хвощово-бекманиевые заросли (Хадыта, 1984)	ХБ	89	60,2±2,4	23,8±1,0	4,1±0,2
Арктофилово-бекманиевые заросли (Хадыта, 1984)	АБ	83	40,7±2,2	28,9±1,3	7,7±0,5
Вейниково-бекманиевая лужайка (Хадыта, 1984)	ВБ	86	91,2±6,4	45,5±3,2	5,1±0,2
Мятликово-бекманиевая лужайка (Хадыта, 1984)	МБ	82	89,3±7,1	40,8±3,4	4,6±0,2
Двукисточник тростниковидный					
Хвощово-двукисточниковый луг (Нартыгорт, 1980)	ХДЛ	97	45,1±1,9	70,5±3,0	15,9±0,5
Двукисточниковый луг (Нартыгорт, 1980)	ДЛН	99	54,2±1,6	67,8±1,8	13,8±0,4
Двукисточниковый луг (Хадыта, 1984)	ДЛХ	95	36,7±2,5	59,4±3,3	16,8±0,6
Тростянка овсяницевая					
Тростянковые заросли (Нартыгорт, 1980)	ТЗ	99	39,9±1,3	26,4±0,9	6,7±0,2

Примечание. В табл. 1, 2 и в ряде последующих таблиц: ПС — плотность стеблестоя (число побегов/0,1 м^2); НБ — надземная биомасса (г/0,1м^2); МП — мощность побегов (масса 10 побегов, г).

оценки тенденций изменения уровней признаков, связанных с факториальным, и представляет главную предпосылку для анализа редуцированных выборок.

Редукция выборок позволяет из более или менее гетерогенной совокупности выделить сравнительно гомогенные по тому или иному признаку группы (табл. 3, 4) и оценить состояние популяции, соответствующее более высокому, чем в среднем, уровню рассматриваемого признака. Уменьшение объема выборки в результате редукции (табл. 5) компенсируется сокращением диапазона изменчивости признака, по которому производится редукция, и поэтому средние значения данного признака в редуцированных выборках не уступают по точности оценки средним полных выборок.

Редукция по плотности стеблестоя должна была показать, произойдет ли достоверное изменение запаса надземной биомассы при

Таблица 3

Коэффициент выравненности (%) плотности стеблестоя злаков в полных и редуцированных выборках

Шифр участка	Полная выборка	Редукция по			
		ПС	НБ	ПС и НБ	МП и НБ
РлхЛ	68,4	84,1	77,2	82,4	—
Аорт.	70,4	78,7	67,8	76,5	77,3
Апл.	69,5	81,1	76,3	79,8	76,0
А (орт.)	72,1	89,5	87,1	90,6	87,0
ПБЛ	62,2	81,4	71,0	84,8	80,2
ХБ	72,1	84,6	75,9	83,3	81,3
АБ	66,3	81,6	74,0	86,7	70,1
ВБ	68,4	84,5	73,7	83,7	75,8
МБ	64,0	86,2	79,5	86,2	73,9
ХДЛ	68,7	83,1	81,2	82,6	85,6
ДЛН	75,7	83,2	76,1	82,5	84,4
ДЛХ	64,0	80,3	73,8	78,3	84,6
ТЗ	73,7	86,1	80,7	86,0	83,4
ВЛ-1	70,5	83,2	83,2	84,5	85,1
ВЛ-II	69,5	85,5	79,7	85,6	82,8
ВЛ-III	65,8	77,0	70,2	75,9	70,8
КВЛ	70,2	76,6	78,1	82,2	81,2
ХВЛ	70,4	78,4	71,2	76,7	76,1
ЧмВЛ	69,2	79,1	73,3	80,1	66,6
ПВЛ-1	69,5	79,7	73,4	77,7	80,2
ПВЛ-II	66,3	83,2	79,8	84,9	82,3
ПВЛ-III	53,9	84,3	83,4	83,5	81,7
ЧТВЛ-1	81,7	89,7	84,7	89,7	85,7
ЧТВЛ-II	70,8	86,1	85,0	85,1	82,8
ЧТВЛ-III	65,1	80,4	70,0	80,1	86,6
ЧТВЛ-1V	69,6	80,0	77,0	76,8	74,7
КпрВЛ-1	69,1	87,2	81,2	88,5	81,9
КпрВЛ-II	68,6	82,2	74,9	81,0	79,8

Таблица 4

Коэффициент выравненности (%) запаса надземной биомассы злаков в полных и редуцированных выборках

Шифр участка	Полная выборка	Редукция по			
		ПС	НБ	ПС и НБ	МП и НБ
ПЛхЛ	67,8	78,8	82,6	82,1	—
А орт.	65,8	80,3	86,2	86,3	86,8
А пл.	54,1	65,6	74,6	74,7	75,3
А(орт.)	69,9	76,6	81,8	82,1	81,2
ПБЛ	67,1	66,2	73,9	67,7	67,6
ХБ	70,2	75,5	87,2	87,2	86,5
АБ	71,4	71,7	84,3	81,3	83,1
ВБ	67,8	70,3	82,1	84,2	79,5
МБ	63,0	85,3	84,4	85,3	82,2
ХДЛ	68,2	77,8	79,6	79,3	77,5
ДЛН	73,4	77,2	84,6	80,8	86,8
ДЛХ	71,2	80,2	84,2	84,4	88,2
ТЗ	72,2	79,5	84,3	85,3	85,0
ВЛ-I	61,0	67,8	72,7	72,7	71,1
ВЛ-II	71,3	83,6	86,6	87,0	86,3
ВЛ-III	66,3	71,3	77,5	78,1	74,8
КВЛ	67,1	63,2	68,7	79,3	79,5
ХВЛ	69,9	68,7	80,8	78,0	80,3
ЧмВЛ	52,8	62,4	67,2	66,9	63,2
ПВЛ-I	62,8	73,2	81,8	84,8	83,2
ПВЛ-II	61,2	74,9	67,3	84,8	82,5
ПВЛ-III	43,3	77,3	77,3	77,3	80,3
ЧТВЛ-I	66,0	74,6	83,4	83,7	86,3
ЧТВЛ-II	63,5	72,4	78,5	77,4	76,6
ЧТВЛ-III	63,5	69,3	76,8	72,2	72,8
ЧТВЛ-IV	59,5	67,2	71,4	72,3	70,3
КпрВЛ-I	61,3	64,5	83,3	82,0	81,9
КпрВЛ-II	65,3	80,2	83,4	85,4	85,1

возрастании плотности стеблестоя до уровня средней прогрессивной. Соответственно редукция по биомассе должна была показать, какой средний уровень плотности стеблестоя соответствует средней прогрессивной запаса надземной биомассы. Оценка среднего максимального запаса надземной биомассы, скорректированная по плотности стеблестоя, — результат редукции выборки одновременно по плотности стеблестоя и биомассе (площадки, на которых выше средних для участка значений и плотность, и биомасса). Эта оценка, так же как и оценка биомассы, соответствующей средней прогрессивной плотности стеблестоя, не исключает возможного эффекта загущения, т. е. существенного уменьшения мощности побегов при высокой плотности стеблестоя. Чтобы оценить максимально допустимый уровень продуктивности с гарантированным отсутствием эффекта загущения, выборку следует редуцировать одновременно по мощности побегов и биомассе. Если редуцированные выборки достаточно велики по объему, имеет смысл и их подвергнуть кор-

Таблица 5

Процент площадок, попадающих в выборку при редукции ее по разным признакам и сочетаниям признаков

Шифр участка	Редукция по				Шифр участка	Редукция по			
	ПС	НБ	ПС и НБ	МП и НБ		ПС	НБ	ПС и НБ	МП и НБ
РЛхЛ	43	47	33	30	ВЛ-II	50	40	34	26
А орт.	52	61	42	30	ВЛ-III	40	43	30	23
А пл.	50	42	31	33	КВЛ	38	42	28	25
А (орт.)	50	45	38	33	ХВЛ	44	42	26	30
ПБЛ	42	39	22	17	ЧМВЛ	42	46	36	20
ХБ	50	50	30	36	ПВЛ-I	38	42	29	31
АБ	48	48	28	30	ПВЛ-II	46	48	38	34
ВБ	50	45	35	30	ПВЛ-III	40	40	40	24
МБ	50	55	50	30	ЧТВЛ-I	50	50	37	40
ХДЛ	52	48	41	24	ЧТВЛ-II	46	52	40	20
ДЛН	28	52	23	31	ЧТВЛ-III	47	37	30	20
ДЛХ	44	44	33	22	ЧТВЛ-IV	40	47	30	33
ТЗ	48	48	39	30	КпрВЛ-I	32	55	25	25
ВЛ-I	35	42	32	20	КпрВЛ-II	50	44	34	26

реляционному анализу, чтобы выяснить характер изменения связи при переходе к более высокому уровню результативного признака.

Вполне справедливо считают [260], что из-за разногодичных изменений плотности более приемлемы сравнения ее на разных участках на основе оценок, полученных более или менее одновременно в один и тот же год. Прежде чем точно установить наличие плотностнозависимой регуляции, необходимо провести экспериментальные изменения плотности [210]. Эта задача может быть решена и другим путем — анализом организованного варьирования выборки, взятой из природного сообщества, и выявлением наличия или отсутствия связи рассматриваемых признаков с плотностью стеблестоя. Установление факта наличия связи между признаками и даже оценка тесноты этой связи — далеко не полные результаты, если им не будет дана соответствующая сущности и структуре объекта интерпретация. Ведь хорошо известно, что «корреляционная связь проявляется лишь в среднем для всей совокупности наблюдений» [99, с. 115], а наличие ее еще не предполагает обязательной причинно-следственной зависимости одного признака от другого [2, 89, 130, 166].

Для биологического материала почти всегда справедлива гипотеза о нелинейности связей, и поэтому для оценки их тесноты наиболее пригоден универсальный показатель — корреляционное отношение (η). Величина корреляционного отношения не зависит от типа связи [2, 62, 74, 121, 132], тогда как коэффициент корре-

ляции оценивает только линейную компоненту [112] и не может считаться удовлетворительной мерой тесноты связи во всех случаях [63]. Достоверность значений обоих показателей связи оценивается по величине t [74].

Хотя счетные работы для получения величины корреляционного отношения более громоздки по сравнению с расчетом коэффициента корреляции [74], однако группировка данных и использование промежуточных результатов в случае наличия связи дают возможность оценить средние максимальные классовые значения результативного признака («корреляционные зависимости... проявляются лишь в изменении средних величин» [36, с. 88]) и выделить соответствующие им интервалы факториальных признаков.

Предварительный анализ связи надземной биомассы с плотностью стеблестоя был выполнен на малых (n=16—32) выборках из природных популяций вейника Лангсдорфа (Хадыта, 1978—1979;; Полуй, 1979), поэтому в большинстве случаев оказалось возможным выделить при группировке лишь минимальное число классов — 3.

Оценки, полученные на основе малых выборок (табл. 6), показали хорошее соответствие с оценками, полученными при анализе выборок значительно большего объема (табл. 7). То обстоятельство, что проанализированный материал был собран в разные годы на разных участках и представлял данные по разным видам и сообществам различной структуры, позволяет считать закономерной и устойчивой в условиях Нижнеобского Севера связь запаса надземной биомассы исследованных видов злаков с плотностью стеблестоя.

Таблица 6

Связь запаса надземной биомассы вейника Лангсдорфа с плотностью стеблестоя (малые выборки)

Шифр участка	n_1	$\bar{X}_1$	n_2	$\bar{X}_2$	n_3	$\bar{X}_3$	n_4	$\bar{X}_4$	η	t
ВЛС-78	8	51,3	5	76,0	3	142,0	—	—	0,75	6,8
ВЛС-79	3	82,1	16	87,2	5	126,2	3	146,8	0,58	4,5
ВЛШ-78	5	30,2	3	34,0	5	48,0	4	78,2	0,78	7,8
ВЛШ-79	4	67,6	12	77,0	7	117,6	3	95,1	0,54	3,8
КВЛХ-78	4	38,1	9	48,1	3	68,7	—	—	0,46	2,3
КВЛХ-79	11	43,0	11	48,4	6	83,7	3	70,5	0,68	6,8
ПВЛХ-78	5	8,8	8	14,3	3	22,7	—	—	0,77	7,7
ПВЛХ-79	11	18,3	10	30,6	6	59,6	5	63,8	0,84	16,8
ВЛП-1-79	3	72,2	5	83,1	4	102,1	4	103,2	0,57	3,4
ВЛП-II-79	5	62,9	7	78,3	4	91,7	—	—	0,91	22,8
КВЛП-1-79	6	55,4	6	81,1	4	90,8	—	—	0,72	6,0
КВЛП-II-79	3	54,6	5	64,8	4	81,8	4	93,9	0,70	5,4
ХВЛП-79	7	89,9	5	96,1	5	170,0	—	—	0,74	6,7
РХВЛП-79	9	79,6	13	86,5	3	125,0	—	—	0,61	4,7

Таблица 7

Связь запаса надземной биомассы доминантов крупнозлаковых сообществ с плотностью стеблестоя

Шифр участка	n_1	$\bar{X}_1$	n_2	$\bar{X}_2$	n_3	$\bar{X}_3$	n_4	$\bar{X}_4$	n_5
А орт.	6	12,4	8	27,9	12	29,6	3	26,5	4
А пл.	4	12,6	9	19,0	25	26,4	7	37,5	3
А(орт.)	6	26,6	8	31,9	14	36,8	9	52,7	5
ХДЛ	6	45,6	12	47,7	28	74,5	6	99,2	3
ДЛН	35	59,0	27	77,0	3	87,4	—	—	—
ДЛХ	4	38,1	11	53,4	9	67,7	3	85,5	—
ПБЛ	7	15,6	15	22,8	10	25,1	4	26,6	—
ХБ	10	16,2	14	24,9	14	26,1	8	26,2	4
АБ	5	25,2	12	26,6	11	29,5	8	32,6	4
ВБ	4	31,2	4	41,3	4	41,8	5	55,0	3
МБ	6	26,0	4	31,4	5	50,6	5	56,1	—
ТЗ	26	21,2	34	29,4	4	35,0	—	—	—
ВЛ-I	11	31,6	17	43,0	7	63,6	5	71,9	—
ВЛ-II	5	18,7	14	35,5	17	41,7	8	47,6	6
ВЛ-Ш	36	51,3	33	65,7	16	76,3	4	97,3	4
КВЛ	8	26,8	25	37,4	15	44,3	8	52,8	4
ХВЛ	14	68,5	21	85,0	8	87,1	4	99,4	3
ЧмВЛ	12	10,0	17	12,4	14	18,8	4	19,5	3
ПВЛ-I	5	10,6	19	15,0	15	21,0	3	29,0	3
ПВЛ-II	6	17,7	19	27,1	11	36,6	11	48,5	3
ПВЛ-III	6	7,7	9	10,3	4	19,9	6	28,4	—
ЧТВЛ-I	4	16,4	11	25,1	9	26,6	6	41,1	—
ЧТВЛ-II	8	32,8	12	44,3	19	65,0	8	59,5	3
ЧТВЛ-III	3	31,2	7	47,7	11	52,1	3	49,0	6
ЧТВЛ-IV	6	20,4	14	36,5	7	42,4	3	76,2	—
КпрВЛ-I	3	26,2	7	44,5	10	52,9	11	59,2	9
КпрВЛ-II	4	23,6	17	53,2	19	62,4	7	63,9	3

Примечание. На участках ВЛП-80 и ХВЛП-80 выделено более 10 классов; связи — сильные по тесноте [86].

Подобная связь была обнаружена также в тропических злаковниках Индии [219] и, по-видимому, является существенной чертой ценотической организации злаковых сообществ, позволяющей осуществлять популяционный контроль уровня продуктивности.

Классовые средние, соотнесенные с интервалами факториального признака, показывают, до какого предела целесообразно поднимать плотность стеблестоя (если рассматриваются хозяйственно ценные объекты и предусмотрено вмешательство человека в ход естественной динамики плотности.

На большинстве обследованных участков интервал максимальной плотности стеблестоя характеризовался и максимальной биомассой, т. е. эффект загущения отсутствовал или был незначительным. Но на четырех участках (см. табл. 6, 7) он проявился в такой

$\bar{X}_5$	η	t
33,7	0,77	11,0
54,7	0,79	15,8
46,5	0,77	12,8
93,0	0,73	12,2
—	0,54	6,0
—	0,80	11,4
—	0,49	3,8
25,6	0,54	5,4
31,3	0,31	2,2
59,3	0,69	5,8
—	0,88	17,6
—	0,61	7,6
—	0,78	13,0
52,0	0,78	15,6
112,3	0,70	14,0
74,0	0,81	20,2
128,0	0,57	6,3
29,6	0,72	9,0
28,8	0,79	13,2
57,0	0,85	21,2
—	0,95	47,5
—	0,81	13,5
79,7	0,68	9,7
64,9	0,83	13,8
—	0,95	47,5
74,2	0,60	6,0
83,4	0,63	7,9

мере, что снижение мощности побегов оказало большее влияние на величину запаса биомассы, чем нарастание плотности стеблестоя. Еще на трех участках (ХБ, АБ, ПВЛ-1), где значения $\bar{X}$ в двух последних классах были практически одинаковыми, эффект загущения отразился на структурных элементах ценопопуляции (снижение мощности побегов), но не на уровне ее продуктивности.

На части материала был проведен корреляционный анализ редуцированных выборок. В этот вид анализа удалось включить не все редуцированные выборки (в ряде случаев они были слишком малого объема, в других случаях была затруднена группировка данных из-за сокращения, хотя и до приемлемого предела, объема выборки). Анализ связи запаса надземной биомассы с плотностью стеблестоя оказалось возможным выполнить до 17 выборок, редуцированных по надземной биомассе, 18 выборок, редуцированных по плотности стеблестоя, и 8 выборок, редуцированных одновременно по этим двум показателям.

При сужении диапазона изменчивости факториального признака и сокращении объема в выборках, редуцированных по плотности стеблестоя, утратили достоверность 4 связи (табл. 8), а в выборках, редуцированных по биомассе, — 3 (табл. 9). Из этих семи случаев только 3 (хвощово-бекманиевые и тростянковые заросли — выборки, редуцированные по плотности стеблестоя; заросли арктофилы с ортотропными побегами — выборка, редуцированная по биомассе) могут быть оценены как действительная утрата связи при повышении плотности стеблестоя, так как классовые средние редуцированных рядов колеблются около одного уровня. В других четырех случаях в ранжированной по интервалам плотности стеблестоя последовательности классовых средних значений запаса надземной биомассы отражены явно различные уровни (см. табл. 8), и недостоверность показателя связи — следствие высокого внутриклассового варьирования. Таким образом, результаты анализа редуцированных выборок, особенно малого объема, следует интерпретировать с учетом источников возможной недостоверности оценок.

Таблица 8

Связь запаса надземной биомассы злаков с плотностью стеблестоя (редукция по ПС)

Шифр участка	n_1	$\bar{X}_1$	n_2	$\bar{X}_2$	n_3	$\bar{X}_3$	n_4	$\bar{X}_4$	η	t
ВЛП-80	32	88,7	7	109,3	4	117,2	5	135,4	0,54	5,4
ВЛ-1	7	54,9	5	58,9	5	71,9	—	—	0,34	1,5
ВЛ-II	4	45,2	5	43,6	7	48,4	4	53,4	0,46	2,7
ВЛ-III	25	73,2	8	76,3	3	101,2	4	112,3	0,58	5,8
КВЛ	11	42,5	7	55,8	3	43,8	4	74,0	0,74	8,2
ХВЛП-80	30	96,7	10	99,3	5	139,5	3	171,6	0,63	7,0
ЧмВЛ	11	16,1	5	23,1	4	19,5	3	29,6	0,63	4,8
ПВЛ-1	4	19,7	12	24,0	3	28,8	—	—	0,44	2,4
ПВЛ-II	13	38,8	8	49,7	3	57,0	—	—	0,62	4,8
ЧТВЛ-II	18	66,0	5	62,4	3	79,7	—	—	0,27	1,5
КпрВЛ-1	6	45,2	7	63,5	4	80,1	5	69,6	0,57	4,1
КпрВЛ-II	15	63,9	4	62,2	3	83,4	—	—	0,53	3,5
А пл.	14	28,6	7	37,5	3	54,7	—	—	0,74	8,2
А (орт.)	4	36,1	8	43,5	5	59,5	4	46,1	0,76	8,4
ПБЛ	6	20,7	5	29,6	4	26,6	—	—	0,47	2,4
ХБ	14	26,2	7	26,7	4	25,6	—	—	0,06	0,3
ХДЛ	20	80,3	5	99,3	3	93,0	—	—	0,41	2,6
ТЗ	7	29,8	21	31,6	3	34,7	—	—	0,20	1,2

Таблица 9

Связь запаса надземной биомассы злаков с плотностью стеблестоя (анализ редуцированных выборок)

Шифр участка	$X_{max.}$ г/0,1 м²	η	t
Редукция по НБ			
$A_{орт.}$	33,7	0,38	2,0
$A_{пл.}$	54,7	0,78	9,8
ДЛН	87,4	0,26	1,6
ХДЛ	99,2	0,39	2,3
ХБ	31,8	0,44	2,8
ТЗ	39,2	0,60	5,0
ХВЛП-80	171,6	0,60	8,6
ВЛП-80	156,3	0,70	8,8
ВЛ-II	54,8	0,58	4,5
ВЛ-III	112,3	0,55	5,0
КВЛ	74,0	0,79	9,9
ЧмВЛ	28,1	0,57	3,8
ХВЛ	128,0	0,42	2,5

Шифр участка	$X_{max.}$ г/0,1 м²	η	t
ПВЛ-1	28,8	0,65	4,6
ПВЛ-II	57,0	0,93	31,0
КпрВЛ-II	83,4	0,49	3,3
ЧТВЛ-II	79,7	0,26	1,4
Редукция по ПС и НБ			
ХДЛ	99,3	0,37	2,1
ВЛП-80	156,3	0,66	6,0
ХВЛП-80	171,6	0,67	8,4
ВЛ-II	54,8	0,69	5,3
ВЛ-III	112,3	0,44	2,3
КВЛ	74,0	0,71	5,9
ЧмВЛ	29,6	0,47	2,6
ПВЛ-II	57,0	0,52	3,1

В тех случаях, когда показатель связи недостоверен из-за малого объема выборки или по другим достаточно очевидным причинам, но классовые средние представляют заметно различающиеся уровни (что особенно хорошо бывает видно на графике), можно говорить не о закономерностях, а о тенденциях изменения признака.

Таблица 10

Оценка плотности стеблестоя (число побегов/0,1 м^2) вейника Лангсдорфа по редуцированным выборкам (1979—1980)

Шифр участка	Редукция по		
	ПС	НБ	ПС и НБ
ВЛС-79	218,0±17,8	196,9±23,5	225,5±29,3
ВЛШ-79	189,4±10,0	159,3±10,4	176,4±6,3
КВЛХ-79	192,6±11,1	164,8±12,9	197,3±10,9
ПВЛХ-79	162,3±9,4	166,4±10,5	171,4±10,2
ВЛП-I-79	182,9±6,1	180,7±8,4	186,3±7,5
ВЛП-II-79	139,4±6,1	139,4±6,0	139,4±6,1
КВЛП-I-79	134,4±9,8	125,8±9,4	134,4±9,4
КВЛП-II-79	144,9±9,0	140,5±10,2	140,5±10,4
ХВЛП-79	128,0±6,3	113,7±9,0	125,0±6,7
РХВЛП-79	169,2±8,5	160,3±15,7	183,8±15,6
ВЛП-80	163,7±4,0	153,4±6,4	172,5±5,9
ХВЛП-80	136,1±3,9	127,4±5,8	142,1±6,4

Таблица 11

Достоверность отличий (t) средней плотности стеблестоя вейника Лангсдорфа при разных типах редукции выборки от общих средних (1979-1980)

Шифр участка	Редукция по					
	ПС		НБ		ПС и НБ	
	df	t	df	t	df	t
ВЛС-79	36	2,39	34	1,12	31	1,84
ВЛШ-79	34	3,41	34	1,08	31	3,00
КВЛХ-79	40	4,04	45	1,92	39	4,41
ПВЛХ-79	44	3,49	42	3,58	41	4,01
ВЛП-I-79	22	2,61	21	2,09	20	2,71
ВЛП-II-79	21	2,52	21	2,54	21	2,51
КВЛП-I-79	21	2,33	23	1,72	21	2,33
КВЛП-II-79	22	2,40	20	1,93	20	1,91
ХВЛП-79	21	3,32	22	1,36	20	2,88
РХВЛП-79	35	2,80	32	1,37	29	2,71
ВЛП-80	147	4,85	139	2,24	127	5,08
ХВЛП-80	146	5,24	138	2,74	126	4,56

Примечание. df — число степеней свободы; при сравнении средних двух выборок (или подвыборок) $df = n_1 + n_2 - 2$ [99].

Анализ связей в выборках, подвергнутых трем типам редукции, показал, что теснота связи в полных и редуцированных выборках неодинакова. На всех 8 участках в полных выборках связь запаса

Таблица 12

Оценка плотности стеблестоя (число побегов/0,1 м^2) вейника Лангсдорфа по редуцированным выборкам (1984)

Шифр участка	Редукция по			
	ПС	НБ	ПС и НБ	МП и НБ
ВЛ-1	137,6±5,6	141,1±6,4	143,8±6,2	128,2±6,8
ВЛ-II	121,6±3,9	110,4±4,5	121,8±4,3	95,9±4,6
ВЛ-III	177,4±6,5	169,0±8,2	186,3±8,5	147,6±9,4
КВЛ	197,6±7,2	192,1±8,8	208,0±9,0	173,2±8,3
ХВЛ	155,3±7,3	141,4±8,7	164,2±10,6	126,2±7,7
ЧмВЛ	77,2±3,4	75,5±4,4	81,1±3,8	67,5±7,0
ПВЛ-1	100,6±4,6	96,6±6,3	105,0±6,5	89,1±4,8
ПВЛ-II	138,4±4,8	135,9±5,7	144,1±4,9	127,4±5,5
ПВЛ-III	114,2±5,6	114,2±5,6	114,2±5,9	118,3±9,0
ЧТВЛ-1	141,4±3,7	135,9±5,3	145,4±4,5	137,5±5,6
ЧТВЛ-II	151,3±4,1	149,3±4,7	153,6±5,1	138,0±7,4
ЧТВЛ-III	158,3±9,4	136,7±11,1	163,0±10,8	107,8±6,0
ЧТВЛ-IV	104,4±5,6	103,9±6,8	111,1±7,9	104,2±8,2
КпрВЛ-1	82,9±2,3	80,2±4,2	86,8±3,1	75,5±4,3
КпрВЛ-II	111,7±4,2	101,7±5,1	113,8±5,3	87,9±4,9

Таблица 13

Достоверность отличий (*t*) средней плотности стеблестоя вейника Лангсдорфа при разных типах редукции выборки от общих средних (1984)

Шифр участка	Редукция по							
	ПС		НБ		ПС и НБ		МП и НБ	
	df	*t*	*df*	*t*	*df*	*t*	*df*	*t*
ВЛ-1	55	3,90	52	4,03	51	4,46	46	2,38
ВЛ-II	68	4,94	73	2,72	65	4,74	61	0,31
ВЛ-III	131	5,04	128	3,41	119	5,09	112	1,06
КВЛ	83	4,61	81	3,54	75	4,95	73	1,84
ХВЛ	69	3,58	70	1,79	61	3,47	63	0,30
ЧмВЛ	71	5,01	71	3,83	66	5,52	58	1,51
ПВЛ-1	63	3,80	60	2,51	56	3,58	57	1,78
ПВЛ-II	72	4,50	71	3,79	67	5,26	65	2,73
ПВЛ-III	33	4,22	33	4,14	33	4,14	29	3,68
ЧТВЛ-1	43	3,20	43	1,82	39	3,56	40	1,99
ЧТВЛ-II	74	4,27	71	3,73	68	4,19	48	1,62
ЧТВЛ-III	39	3,54	42	1,56	37	3,60	34	0,85
ЧТВЛ-IV	42	2,68	40	2,31	37	2,86	38	2,05
КпрВЛ-1	60	3,86	51	2,40	48	4,28	48	1,49
КпрВЛ-II	70	4,24	73	2,21	65	4,00	61	0,06

надземной биомассы с плотностью стеблестоя — сильная. Принадлежность η к тому же классу (выделение классов по [35, 74]) тесноты сохранилась при всех трех редукциях на участке КВЛ и при редукции по биомассе — на участке ПВЛ-II. В остальных случаях связи перешли в разряд средних по тесноте — таким образом, при возрастании степени выравненности материала теснота связи между признаками на этих участках уменьшилась.

Для некоторых участков, наряду с тремя упомянутыми выше типами редукции, выборки были также редуцированы одновременно по мощности побегов и биомассе. Как же отразились разные типы редукции выборок на оценках плотности стеблестоя и биомассы? Даже в малых выборках (данные 1979 г.) средние прогрессивные плотности стеблестоя достоверно отличались от общих средних (табл. 10, 11). Редукция этих выборок одновременно по плотности и биомассе на 10 участках из 12 (исключая ВЛС-79 и КВЛП-II-79) сохранила достоверность отличий. При редукции выборок по надземной биомассе различия были достоверны на 5 участках из 12. На выборках большего объема (15 участков) одновременная редукция по плотности и биомассе во всех случаях показала достоверное изменение плотности, редукция по биомассе — на 12 участках (табл. 12, 13). Напротив, одновременная редукция по мощности побегов и биомассе показала достоверное изменение плотности лишь на четырех участках — ВЛ-1, ПВЛ-II, ПВЛ-III, ЧТВЛ-IV. Это говорит о том, что на 11 участках из 15 плотность стеблестоя далека от того, чтобы был вероятен эффект загущения. Данные по другим ценозообразователям крупнозлаковых лугов (табл. 14, 15) показали боль-

Таблица 14

Оценка плотности стеблестоя (число побегов/0,1 м^2) доминантов крупнозлаковых сообществ по редуцированным выборкам

Шифр участка	Редукция по			
	ПС	НБ	ПС и НБ	МП и НБ
ПЛхЛ	82,4±3,7	78,2±4,8	85,7±4,7	69,4±4,4
А (орт.)	49,6±2,6	43,8±3,2	49,9±3,2	33,8±2,4
А (пл.)	30,0±1,2	29,4±1,6	31,8±1,6	28,3±1,7
А (орт.)	49,2±1,1	48,4±1,4	50,3±1,2	46,7±1,6
ПБЛ	116,7±5,6	107,2±8,3	130,1±7,0	81,2±6,7
ХБ	73,7±2,3	63,9±3,1	73,1±3,1	57,2±2,5
АБ	52,2±2,2	42,3±2,5	49,8±2,0	38,6±3,3
ВБ	115,2±5,6	107,7±9,4	119,0±7,6	95,7±9,7
МБ	116,1±5,0	110,1±6,8	116,1±6,8	99,3±10,8
ХДЛ	55,4±1,8	54,8±2,0	56,9±2,1	50,5±2,0
ДЛН	65,9±2,6	55,8±2,3	67,0±3,0	48,7±1,7
ДЛХ	48,8±2,7	45,8±3,4	49,9±3,6	38,0±2,4
ТЗ	48,8±1,2	46,2±1,6	49,2±1,4	42,2±1,6

ший по сравнению с вейником процент участков, на которых редукция по биомассе привела к изменению плотности стеблестоя.

Таблица 15

Достоверность отличий (t) средней плотности стеблестоя доминантов крупнозлаковых сообществ при разных типах редукции выборки от общих средних

Шифр участка	Редукция по							
	ПС		НБ		ПС и НБ		МП и НБ	
	df	*t*	*df*	*t*	*df*	*t*	*df*	*t*
РЛхЛ	41	3,11	42	2,08	38	3,34	37	0,67
А орт.	48	3,04	51	1,31	45	2,79	41	1,30
А пл.	70	3,31	66	2,47	61	3,71	63	1,27
А(орт.)	61	4,16	57	3,33	56	4,91	54	2,30
ПБЛ	49	3,96	48	2,15	42	5,00	40	0,55
АБ	57	3,70	57	0,48	49	3,06	50	0,53
ХБ	73	4,07	73	0,94	63	3,29	66	0,86
ВБ	28	2,82	27	1,45	25	2,80	24	0,39
МБ	28	3,09	29	2,12	28	3,09	24	0,77
ХДЛ	80	3,93	78	3,51	74	4,17	65	1,96
ДЛН	81	3,84	97	0,57	78	3,76	76	2,36
ДЛХ	37	3,29	37	2,16	34	3,01	31	0,38
ТЗ	93	5,03	93	3,06	87	4,87	81	1,12

Таблица 16

Оценка запаса надземной биомассы (г/0,1 м^2) вейника Лангсдорфа по редуцированным выборкам (1979—1980)

Шифр участка	Редукция по		
	ПС	НБ	ПС и НБ
ВЛС-79	122,0±15,1	143,8±12,3	158,6±15,2
ВЛШ-79	110,9±12,8	123,1±9,6	128,4±13,6
КВЛХ-79	75,3±5,7	74,1±3,5	78,8±4,9
ПВЛХ-79	53,5±5,3	61,0±4,4	63,0±4,4
ВЛП-1-79	102,6±7,8	111,6±5,8	111,5±7,0
ВЛП-II-79	87,8±2,5	87,8±2,6	
КВЛП-1-79	88,5±5,2	88,4±4,0	88,5±5,2
КВЛП-II-79	87,8±8,0	94,3±9,1	94,3±9,3
ХВЛП-79	163,0±21,0	161,5±16,6	174,5±21,2
РХВЛП-79	95,7±9,6	120,3±6,2	123,9±9,1
ВЛП-80	99,0±4,3	113,6±3,5	118,4±4,4
ХВЛП-80	106,4±4,9	123,3±5,2	125,5±6,0

Сохранив принятую группировку материала, проанализируем влияние редукции выборок на оценку запаса надземной биомассы. И малые (Хадыта, Полуй, 1979), и довольно большие (Полуй, 1980) выборки показали одни и те же тенденции изменения биомассы вей-

Таблица 17

Достоверность отличий (t) средней биомассы вейника Лангсдорфа при разных типах редукции выборки от общей средней (1979-1980)

Шифр участка	Выборка, редуцированная по					
	ПС		НБ		ПС и НБ	
	df	*t*	*df*	*t*	*df*	*t*
ВЛС-79	36	1,27	34	2,99	31	3,42
ВЛШ-79	34	1,53	34	2,92	31	2,61
КВЛХ-79	40	2,80	45	3,40	39	3,61
ПВЛХ-79	44	2,53	42	4,12	41	4,48
ВЛП-1-79	22	1,23	21	2,59	20	2,31
ВЛП-II-79	21	2,72	21	2,76	21	2,72
КВЛП-1-79	21	1,97	23	2,18	21	1,97
КВЛП-II-79	22	1,40	20	1,89	20	1,86
ХВЛП-79	21	1,97	22	2,26	20	2,43
РХВЛП-79	35	0,62	32	3,66	29	3,23
ВЛП-80	147	1,47	139	3,00	127	3,36
ХВЛП-80	146	6,11	138	5,22	126	5,01

Таблица 18

Оценка запаса надземной биомассы (г/0,1 м^2) вейника Лангсдорфа по редуцированным выборкам (1984)

Шифр участка	Редукция по			
	ПС	НБ	ПС и НБ	МП и НБ
ВЛ-1	61,1±4,8	66,2±4,9	67,3±5,1	72,1±7,4
ВЛ-II	47,5±1,7	48,9±1,3	49,6±1,6	49,3±1,9
ВЛ-III	79,8±3,6	86,1±3,2	89,2±3,7	91,1±5,0
КВЛ	51,4±3,1	56,0±2,5	59,3±3,0	56,0±2,9
ХВЛ	95,0±6,5	106,8±4,4	112,1±6,8	111,9±5,6
ЧмВЛ	20,0±1,6	21,2±1,5	22,0±1,7	24,5±2,8
ПВЛ-1	23,8±1,4	25,8±1,1	27,4±1,2	25,8±1,2
ПВЛ-II	44,7±2,3	47,0±3,2	49,1±1,7	47,1±2,0
ПВЛ-III	25,0±1,8	25,0±1,8	25,0±1,8	27,8±2,3
ЧТВЛ-1	32,4±2,1	35,2±1,5	36,7±1,8	36,2±1,7
ЧТВЛ-II	66,9±3,6	71,7±3,2	72,6±3,6	80,6±5,9
ЧТВЛ-III	63,7±5,9	66,7±4,2	68,0±6,3	70,2±8,0
ЧТВЛ-IV	48,5±4,3	52,1±4,2	55,8±5,2	53,7±5,0
КпрВЛ-1	62,8±4,7	81,6±3,8	82,9±4,6	83,3±4,7
КпрВЛ-II	66,3±2,8	73,3±2,4	71,1±2,5	78,0±3,2

ника Лангсдорфа (табл. 16, 17). При редукции по плотности стеблестоя преобладало (8 участков из 12) сохранение продуктивности на среднем для участка уровне. Редукция по плотности стеблестоя

Таблица 19

Достоверность отличий (t) средней биомассы вейника Лангсдорфа при разных типах редукции выборки от общих средних (1984)

Шифр участка	Редукция по							
	ПС		НБ		ПС и НБ		МП и НБ	
	df	*t*	*df*	*t*	*df*	*t*	*df*	*t*
ВЛ-I	55	2,50	52	3,36	51	3,44	46	3,14
ВЛ-II	68	3,30	73	4,42	65	4,34	61	3,83
ВЛ-III	131	3,40	128	5,28	119	5,48	112	4,69
КВЛ	83	2,39	81	4,42	75	4,83	73	3,99
ХВЛ	69	1,41	70	3,92	61	4,86	63	4,11
ЧмВЛ	71	2,54	71	3,33	66	3,45	58	3,13
ПВЛ-I	62	3,14	60	4,97	56	5,77	57	4,74
ПВЛ-II	72	3,39	71	3,33	67	3,90	65	4,53
ПВЛ-III	33	3,70	33	3,69	33	3,70	29	4,18
ЧТВЛ-I	43	1,78	43	3,35	39	3,67	40	3,58
ЧТВЛ-II	74	2,63	71	3,80	68	3,88	48	3,94
ЧТВЛ-III	39	1,84	42	2,87	37	2,35	34	2,19
ЧТВЛ-IV	42	1,93	40	2,67	37	2,91	38	2,64
КпрВЛ-I	60	1,22	51	5,08	48	4,76	48	4,76
КпрВЛ-II	70	2,20	73	4,25	65	3,60	61	4,80

и биомассе на двух участках княженично-вейниковых лугов на Полуе (а на одном из них — и редукция по биомассе) не вызвала достоверных отличий средних редуцированных выборок от общих средних, что может рассматриваться как почти уникальный случай практически полной реализации потенциального уровня продуктивности.

Выравненный во временном (1984 г.) и пространственном (ближайшие окрестности фактории Хадыта в радиусе до 2 км, лишь участок княженично-вейникового луга — примерно в 10 км от остальных) масштабе материал (табл. 18, 19) показал достоверное отличие средних оценок, полученных при трех типах редукции выборок, от средних для участка значений. Только при редукции по плотности стеблестоя на 5 участках из 15 отличия от общих средних были недостоверными, что может быть оценено как неэффективность механизма повышения уровня продуктивности за счет увеличения плотности стеблестоя, так как она, по-видимому, и так находится на этих участках на ценотическом пределе. Аналогичная ситуация с редукцией по плотности стеблестоя отмечена также на 5 из 13 участков крупнозлаковых лугов с другими ценозообразователями: в зарослях арктофилы с ортотропными побегами и на всех четырех участках с доминированием бекмании (табл. 20, 21). На полевицево-бекманиевом лугу, кроме того, одновременная редукция выборки по плотности и биомассе не привела к существенному изменению

запаса надземной биомассы. На этом участке увеличение продуктивности тормозится ценотическими ограничениями (довольно большая доля других компонентов — 21%) — невозможностью увеличения мощности побегов.

Таблица 20

Оценка запаса надземной биомассы (г/0,1 м²) доминантов крупнозлаковых сообществ по редуцированным выборкам

Шифр участка	Редукция по			
	ПС	НБ	ПС и НБ	МП и НБ
РЛхЛ	26,4±1,6	27,0±1,3	28,2±1,6	27,1±1,8
А орт.	30,6±1,5	31,8±1,0	32,6±1,2	31,8±1,3
А пл.	34,4±2,4	38,9±2,2	40,9±2,6	39,7±2,6
А(орт.)	46,4±2,4	49,0±2,0	50,4±2,3	50,4±2,6
ПБЛ	25,2±2,2	28,7±2,0	29,7±3,5	32,6±4,4
ХБ	26,2±1,3	30,1±0,8	30,6±1,0	30,0±1,0
АБ	31,1±2,0	35,9±1,3	36,8±2,1	37,9±1,8
ВБ	55,9±5,2	58,4±3,4	61,5±3,7	60,7±5,2
МБ	53,4±2,5	52,4±2,5	53,4±2,5	53,3±4,0
ХДЛ	85,1±3,6	87,9±3,5	89,9±4,0	93,8±5,9
ДЛН	79,6±4,3	81,5±2,2	84,1±4,1	84,5±2,5
ДЛХ	72,2±4,1	74,6±3,4	77,6±4,0	71,8±3,5
ТЗ	31,5±1,2	32,6±0,9	33,8±1,0	32,7±1,1

Таблица 21

Достоверность отличий (*t*) средней биомассы доминантов крупнозлаковых лугов при разных типах редукции выборок от общих средних

Шифр участка	Редукция по							
	ПС		НБ		ПС и НБ		МП и НБ	
	df	*t*	*df*	*t*	*df*	*t*	*df*	*t*
РЛхЛ	41	2,38	42	2,99	38	3,25	37	2,52
А орт.	48	1,96	51	2,91	45	3,15	41	2,67
А пл.	70	2,37	66	4,08	61	4,30	63	3,92
А(орт.)	61	2,50	57	3,75	56	3,86	54	3,64
ПБЛ	49	1,08	48	2,66	42	1,95	40	2,22
АБ	57	0,92	57	3,80	49	3,20	50	4,05
ХБ	73	1,46	73	4,92	63	63	66	4,40
ВБ	28	1,70	27	2,76	25	3,27	24	2,49
МБ	28	2,98	29	2,75	28	2,99	24	2,38
ХДЛ	80	3,11	72	3,77	74	3,88	65	3,52
ДЛН	81	2,53	97	4,82	78	3,64	76	5,42
ДЛХ	37	2,43	37	3,21	34	3,51	31	2,58
ТЗ	93	3,30	93	4,88	87	5,52	81	4,44

Наиболее чувствительный к редукции выборок показатель — запас надземной биомассы. Лишь на 5 из 15 участков вейниковых лугов редукция выборок по плотности стеблестоя не вызвала существенных отклонений запаса биомассы от средних для участков значений. На остальных 10 участках средней прогрессивной плотности стеблестоя соответствовала величина запаса надземной биомассы, достоверно превышающая среднюю для участка величину. На всех 15 участках средняя прогрессивная запаса надземной биомассы была существенно (в основном при $P=0{,}999$) больше средних для участка значений, что подтверждает предположение о неполной реализации потенциального уровня продуктивности.

На трех участках (ХВЛ, ЧТВЛ-I, ЧТВЛ-III) редукция выборки по надземной биомассе не привела к существенным изменениям средней плотности стеблестоя, но комбинированная редукция (по ПС и НБ) обусловила высокую достоверность ($P=0{,}99$—$0{,}999$) различий средних редуцированных выборок с общими средними, показав оптимальное соотношение плотности и биомассы. Редукция выборок по двум признакам (ПС и НБ, МП и НБ) обусловила существенное возрастание оценок по сравнению со средними для участка.

При анализе связи в полных и редуцированных выборках объем и положение класса с наибольшими значениями результативного признака, как правило, неизменны, и максимальная классовая средняя обычно сохраняет свое значение. Роль редукции выборки при анализе связи в том, что популяция рассматривается не в общем ее виде, а на потенциальном уровне продуктивности или экотопическом пределе плотности.

В процессе корреляционного анализа выявляют модальный и связанный с наивысшей продуктивностью интервалы плотности стеблестоя, а также соответствующие им средние значения запаса биомассы — $\overline{X}_{mod.}$ и $\overline{X}_{max.}$ Максимальная классовая средняя запаса надземной биомассы, как одна из возможных оценок потенциальной продуктивности, характеризует верхний предел, допустимый погодной и эколого-ценотической обстановкой, но без учета механизмов регуляции (например, уменьшение мощности побегов вследствие увеличения плотности стеблестоя). Поэтому соответствующие максимальной продуктивности интервалы плотности не во всех случаях могут рассматриваться как оптимальные. Тем не менее, соотношение $\overline{X}_{mod.}/\overline{X}_{max.}$, выраженное в процентах, показывает, насколько уровень продуктивности приближается к верхнему пределу.

Использование средней модального (по факториальному признаку) класса основано на том, что мода имеет большой экологический смысл [28]. Чем сильнее сдвиг по сравнению с кривой нормального распределения, тем очевиднее преимущества моды [222].

На примере 28 участков рассмотрим, существенны ли различия между анализируемыми показателями (плотностью стеблестоя,

запасом надземной биомассы) при разных типах редукции выборок. Сравнивая средние выборок, редуцированных по плотности стеблестоя и биомассе, убеждаемся в том, что преобладают различия не-

Таблица 22

Достоверность различий (t) выборочных средних при редукции выборок по плотности стеблестоя — мощности побегов и надземной биомассе

Шифр участка	df	Сравниваемые признаки		Шифр участка	df	Сравниваемые признаки	
		ПС	НБ			ПС	НБ
РЛхЛ	25	0,99	0,29	ВЛ-II	43	1,88	0,65
А орт.	35	1,41	0,67	ВЛ-III	75	0,80	1,31
А пл.	42	0,30	1,38	КВЛ	46	0,48	0,58
А(орт.)	38	0,45	0,83	ХВЛ	41	1,22	1,50
ПБЛ	27	0,95	1,18	ЧмВЛ	42	0,31	0,55
ХБ	48	2,54	2,45	ПВЛ-I	34	0,51	1,12
АБ	36	2,97	2,02	ПВЛ-II	45	0,34	0,50
ВБ	17	0,68	0,40	ПВЛ-III	18	0	0
МБ	19	0,71	0,28	ЧТВЛ-I	28	0,85	1,08
ХДЛ	52	0,22	0,56	ЧТВЛ-II	47	0,32	0,99
ДЛН	50	2,91	0,39	ЧТВЛ-III	23	1,48	0,41
ДЛХ	22	0,69	0,45	ЧТВЛ-IV	24	0,06	0,60
ТЗ	60	1,30	0,73	КпрВЛ-I	23	0,56	3,13
ВЛ-I	29	0,41	0,74	КпрВЛ-II	45	1,51	1,90

Таблица 23

Достоверность различий (t) выборочных средних при редукции выборок по плотности стеблестоя — мощности побегов и надземной биомассе

Шифр участка	df	Сравниваемые признаки		Шифр участка	df	Сравниваемые признаки	
		ПС	НБ			ПС	НБ
РЛхЛ	20	2,58	0,29	ВЛ-II	31	4,26	0,71
А орт.	25	4,46	0,61	ВЛ-III	59	2,61	1,83
А пл.	38	0,82	1,50	КВЛ	38	2,22	1,08
А(орт.)	33	1,29	1,13	ХВЛ	34	2,74	1,79
ПБЛ	19	4,07	1,50	ЧмВЛ	31	1,25	1,40
ХБ	41	4,85	2,32	ПВЛ-I	31	1,73	1,09
АБ	29	3,42	2,53	ПВЛ-II	39	1,50	0,79
ВБ	14	1,74	0,65	ПВЛ-III	14	0,39	0,96
МБ	14	1,41	0,02	ЧТВЛ-I	25	0,58	1,41
ХДЛ	39	1,82	1,26	ЧТВЛ-II	34	1,57	1,98
ДЛН	36	5,55	0,98	ЧТВЛ-III	15	4,53	0,65
ДЛХ	16	2,99	0,07	ЧТВЛ-IV	22	0,02	0,79
ТЗ	48	3,30	0,74	КпрВЛ-I	30	1,52	3,09
ВЛ-I	23	1,07	1,25	КпрВЛ-II	33	3,69	2,76

достоверные (табл. 22, 23). Различия по плотности стеблестоя достоверны в трех случаях (участки АБ, ХБ, ДЛН), по биомассе — в двух (участки КпрВЛ-1 и ХБ). Ситуация, когда средние выборок, редуцированных по разным признакам, практически не различаются, показывает, что на этих участках наиболее высокопродуктивная часть популяции характеризуется оптимальным соотношением между плотностью стеблестоя и биомассой.

Сравнение средних значений в выборках, редуцированных по плотности стеблестоя, с одной стороны, мощности побегов и биомассе — с другой, обнаружило значительно большее число достоверных отличий по плотности стеблестоя, имевшее место на половине участков. Различия по биомассе выявлены только на четырех участках (АБ, ХБ, КпрВЛ-1, КпрВЛ-II).

Таблица 24

Относительный запас надземной биомассы злаков, соответствующий разным типам редукции выборок (в % от общей средней)

Шифр участка	Редукция по			
	ПС	НБ	ПС и НБ	МП и НБ
РЛхЛ	122,8	125,6	131,2	126,0
А орт.	116,3	120,9	124,0	120,9
А пл.	126,0	142,5	149,8	145,4
А(орт.)	119,3	126,0	129,6	129,6
ПБЛ	112,0	127,6	132,0	144,9
ХБ	110,1	126,5	128,6	126,0
АБ	107,6	124,2	127,3	131,1
ВБ	122,9	128,4	135,2	133,4
МБ	130,9	128,4	130,9	130,6
ХДЛ	120,7	124,7	127,5	133,0
ДЛН	117,4	120,2	124,0	124,6
ДЛХ	121,5	125,6	130,6	120,9
ТЗ	119,3	123,5	121,6	117,6
ВЛ-1	129,7	140,6	142,9	153,1
ВЛ-II	119,3	122,9	124,6	123,9
ВЛ-III	122,2	131,8	136,6	139,5
КВЛ	121,2	132,1	139,9	132,1
ХВЛ	112,4	126,4	132,7	132,4
ЧмВЛ	131,6	139,5	144,7	161,2
ПВЛ-1	129,3	140,2	148,9	140,2
ПВЛ-II	129,2	135,8	141,9	136,1
ПВЛ-III	160,2	160,2	160,2	178,2
ЧТВЛ-1	117,4	127,5	133,0	131,2
ЧТВЛ-II	121,9	130,6	132,2	146,8
ЧТВЛ-III	124,4	130,3	132,8	137,1
ЧТВЛ-IV	125,6	135,0	144,6	139,1
КпрВЛ-1	112,7	146,5	148,8	149,6
КпрВЛ-II	115,1	127,2	123,4	135,4

Таблица 25

Относительная плотность стеблестоя злаков, соответствующая разным типам редукции выборок (в % от общей средней)

Шифр участка	Редукция по			
	ПС	НБ	ПС и НБ	МП и НБ
РЛхЛ	128,5	119,4	130,8	106,0
А орт.	129,2	114,1	129,9	88,0
А пл.	122,0	119,5	129,3	115,0
А(орт.)	117,7	115,8	120,3	111,7
ПБЛ	135,9	124,8	151,5	94,5
ХБ	122,4	106,2	121,4	95,0
АБ	128,3	103,9	122,4	94,8
ВБ	126,3	118,1	130,5	104,9
МБ	130,0	123,3	130,0	111,2
ХДЛ	122,8	121,5	126,2	112,0
ДЛН	121,6	103,0	123,6	89,8
ДЛХ	133,0	124,8	136,0	103,5
ТЗ	122,3	115,8	123,3	105,8
ВЛ-I	127,4	130,6	133,1	118,7
ВЛ-II	129,4	117,4	129,6	102,0
ВЛ-III	130,1	123,9	136,6	108,2
КВЛ	128,0	124,4	134,7	112,2
ХВЛ	125,8	114,6	133,1	102,3
ЧмВЛ	137,1	134,4	144,0	119,9
ПВЛ-I	128,3	123,2	133,9	113,6
ПВЛ-II	129,5	127,1	134,8	119,2
ПВЛ-III	149,7	149,7	149,7	155,0
ЧТВЛ-I	114,3	109,9	117,5	112,2
ЧТВЛ-II	122,6	121,0	124,5	111,8
ЧТВЛ-III	136,6	117,9	140,6	93,0
ЧТВЛ-IV	123,1	122,5	131,0	122,9
КпрВЛ-I	123,0	119,0	128,8	112,0
КпрВЛ-II	127,7	116,2	130,1	100,4

Результаты анализа двух приведенных здесь таблиц (см. табл. 22, 23) подтверждают возможность регуляции уровня продуктивности двумя разными механизмами, в зависимости от конкретных условий — за счет повышения плотности стеблестоя (что обусловлено биоэкологией злаков — резерв почек возобновления) или усиления скорости роста и увеличения конечного размера побегов (процесс, обусловленный погодной и ценотической обстановкой). Главное, что результат такой регуляции — уровень продуктивности — в большинстве случаев один и тот же независимо от механизмов.

Относительный запас надземной биомассы (табл. 24) и относительная плотность стеблестоя (табл. 25), соответствующие разным типам редукции выборок, показывают, что разница между общими средними и средними редуцированных выборок может достигать чуть не 80%. Там, где относительная плотность стеблестоя при

редукции выборок по МП и НБ меньше, чем в среднем для участка (таких участков 6 из 28), можно ожидать проявления эффекта загущения при возрастании плотности стеблестоя выше средней для участка, т. е. увеличение продуктивности будет иметь ценотические ограничения.

Обсуждая возможные механизмы повышения уровня продуктивности, особенно с позиций оценки результата [4], необходимо рассмотреть последствия эффекта загущения с разных точек зрения. Поскольку большая часть территорий, покрытых луговой растительностью, эксплуатируется человеком, величина урожая сена (или продукция надземной биомассы пастбищных сообществ) имеет экономическое значение. В связи с этим целесообразно выделять эффект загущения 1-го порядка и эффект загущения 2-го порядка. Эффект загущения 1-го порядка — экономически нейтральный, не приводящий к снижению продуктивности, но ценотически отрицательный, так как вызывает уменьшение мощности побегов. Эффект загущения 2-го порядка — и экономически, и ценотически отрицательный, ибо в этом случае снижение мощности побегов настолько сильно, что не компенсируется ростом плотности и в результате приводит к падению уровня продуктивности. Реальность существования сообществ, в которых эффект загущения указанных порядков может проявиться, показана на примере динамики классовых средних запаса надземной биомассы и мощности побегов (см. гл. IV) в процессе группировки данных при корреляционном анализе. Можно допустить, что состояние, характерное для фрагментов сообщества, при определенном изменении условий может стать преобладающим, и тогда эффект загущения охватит большую часть участка.

Явление «концентрации доминирования» [147], упрощенным вариантом которого служат монодоминантные сообщества и чистые заросли, может быть и экотопически, и ценотически обусловленным. Общая схема возникновения экотопически обусловленных монодоминантных луговых сообществ приведена В. Н. Сукачевым [106, с. 305], отмечавшим, что «большая влажность почвы ведет к упрощению фитоценоза: начинают брать решительный перевес только немногие виды, иногда сводясь к одному виду, и развивается один ярус в ущерб другим, сообщество стремится сделаться чистым и одноярусным». Такие сообщества, как правило, образованы коннекторами [78]. Именно таковы обследованные нами чистые заросли гигромезофитных злаков (тростянки овсяницевой, двукисточника тростниковидного) и мезогигрофитного злака арктофилы рыжеватой.

Анализ представленных в этой главе материалов убеждает в том, что в крупнозлаковых сообществах Нижнеобского Севера, несмотря на различия их состава и структуры, проявляется плотностная регуляция, т. е. популяционный контроль уровня продуктивности.

* * *

* Глава IV *
Мощность побегов как факториальный и результативный признак

*

Согласно современным представлениям, мощность побегов определяется порядковым номером генерации побегов, возрастом ризома, экотопической и погодной обстановкой, структурой сообществ. Разногодичная изменчивость мощности побегов, так же, как и пространственная, обусловлена в первую очередь аллогенными факторами. Так, известна зависимость мощности побегов злаков от метеоусловий текущего года [125]. Реакция на разную обеспеченность теплом, водой и элементами питания проявляется в ускорении или замедлении роста, что в итоге приводит к неодинаковому конечному размеру побегов. По мнению К. А. Куркина [57, с. 85], «наиболее объективным и универсальным показателем мощности побегов следует считать их вес».

У клональных многолетников с ежегодно обновляющейся надземной частью (большинство видов злаков) изменчивость мощности побегов является результирующей влияния целого ряда источников варьирования. В числе этих источников — пространственная неоднородность (экотопическая и ценотическая); «иерархия доминирования» [240], связанная с конкуренцией за ресурсы; наличие сезонных генераций побегов («подсед» у злаков), т. е. их разновозрастность. Существует также «иерархия размерности» [220]; имеет значение и порядковый номер генерации побегов [104]. Кроме того, с возрастом растения изменяется доля генеративных побегов [146, 168], которая к тому же зависит от плотности стеблестоя [173] и условий экотопа [136]. Хорошо известно [91], что генеративные побеги по массе отличаются от вегетативных.

Изучая биологию и экологию ***Alopecurus ventricosus***, А. П. Шенников и В. Н. Макаревич [136] установили, что при увеличении влажности экотопа возрастают густота стеблестоя, процент генеративности, размеры побегов и их изменчивость, а также биомасса.

Размер растений изменяется с возрастом и в зависимости от условий среды [179]. Варьирование размеров и скорости роста растений в природных сообществах рассматривается [250] как результат фенотипических реакций на конкуренцию и локальную измен-

чивость условий среды. В частности, для *Trifolium repens* в Северном Уэльсе показана изменчивость относительной скорости роста в пределах популяции в 1,8 раза [153]. И в одновозрастных популяциях растения очень сильно варьируют по размеру [179], а относительная скорость роста неодинакова даже у генетически идентичных особей [187], так как одновременно подвергается генетическому, онтогенетическому и экотопическому контролю [175].

На размер растений могут оказывать влияние различия в обеспеченности местообитаний элементами питания [192]. Предполагается [266] существование внутрипопуляционной иерархии в использовании ресурсов среды и, как следствие этого, различий в скорости роста, приводящих к формированию мозаики доминирования и подавления.

Реальный размер растения, по-видимому, всегда меньше потенциального, поскольку не существует среды, оптимально удовлетворяющей всем требованиям, необходимым для наилучшего роста дикорастущих [231] и культурных [61] растений.

В качестве приспособительного к произрастанию на бедных почвах признака рассматривается замедленная скорость роста некоторых злаков [182] — например, *Agrostis setacea* при низкой обеспеченности фосфором [156].

Эффективным средством приспособления к превратностям среды служит дифференциация особей вида одного и того же местообитания по длительности жизненного цикла — так, она выражена у *Bromus tectorum*, который в окрестностях Вашингтона ведет себя как эфемерный, однолетний и озимый монокарпик [213]. Ценность этого приспособления для поддержания жизнеспособности популяции усиливается тем обстоятельством, что разница в возрасте особей, слагающих популяцию, всего в несколько недель обусловливает их неодинаковую реакцию на факторы смертности [214]. Различия в продолжительности жизни особей связывают [146] с условиями среды и стратегией жизненного цикла.

Жизненный цикл многолетнего лугового злака, согласно схеме С. П. Смелова [105], заключается в смене многих последовательно возникающих порядков (генераций) монокарпических побегов, являющихся звеньями в единой цепи развития поликарпического растения. И другие исследователи (например, [247]) выделяют у клональных растений жизненный цикл генеты и жизненные циклы составляющих ее побегов.

К. Кершоу и П. Грейг-Смит, авторы классических работ по вопросам распределения растений, придают большое значение фазам жизненного цикла. К. Кершоу [194] обратил внимание на то, что фазы цикла, выделяемые А. Уоттом, — широко распространенное явление, особенно заметно выраженное у корневищных растений. П. Грейг-Смит [174], рассматривая характеристики фаз, считает возможным относить их к образуемым корневищными растениями

побегам, в соответствии с возрастом корневища, от которого они возникают. Из этого следует, что (несмотря на мнение о побеге лишь как о морфологически структурной единице [105]) побег, как функциональный элемент целого (клона), является и носителем его характерных свойств. Однако до какой степени монокарпический элемент поликарпического целого отражает возраст куста или клона, неясно — у однолетней надземной части нет признаков явного старения [179].

Жизненный цикл изученных нами многолетних луговых злаков соответствует схеме С. П. Смелова [105]. Поскольку в условиях Севера эти виды размножаются почти исключительно вегетативным способом, постепенно расширяя площадь, занятую ими, роль побегообразования в поддержании уровня продуктивности очень велика. Показано [86], что оптимальная плотность стеблестоя в благоприятные годы близка к средней для участка, тогда как в низкопродуктивные превышает ее в 1,5—1,6 раза, компенсируя малую мощность побегов.

Если рассматривать побег корневищных злаков как элементарную структурную и функциональную единицу популяции (клона), последовательно придавая мощности побегов значение результативного и факториального признака, можно оценить зависимость мощности побегов от плотности стеблестоя и структуры сообщества, а также ее регуляторную по отношению к уровню продуктивности роль.

Зная, что минимальная пороговая плотность — необходимое условие для проявления эффекта плотности у любого вида растений [114], и имея в виду анализ плотностнозависимых характеристик, мы проводили учеты в сомкнутых (покрытие 80—100%) травостоях. Исключением был пижмово-хвощово-кострецовый луг. Для специального анализа мощности побегов как объекта и фактора популяционного контроля в год высокой продуктивности, т. е. при возможно более полной реализации потенциальной продуктивности, был обработан материал, собранный в 1984 г. в пойме р. Хадыты. Анализу были подвергнуты и данные за другие годы.

Мощность побегов — расчетная характеристика, которая в принятом нами подходе усредняется дважды: по каждой площадке и в целом по выборке. Несомненно, это отражается на ее точности, главным образом за счет округления при втором усреднении. В результате средняя арифметическая не всегда точно равна оценке, получаемой по «сборному образцу», т. е. как частное от деления суммарной биомассы выборки на общее число представленных в ней побегов.

Если не возникает необходимости проводить строгие сравнения мощности побегов на разных участках (для чего нужна m_x), предпочтительней оценка по «сборному образцу», прошедшая только одно округление. Следует особо подчеркнуть, что производная ха-

рактеристика ни в коем случае не должна иметь большее число знаков после запятой по сравнению с исходной характеристикой — это мнимая «точность», искажающая оценку. Поэтому, если побеги некрупные, показателем их мощности может быть масса не одного, а 10, 100 и т. п. побегов, т. е. такого их числа, которое имеет среднюю массу, соответствующую точности взвешивания биомассы образца с площадки [86].

Если существуют давно известные способы расчета необходимого объема выборки, который может обеспечить получение средних оценок (относительно к единице площади) с заданной точностью, то для «бесплощадочных» показателей не существует вполне удовлетворительных методов определения объема выборки — известно только, что чем она больше, тем лучше. Впрочем, при одновременном учете плотности стеблестоя и запаса надземной биомассы этот вопрос не актуален, так как выборочной оценке биомассы и плотности соответствует «сплошной» по отношению к выборке учет мощности побегов.

В связи с тем, что даже на первый взгляд в очень выравненных травостоях всегда существует пространственная неоднородность, наиболее соответствующим структуре объекта остается традиционный площадочный метод учета, хотя и более трудоемкий (затраты труда на выкапывание или срезание 50, 100 и даже большего числа модельных растений все же несоизмеримы с затратами труда на сбор материала с площадок, которых на каждом участке закладывают, как правило, не менее 20). Вот тут-то и становится особенно актуальным вопрос о размере учетной площадки, который обычно определяется [30] опытом и интуицией исследователя. Если еще 2—3 десятилетия назад, не говоря уже о более раннем периоде, учеты проводили на очень небольшом числе площадок (3—4 площадки по 0,5—1 м^2 на лугах европейской части СССР [73]) то в наши дни обычны серии более мелких площадок. При учете плотности и биомассы многие исследователи применяют стандартные раункиеровские площадки. Для сомкнутых травянистых сообществ это, по-видимому, наиболее приемлемый размер площадки.

Выборка из ненарушенного сообщества, отразившая существующую гетерогенность, может подвергаться редукции, группировкам и, таким образом, способна служить надежной основой оценки реального и потенциального уровня признака, так как в ней отражены не 2-3 его градации, а весь диапазон изменчивости (в отличие от поэкземплярного избирательного учета «крупных», «средних» и «мелких» модельных растений).

Тщательному анализу связи между мощностью побегов и запасом надземной биомассы на однородном материале (один вид, один сезон, одна территория — 15 участков вейниковых лугов в ближайших окрестностях фактории Хадыта, 1984 г.) предшествовала об-

работка материала, собранного в разные годы на участках, значительно отдаленных друг от друга.

Этот материал включал данные по пяти видам (в том числе и по вейнику Лангсдорфа). Обработка его должна была показать, является ли общей для обследованных объектов закономерностью связь запаса надземной биомассы с мощностью побегов. Был получен четкий утвердительный ответ (табл. 26). Разница плотности стеблестоя и мощности побегов как факториальных признаков заключается в том, что плотностный контроль уровня продуктивности — прямой, тогда как мощность побегов, хотя и влияет на величину запаса надземной биомассы, сама в большинстве случаев подвержена плотностному контролю (табл. 27). Таким образом, в схеме

Таблица 26

Связь запаса надземной биомассы доминантов крупнозлаковых сообществ с мощностью побегов

Шифр участка	n_1	$\bar{X}_1$	n_2	$\bar{X}_2$	n_3	$\bar{X}_3$	n_4	$\bar{X}_4$	η	t
А орт.	7	18,7	17	27,4	6	29,8	3	30,8	0,46	3,3
А пл.	6	10,8	19	25,1	16	30,0	7	41,1	0,66	8,2
А (орт.)	4	31,3	14	32,8	19	41,1	5	54,1	0,59	5,9
ХДЛ	27	64,4	19	79,9	5	61,2	3	80,9	0,36	3,0
ДЛН	13	52,5	27	65,6	17	74,9	8	85,0	0,55	6,9
ДЛХ	7	62,2	8	55,9	8	65,1	4	50,5	0,37	2,3
ПБЛ	9	23,1	13	20,4	11	20,9	3	35,4	0,35	4,6
ХБ	5	19,6	22	20,8	15	26,2	8	29,9	0,52	5,2
АБ	12	22,3	16	29,9	6	37,6	6	30,8	0,62	6,2
ВБ	6	42,6	4	41,4	5	45,9	5	55,3	0,52	3,2
ТЗ	8	19,9	29	25,8	21	28,5	6	30,6	0,41	4,1
ВЛ-I	12	44,7	24	41,8	4	86,5	—	—	0,73	10,4
ВЛ-II	12	31,7	21	42,6	12	41,4	5	44,3	0,41	3,4
ВЛ-III	31	56,9	35	64,1	21	76,4	6	76,7	0,35	3,9
КВЛ	8	31,3	31	41,6	18	44,8	3	60,9	0,43	3,9
ХВЛ	5	65,5	18	75,8	18	85,4	9	110,6	0,53	5,3
ЧмВЛ	5	11,2	26	14,0	15	16,9	4	21,6	0,36	3,0
ПВЛ-I	6	12,8	18	16,1	15	20,3	6	26,1	0,58	5,8
ПВЛ-II	3	20,0	19	28,7	25	39,4	3	46,5	0,49	4,4
ЧТВЛ-I	6	15,6	7	22,0	11	32,0	6	38,1	0,87	21,8
ЧТВЛ-II	4	36,6	32	54,5	11	51,6	3	95,5	0,57	6,3
ЧТВЛ-III	16	47,4	8	47,3	3	51,8	3	81,3	0,55	4,2
ЧТВЛ-IV	3	22,1	11	31,4	12	42,1	4	60,5	0,69	7,7
КпрВЛ-I	10	39,8	17	56,9	9	59,2	3	83,3	0,55	5,0
КпрВЛ-II	19	48,5	21	60,4	7	67,3	3	73,8	0,41	3,4
ВЛС-79	10	79,2	12	108,6	5	123,5	—	—	0,44	2,9
ВЛШ-79	9	57,7	14	96,9	3	142,3	—	—	0,76	9,5
КВЛХ-79	8	33,3	8	55,6	9	70,3	6	62,6	0,61	5,5
ПВЛХ-79	13	21,4	15	42,7	4	66,4	—	—	0,51	3,9
РХВЛП-79	8	70,0	9	93,9	3	95,6	5	105,3	0,60	4,6
ВЛП-80	32	66,9	48	86,5	13	105,6	8	103,2	0,47	5,9
ХВЛП-80	64	79,9	28	101,8	4	116,0	4	164,6	0,74	18,5

регуляции уровня продуктивности мощность побегов одновременно выступает как результативный (связь с плотностью стеблестоя) и факториальный (связь запаса надземной биомассы с мощностью побегов) признак.

Ограниченность «полномочий» мощности побегов как факториального признака проявляется в тех случаях, когда наибольшей мощности побегов не соответствует наибольший запас надземной биомассы — максимум последнего сдвинут на класс влево. Именно такая ситуация сложилась на участках КВЛ, АБ, ТЗ, А пл., ДЛХ. В этих сообществах большее регуляторное по отношению к уровню продуктивности значение имеет плотность стеблестоя.

То обстоятельство, что двум (предпоследнему или последнему) классам наибольшей мощности побегов, так же как и двум классам наибольшей плотности стеблестоя (см. гл. III), соответствует наибольший запас надземной биомассы, не согласуется, на первый взгляд, с ранжированием классовых средних мощности побегов как результативного признака. Из результатов анализа плотностного контроля уровня продуктивности следует, что по мере роста плотности стеблестоя биомасса возрастает, а мощность побегов в основном уменьшается.

Дело в том, что при ранжировании по разным факториальным признакам происходит очень существенная перегруппировка ряда, представляющего варианты результативного признака — запаса надземной биомассы. В часть выборки, используемую для расчета средней прогрессивной запаса биомассы, попадают и те площадки, на которых продукция выше среднего уровня обеспечивается повы-

Таблица 27

Связь мощности побегов вейника Лангсдорфа с плотностью стеблестоя (1984)

Шифр участка	n_1	$\bar{X}_1$	n_2	$\bar{X}_2$	n_3	$\bar{X}_3$	n_4	$\bar{X}_4$	n_5
ВЛ-I	11	4,3	17	4,2	7	4,8	5	4,3	—
ВЛ-II	5	4,1	14	4,9	17	4,4	8	3,9	6
ВЛ-III	36	5,4	33	4,8	16	4,4	4	4,6	4
КВЛ	8	2,9	25	2,9	15	2,6	8	2,6	4
ХВЛ	14	7,7	21	7,3	8	6,2	4	5,6	3
ЧмВЛ	12	3,2	17	2,7	14	2,7	4	2,1	3
ПВЛ-I	5	2,2	19	2,3	15	2,4	3	2,7	3
ПВЛ-II	6	3,1	19	3,2	11	3,1	11	3,4	3
ПВЛ-III	6	2,0	9	1,8	4	2,1	6	2,2	—
ЧТВЛ-I	4	1,8	11	2,2	9	2,0	6	2,6	—
ЧТВЛ-II	8	4,8	12	4,4	19	4,8	8	3,7	3
ЧТВЛ-III	3	5,4	7	5,4	11	4,7	3	3,7	6
ЧТВЛ-IV	6	4,0	14	4,6	7	4,3	3	5,5	—
КпрВЛ-I	3	9,9	7	10,1	10	8,8	11	7,6	9
КпрВЛ-II	4	7,4	17	7,5	19	6,7	7	5,5	3

шенной плотностью стеблестоя, и те, на которых при плотности ниже средней для участка развиваются более мощные побеги. Таким образом, при сужении диапазона значений величины запаса надземной биомассы не происходит сокращения размаха варьирования (при уменьшении объема выборки) мощности побегов и плотности стеблестоя. Попадающие в классы наибольших значений разных факториальных признаков площадки с высоким уровнем продуктивности принадлежат как раз этой части выборки, однако это не одни и те же площадки в каждом случае. На примере трех участков вейниковых сообществ разной структуры (ВЛ-1, КВЛ, ЧмВЛ) рассмотрим оценки доли (в выборках, редуцированных по НБ вейника) тех площадок, на которых продуктивности на уровне средней прогрессивной соответствуют более высокая, чем в среднем для участка, плотность стеблестоя, мощность побегов и одновременно более высокие, чем в среднем, значения обоих этих показателей. Для плотности стеблестоя это совпадение составляет в чистом вейниковом травостое 43%, на княженично-вейниковом лугу — 35%, на чемерицево-вейниковом лугу — 53%. Соответственно для мощности побегов — 7, 26 и 14%, для мощности побегов и плотности стеблестоя — 50, 39 и 33%.

Независимо от того, какой признак принимается за факториальный, в классы его наибольших значений попадают площадки, где по обоим факториальным признакам (ПС и МП) $x_i > \bar{X}$. Чем больше доля таких площадок, тем ближе между собой максимальные классовые средние результативного признака при анализе связи с разными факториальными признаками, тем уравновешенней относительно друг друга регуляторные функции факториальных признаков.

X_5	η	t
—	0,23	1,5
3,7	0,47	4,3
4,1	0,36	4,0
2,8	0	—
6,0	0,44	4,0
2,8	0,40	3,3
2,1	0	0
3,1	0,12	0,9
—	0,41	2,4
—	0,44	2,9
4,0	0,36	3,0
3,6	0,49	3,5
—	0,55	4,2
8,0	0,33	2,4
5,4	0,36	3,0

При расчете максимальной биомассы, скорректированной по плотности стеблестоя, в редуцированную выборку не попали площадки, на которых были крупные побеги, но разреженный стеблестой. Напротив, щадки, на которых были крупные побеги, но разреженный стеблестой. Напротив, эти площадки были включены в выборку, редуцируемую одновременно по мощности побегов и биомассе, в результате чего плотность стеблестоя в этой части выборки на многих участках не отличалась от общих средних, а на одном из участков (ДЛН) была достоверно меньше. Достоверно больше, чем для участка в среднем, плотность стеблестоя в редуцируемых по мощности побегов и биомассе выборках была только на 5 участках из 26: А(орт.), ВЛ-1, ПВЛ-II, ПВЛ-III, ЧТВЛ-IV.

На этих участках высокая продуктивность может быть достигнута при одновременном увеличении плотности стеблестоя и мощности побегов, которые в целом по каждому участку далеки от экотопически допустимого верхнего предела.

Проанализируем, какие значения мощности побегов соответствуют выборкам, редуцируемым по плотности стеблестоя, надземной биомассе и одновременно по обоим показателям (табл. 28). Указанные типы редукции вместе не привели к существенному изменению мощности побегов на 13 из 28 участков. При редукции выборки по плотности стеблестоя на 5 участках мощность побегов оказалась достоверно меньше, чем в среднем для участка, составляя от нее 78,6—93,0%; при повышении плотности стеблестоя до уровня средней прогрессивной здесь возможно проявление эффекта загущения.

Таблица 28

Оценка мощности побегов (масса 10 побегов, г) доминантов крупнозлаковых сообществ по редуцированным выборкам

Шифр участка	Редукция по			
	ПС	НБ	ПС и НБ	МП и НБ
РЛхЛ	3,2±0,2	3,6±0,2	3,3±0,2	3,9±0,2
А орт.	6,4±0,4	8,0±0,6	6,8±0,4	9,9±0,8
А пл.	11,3±0,5	13,3±0,5	12,9±0,5	14,1±0,4
А (орт.)	9,4±0,4	10,2±0,3	10,0±0,4	10,8±0,3
ПБЛ	2,2±0,2	2,9±0,3	2,4±0,4	4,0±0,2
ХБ	3,6±0,2	4,9±0,2	4,3±0,2	5,3±0,2
АБ	6,1±0,4	9,0±0,6	7,4±0,6	10,3±0,6
ВБ	4,9±0,4	5,7±0,4	5,3±0,4	6,4±0,3
МБ	4,7±0,2	4,8±0,3	4,7±0,2	5,5±0,3
ХДЛ	15,5±0,6	16,3±0,6	16,0±0,7	18,6±0,9
ДЛН	12,2±0,7	15,2±0,6	12,8±0,7	17,5±0,4
ДЛХ	14,9±0,7	16,8±0,7	15,8±0,7	19,0±0,5
ТЗ	6,5±0,2	7,2±0,2	6,9±0,2	7,8±0,2
ВЛ-I	4,4±0,3	4,8±0,3	4,7±0,4	5,6±0,4
ВЛ-II	4,0±0,1	4,6±0,2	4,1±0,1	5,2±0,2
ВЛ-III	4,6±0,2	5,4±0,2	4,9±0,2	6,3±0,2
КВЛ	2,6±0,1	3,0±0,1	2,9±0,1	3,2±0,1
ХВЛ	6,2±0,4	7,9±0,4	7,0±0,5	9,0±0,3
ЧмВЛ	2,6±0,2	2,9±0,2	2,7±0,2	3,6±0,2
ПВЛ-I	2,4±0,1	2,8±0,1	2,7±0,1	2,9±0,1
ПВЛ-II	3,2±0,1	3,5±0,1	3,4±0,1	3,7±0,1
ПВЛ-III	2,2±0,1	2,2±0,1	2,2±0,1	2,4±0,1
ЧТВЛ-I	2,3±0,1	2,6±0,1	2,5±0,1	2,6±0,1
ЧТВЛ-II	4,5±0,2	4,9±0,2	4,8±0,3	5,9±0,4
ЧТВЛ-III	4,2±0,5	5,2±0,5	4,4±0,6	6,6±0,6
ЧТВЛ-IV	4,9±0,2	4,9±0,2	5,0±0,2	5,1±0,2
КпрВЛ-I	7,5±0,5	10,4±0,7	9,6±0,5	11,2±0,7
КпрВЛ-II	6,0±0,2	7,6±0,4	6,3±0,2	9,1±0,5

Все остальные участки сохраняют мощность побегов примерно такую же, как в полной выборке, т. е. плотность стеблестоя на них ниже экотопически допустимого предела, что согласуется с мнением [6,7] о некоторой разреженности естественных злаковых травостоев Севера.

Редукция выборок по надземной биомассе отразилась (табл. 29, 30) на мощности побегов бекмании (участок ХБ), арктофилы (2 участка) и вейника (6 участков из 15). Отклонения от средних для участка значений были однонаправленными (в сторону превышения их — табл. 31). Сам по себе этот факт может рассматриваться как свидетельство внутрипопуляционной дифференциации по мощности побегов и довольно большой доли микроучастков с мощными побегами, но с плотностью стеблестоя ниже средней для участка. Вследствие этого при комбинированной редукции выборок (по ПС и НБ) мощность побегов по-прежнему достоверно превышала общую среднюю только на трех участках — $А_{пл}$, ПВЛ-1, ЧТВЛ-1. Еще на одном участке (ЧТВЛ-IV) мощность побегов возрастала только при этом типе редукции выборки — таким образом может реализоваться оптимальное соотношение между плотностью стеблестоя и биомассой, не достигнутое участком в целом.

При редукции выборок по мощности побегов и биомассе были вычленены высокопродуктивные микроучастки с мощными побегами

Таблица 29

Достоверность отличий (*t*) средней мощности побегов доминантов крупнозлаковых сообществ при разных типах редукции выборки от общих средних

Шифр участка	Редукция по							
	ПС		НБ		ПС и НБ		МП и НБ	
	df	*t*	*df*	*t*	*df*	*t*	*df*	*t*
РЛхЛ	41	0,45	42	1,36	38	0	37	2,73
А орт.	48	1,25	51	1,02	45	0,62	41	2,34
А пл.	70	0,56	66	3,38	61	2,82	63	5,00
А(орт.)	61	0,22	57	2,50	56	1,56	54	4,17
ПБЛ	49	2,14	48	0,28	42	0,89	40	4,28
ХБ	73	1,78	73	2,86	63	0,71	66	4,28
АБ	57	2,50	57	1,67	49	0,38	50	3,33
ВБ	28	0,44	27	1,33	25	0,44	24	3,61
МБ	28	0,36	29	0,56	28	0,36	24	2,50
ХДЛ	80	0,51	78	0,51	74	0,12	65	2,62
ДЛН	81	1,98	87	1,94	78	1,23	76	6,49
ДЛХ	37	2,06	37	0	34	1,09	31	2,82
ТЗ	93	0,71	93	1,78	87	1,00	81	3,57

Таблица 30

Достоверность отличий (t) средней мощности побегов вейника Лангсдорфа при разных типах редукции выборки от общих средних (1984)

Шифр участка	Редукция по							
	ПС		НБ		ПС и НБ		МП и НБ	
	df	*t*	*df*	*t*	*df*	*t*	*df*	*t*
ВЛ-1	55	0	52	1,25	51	0,73	46	2,93
ВЛ-II	68	2,14	73	1,36	65	1,43	61	4,09
ВЛ-III	131	1,30	128	2,27	119	0	112	6,36
КВЛ	83	1,43	81	1,43	75	0,71	73	2,86
ХВЛ	69	1,78	70	2,00	61	0	63	5,56
ЧмВЛ	71	0,87	71	0,43	66	0,45	58	3,64
ПВЛ-1	62	0,71	60	3,57	56	2,86	57	4,29
ПВЛ-II	72	0	73	2,14	67	1,43	65	3,57
ПВЛ-III	33	1,43	33	1,43	33	1,43	29	2,86
ЧТВЛ-1	43	0,71	43	2,86	39	2,14	40	2,86
ЧТВЛ-II	74	0	71	1,43	68	0,83	48	3,11
ЧТВЛ-III	39	0,69	42	1,03	37	0,30	34	2,98
ЧТВЛ-IV	42	1,74	40	1,82	37	2,27	38	2,72
КпрВЛ-1	60	1,72	51	2,22	48	1,56	48	3,21
КпрВЛ-II	70	2,22	73	1,60	65	1,39	61	3,97

независимо от представленных на них интервалов плотности стеблестоя.

Относительная мощность побегов, соответствующая разным типам редукции выборок (см. табл. 31), отражает общие закономерности изменения этого показателя по сравнению со средними для участка значениями при переходе плотности стеблестоя и запаса надземной биомассы на уровень средней прогрессивной, а также при одновременном повышении до уровня средней прогрессивной комбинации признаков — плотности стеблестоя и надземной биомассы, мощности побегов и надземной биомассы. Независимо от степени однородности материала во всех случаях редукция выборок по надземной биомассе не привела к снижению мощности побегов. Редукция по плотности стеблестоя в большей степени (18 участков из 28), чем комбинированная редукция по плотности и биомассе (9 участков из 28), способна указать на возможную угрозу эффекта загущения. Это может иметь важное практическое значение при определении норм высева компонентов культурных сообществ, а также диктовать необходимость своевременного изменения режима использования естественных луговых угодий.

Выравненность выборки повышается при редукции, за очень немногими исключениями (табл. 32). Анализ связи мощности побегов

Таблица 31

Относительная мощность побегов злаков, соответствующая разным типам редукции выборок (в % от общей средней)

Шифр участка	Редукция по			
	ПС	НБ	ПС и НБ	МП и НБ
РЛхЛ	97,0	109,1	100,0	118,2
А орт.	88,9	111,1	94,4	137,5
А пл.	103,7	122,0	118,3	129,4
А(орт.)	101,1	109,7	107,5	116,1
ПБЛ	78,6	103,6	85,7	142,9
ХБ	87,8	119,5	104,9	129,3
АБ	79,2	116,9	96,1	133,8
ВБ	96,1	111,8	103,9	125,5
МБ	102,2	104,3	102,2	119,6
ХДЛ	97,5	102,5	100,6	117,0
ДЛН	88,4	110,1	92,8	126,8
ДЛХ	88,7	100,0	94,0	113,1
ТЗ	97,0	107,5	103,0	116,4
ВЛ-I	100,0	109,1	106,8	127,3
ВЛ-II	93,0	107,0	95,3	120,9
ВЛ-III	93,9	110,2	100,0	128,6
КВЛ	92,9	107,1	103,6	114,3
ХВЛ	88,6	112,9	100,0	128,6
ЧмВЛ	92,9	103,6	96,4	128,6
ПВЛ-I	104,2	121,7	117,4	126,1
ПВЛ-II	100,0	109,4	106,2	115,6
ПВЛ-III	110,0	110,0	110,0	120,0
ЧТВЛ-I	104,5	118,2	113,6	118,2
ЧТВЛ-II	100,0	108,9	106,7	131,1
ЧТВЛ-III	91,3	113,0	95,6	143,5
ЧТВЛ-IV	108,9	108,9	111,0	113,3
КпрВЛ-I	87,2	120,2	111,6	130,2
КпрВЛ-II	88,2	111,8	92,6	133,8

с плотностью стеблестоя в выборках, редуцированных по плотности (табл. 33), показал, что при возрастающей плотности динамика классовых средних мощности побегов представлена теми же типами, что и в полных выборках.

Особого внимания заслуживает то обстоятельство, что средней прогрессивной запаса надземной биомассы в подавляющем большинстве случаев соответствовала мощность побегов, также превышающая средние для участка значения. Напротив, средней прогрессивной плотности стеблестоя соответствовала такая же или несколько меньшая, чем в среднем, мощность побегов. Тем самым показано, что роль мощности побегов в повышении уровня продуктивности ограничивается влиянием плотности стеблестоя (подтверждение известного положения о несовпадении оптимума особи и популяции). Мощность побегов является одновременно фактором и объектом популяционного контроля.

Таблица 32

Коэффициент выравненности (%) мощности побегов злаков в полных и редуцированных выборках

Шифр участка	Полная выборка	Редукция по			
		ПС	НБ	ПС и НБ	МП и НБ
РЛхЛ	76,1	78,8	79,4	79,4	83,6
А орт.	62,2	73,4	66,8	77,2	75,6
А пл.	70,6	77,4	84,2	85,4	88,2
А (орт.)	82,3	81,0	86,1	84,9	90,7
ПБЛ	66,1	65,5	63,8	57,5	86,5
ХБ	71,0	70,6	78,6	80,2	85,7
АБ	62,7	68,7	72,9	84,2	79,8
ВБ	80,0	76,4	77,7	78,1	90,2
МБ	81,7	84,3	81,0	84,3	86,6
ХДЛ	75,9	78,8	79,6	78,0	83,3
ДЛН	76,3	76,5	78,6	77,9	79,7
ДЛХ	81,2	83,9	84,7	87,0	87,8
ТЗ	81,3	82,5	84,4	86,7	87,2
ВЛП-80	9,7	75,8	80,6	82,0	79,8
ХВЛП-80	63,1	69,6	65,8	66,4	70,6
ВЛ-I	79,3	71,1	73,5	71,9	81,1
ВЛ-II	78,1	83,8	81,3	87,1	87,5
ВЛ-III	74,7	76,5	75,6	78,6	85,6
КВЛ	79,6	74,6	83,0	80,3	87,8
ХВЛ	74,7	71,0	77,0	75,7	87,7
ЧмВЛ	72,5	70,0	69,3	70,0	81,4
ПВЛ-I	77,4	73,8	81,4	90,0	87,6
ПВЛ-II	80,0	80,3	86,6	85,9	91,4
ПВЛ-III	77,5	85,9	85,9	85,9	88,3
ЧТВЛ-I	75,5	77,8	88,5	89,2	89,6
ЧТВЛ-II	75,1	71,3	75,3	74,6	79,0
ЧТВЛ-III	67,0	61,0	63,5	60,0	76,4
ЧТВЛ-IV	83,6	82,7	88,6	87,4	90,6
КпрВЛ-I	66,6	68,3	76,7	82,2	80,0
КпрВЛ-II	69,3	82,2	72,1	86,4	80,3

Таблица 33

Связь мощности побегов злаков с плотностью стеблестоя (редукция по ПС)

Шифр участка	n_1	$\bar{X}_1$	n_2	$\bar{X}_2$	n_3	$\bar{X}_3$	n_4	$\bar{X}_4$	η	t
ВЛП-80	32	6,0	7	6,2	4	5,9	5	6,0	0,07	0,5
ВЛ-I	7	4,7	5	4,3	5	4,3	—	—	0,24	0,7
ВЛ-II	4	4,5	5	4,0	7	3,7	4	3,8	0,49	2,9
ВЛ-III	25	4,8	8	4,1	3	4,6	4	4,0	0,31	2,2
КВЛ	11	2,5	7	2,9	3	2,0	4	2,8	0,41	2,4
ХВЛП-80	30	8,2	10	6,7	5	7,9	3	8,5	0,25	1,8
ХВЛ	9	6,4	9	6,0	3	6,0	—	—	0,12	0,6

Продолжение табл. 33.

Шифр участка	n_1	$\bar{X}_1$	n_2	$\bar{X}_2$	n_3	$\bar{X}_3$	n_4	$\bar{X}_4$	η	t
ЧмВЛ	11	2,5	5	3,0	4	2,1	3	2,8	0,40	2,4
ПВЛ-1	4	2,4	12	2,5	3	2,1	—	—	0,22	1,0
ЧТВЛ-II	18	4,7	5	3,8	3	4,0	—	—	0,32	1,8
КпрВЛ-1	6	6,3	7	8,0	4	9,1	5	7,1	0,42	2,3
КпрВЛ-II	15	6,3	4	5,3	3	5,4	—	—	0,46	2,7
А пл.	14	10,9	7	11,3	3	13,3	—	—	0,28	1,5
А (орт.)	4	8,4	8	9,4	5	11,4	4	8,0	0,69	6,3
ПБЛ	6	2,5	5	2,5	4	1,8	—	—	0,17	0,7
ХДЛ	20	16,0	5	15,6	3	12,2	—	—	0,35	2,2
ТЗ	7	7,1	21	6,5	3	5,3	—	—	0,18	1,5

* * *

* Глава V *
Структура реального и потенциального запаса надземной биомассы разнотравно-злаковых лугов

*

Количественные соотношения между видами и группами видов растений — одна из важнейших черт фитоценоза. Хотя в общем они не отличаются стабильностью [23], но в сложившемся фитоценозе относительно устойчивы [135].

Динамика структуры сообщества приводит к возникновению гетерогенности экотопа [267], которая дополняет и усложняет гетерогенность, обусловленную абиотическими факторами. Вследствие гетерогенности среды сообщество представляет собой мозаику микроучастков, отражающих не только преобладающие в этом году условия, но и имеющих временной сдвиг (в сторону условий более сухого или влажного года). Одно и то же местообитание в разные годы благоприятно для разных компонентов сообщества [205], и это — одна из причин флюктуаций состава и структуры (хрестоматийный пример: «клеверные» и «злаковые» годы).

Состояние фитоценоза в разные по условиям вегетационные периоды может быть охарактеризовано на основе анализа данных за любой год, тем более что для злаковников показано [236] примерное совпадение амплитуд пространственной и разногодичной изменчивости уровня продуктивности.

В системе иерархии уровней регулирования продуктивности ведущее положение занимает климатический уровень [10]. А. П. Шенников [135] отмечал, что степень разногодичной изменчивости фитоценозов зависит от амплитуды колебаний метеорологических показателей и связанной с ними влажности почвы. Конкретные подтверждения этого положения по отношению к уровню продуктивности дикорастущих злаковников многочисленны [84, 115, 211, 221, 236, 237].

Разногодичная изменчивость уровня продуктивности разнотравно-злаковых сообществ отражает и изменение структуры запаса надземной биомассы — результат по-разному складывающихся в зависимости от условий года отношений между компонентами.

Структура запаса надземной биомассы показывает, для каких компонентов сообщества благоприятны условия данного года.

Если учеты на том или ином участке проводятся впервые и прямых доказательств изменения доли доминирующего вида в общем запасе биомассы нет, этот вопрос можно решить с помощью средней прогрессивной общего запаса. Так, на 10 участках разнотравно-вейниковых лугов в 1984 г. при редукции выборки по общему запасу надземной биомассы (злаки + разнотравье) концентрация доминирования вейника Лангсдорфа по биомассе увеличилась до 70—87% против исходной 68—77%. Следовательно, этот год был благоприятным для вейника, что дополнительно подтверждается еще большим (до 77—88%) возрастанием концентрации доминирования этого вида при редукции выборки по биомассе вейника.

Потенциальная биомасса разнотравно-злакового сообщества должна оцениваться с учетом экотопических и ценотических ограничений. Ценотический предел уровня продуктивности в той или иной степени отличается от экотопического, и по этой разнице можно судить о том, насколько далека структура сообщества от оптимальной. Оценка экотопического предела имеет в виду расчет среднего запаса надземной биомассы по тем площадкам, где $x_i > \bar{X}$ одновременно для злаков и разнотравья (комбинированная редукция выборки). Редуцированная для расчета средней прогрессивной запаса биомассы разнотравья выборка условно может рассматриваться как аналог полной выборки в год, благоприятный для развития разнотравья. Соответственно выборка, по которой оценивается средняя прогрессивная запаса биомассы злаков, характеризует ценотические отношения в условиях, благоприятных для роста злаков. Анализ связей в редуцированных выборках может показать характер изменений соотношения механизмов конкуренции (пространственное исключение, выражающееся в снижении плотности; подавление роста — снижение мощности побегов) при перестройке структуры сообщества. Анализ связей между запасом надземной биомассы компонентов вейниково-разнотравных сообществ на основе полных (табл. 34) и редуцированных (табл. 35, 36) выборок показал динамичность связей, включая их утрату при переходе на потенциальный уровень продуктивности.

Оценки потенциального уровня продуктивности разнотравно-злаковых сообществ могут быть представлены в виде экотопического предела (I), средней прогрессивной общего запаса надземной биомассы (II), ценотического предела, определяемого по злакам (III) и разнотравью (IV). Рассмотрим соотношение этих оценок на примере двух участков разнотравно-двукисточниковых лугов (Шалинский район Свердловской области, 1985 г.).

При очень близких средних величинах общего запаса надземной биомассы (49,4 и 45,7 г/0,1 м^2) участки различались по степени концентрации доминирования двукисточника (47,3 и 78,3%). Кроме

Таблица 34

Связь между запасом надземной биомассы вейника и разнотравья в разнотравно-вейниковых сообществах

Шифр участка	df	Факторальный признак			
		НБ вейника		НБ разнотравья	
		η	t	η	t
ЧмВЛ	48	0,39	3,2	0,25	1,9
ПВЛ-I	43	0,31	2,4	0,24	1,7
ПВЛ-II	48	0,53	5,3	0,40	3,3
ПВЛ-III	23	0,42	2,6	0,27	1,5
ЧТВЛ-I	28	0,28	1,6	0,58	4,8
ЧТВЛ-II	48	0,74	12,3	0,35	2,9
ЧТВЛ-IV	28	0,62	5,6	0,54	4.2
ЧТВЛ-III	28	0,41	2,7	0,45	32
КпрВЛ-I	38	0,40	3,1	0,26	1,7
КпрВЛ-II	48	0,35	2,9	0,30	2,3

Таблица 35

Связь запаса надземной биомассы вейника и разнотравья (редуцированные выборки)

Шифр участка	Редукция по НБ			
	вейника		разнотравья	
	η	t	η	t
ЧмВЛ	0,30	1,5	0,19	0,9
ПВЛ-I	0,50	2,8	0,73	6,1
ПВЛ-II	0,87	17,4	0,34	1,8
ЧТВЛ-I	0,14	0,6	0,71	5,1
ЧТВЛ-II	0,47	2,9	0,21	0,9
КпрВЛ-I	0,21	0,8	0,09	0,4
КпрВЛ-II	0,06	0,3	0,31	1,4

Таблица 36

Связь запаса надземной биомассы разнотравья и вейника (редуцированные выборки)

Шифр участка	Редукция по НБ			
	вейника		разнотравья	
	η	t	η	t
ЧмВЛ	0,29	1,4	0,37	1,9
ПВЛ-I	0,26	1,1	0,47	2,4
ПВЛ-II	0,37	2,1	0,48	2,8
ЧТВЛ-I	0,02	0,04	0,68	4,5
ЧТВЛ-II	0,20	1,0	0,35	1,8
КпрВЛ-I	0,38	1,6	0,29	1,4
КпрВЛ-II	0,27	1,5	0,41	2,0

того, на первом участке при практически равных долях компонентов связи между ними отсутствовали, а на втором запас биомассы двукисточника (в 3,6 раза превышающий запас биомассы разнотравья) был односторонне связан (η =0,47, t=4,3) с запасом биомассы разнотравья.

При отсутствии связей между компонентами (первый участок) оценки потенциальных уровней практически совпадали: I — 59,1; II — 58,4; III — 57,6; IV — 57,5 г/0,1 м^2. Ценотические ограничения обусловили тенденцию увеличения разрыва между оценками потенциального уровня продуктивности на втором участке: I — 64,6; II — 58,2; III — 56,7; IV — 51,3 г/0,1 м^2.

Оценки I и II на обоих участках показали очень слабо выраженную тенденцию уменьшения (на 0,8—2,7%) степени концентрации доминирования двукисточника по сравнению с полными выборками. Таким образом, видно, что реальный уровень продуктивности (оцениваемый по полной выборке) обеспечивается примерно при том же соотношении компонентов, которое определяется экотопическим пределом. Потенциальный уровень, оцениваемый средней прогрессивной, учитывает, как правило, именно это соотношение.

В рассматриваемых случаях различия оценок ценотических пределов по разным компонентам статистически недостоверны. Из этого следует, что за счет изменения соотношения между компонентами (что аналогично разногодичной изменчивости структуры) сообщество способно относительно стабилизировать уровень продуктивности. Диапазон изменчивости концентрации доминирования двукисточника при этом достаточно широк: 21,0—58,5% на первом и 68,3—83,1% на втором участке.

Д. Гудмэн [171] обратил внимание на необоснованность широко распространенной гипотезы о том, что большему видовому разнообразию соответствует и большая стабильность сообщества. Имеются данные, показывающие, что стабильность выше при меньшем видовом разнообразии [190], а видовое разнообразие может снижаться по мере роста продуктивности [253], так как они не связаны друг с другом [185]. В. И. Василевич [17] обосновал следующее заключение: высокое видовое разнообразие сообществ не определяет их высокой продуктивности и устойчивости. В целом система тем стабильней, чем больше связей между ее компонентами [143].

Рассмотрим разногодичную изменчивость структуры запаса надземной биомассы на примере двух луговых сообществ поймы р. Хадыты. Аллювиальный пижмово-хвощово-кострецовый луг, образованный ***Bromopsis pumpelliana, Equisetum arvense*** и ***Tanacetum bipinnatum,*** представляет одну из ранних стадий формирования растительного покрова на первично свободном субстрате. Напротив, подмаренниково-вейниковый луг, основу травостоя которого составляют ***Calamagrostis purpurea ssp. langsdorffii*** и ***Galium boreale,*** — заключительная стадия того же сукцессионного ряда.

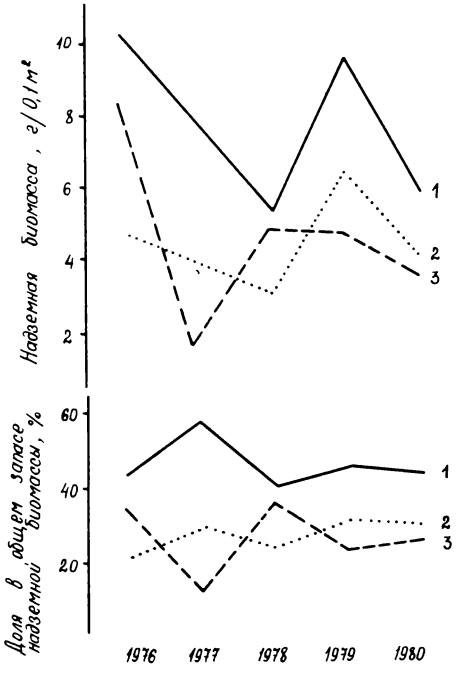

Рис. 1. Динамика структуры запаса надземной биомассы аллювиального пижмово-хвощово-кострецового луга: 1 — кострец, 2 — пижма, 3 — хвощ

Флористическая бедность травянистых сообществ поймы, особенно прирусловой, хорошо объясняется известным положением [239, 270]: чем дольше — в геологическом масштабе — время существования участка, тем выше видовое разнообразие сообщества. Кроме того, число видов в составе пойменных сообществ тем меньше, чем длительней паводок [149].

Как известно, «колебания любого фактора среды оказывают благоприятное влияние на численность и благосостояние популяций одних видов и неблагоприятное — на популяции других» [18, с. 345], что выражается и в разногодичной изменчивости их продуктивности. Ценотические последствия динамики того или иного компонента в первую очередь следует связывать с относительным вкладом его в общую продукцию сообщества. То обстоятельство, что на пижмово-хвощово-кострецовом лугу динамика биомассы (в абсолютных значениях) хвоща не сходна с динамикой других компонентов, а доля его в общем запасе надземной биомассы в отдельные годы приближается к 40%, свидетельствует о регуляторной роли этого компонента, стабилизирующего продуктивность сообщества (рис. 1). Если бы, допустим, все 3 компонента имели одинаковые динамические тенденции (теоретически это вполне допустимо, так как сообщество несомкнутое), насколько бы возрос размах разногодичной изменчивости! Уровень продуктивности чистых вейниковых травостоев Хадытинского стационара довольно стабилен (7-летние максимум и минимум на трех постоянных участках различались в 2,1—2,9 раза). За этот же период наблюдений размах разногодичной изменчивости продуктивности княженично-вейникового луга составил 4,1, а подмаренниково-вейникового — 5,3 раза. Эти данные не подтверждают мнение о том, что усложнение структуры стабилизирует уровень продуктивности.

Средняя плотность стеблестоя вейника Лангсдорфа на разнотравно-вейниковых лугах окрестностей фактории Хадыта в 1984 г. составляла 74,8% от плотности его в чистых зарослях и близких к ним сообществ, надземная биомасса—66,1%. На всех 15 участках вейниковых лугов проявилась зависимость запаса надземной биомассы вейника от плотности его стеблестоя (η =0,57—0,95). Потенциальная продуктивность, оцениваемая по средним прогрессивным, по отношению к реальной составила 130% в чистых зарослях и 137% на разнотравно-вейниковых лугах. Плотность стеблестоя, соответствующая средней прогрессивной запаса биомассы, в относительном выражении в обеих группах сообществ была практически одинаковой—122 и 124%. Таким образом, несмотря на различия в составе и структуре сообществ, в плотности стеблестоя и в абсолютных величинах запаса надземной биомассы вейника Лангсдорфа, для полной реализации его потенциальной продуктивности недоставало одного и того же относительного резерва плотности. В интервале плотности, к которому приурочены средние прогрессивные запаса надземной биомассы, не наблюдалось эффекта загущения (средняя масса 10 побегов колебалась от 2,2 до 10,2 г в сравнении с 2,0—8,3 г по всему диапазону выборки).

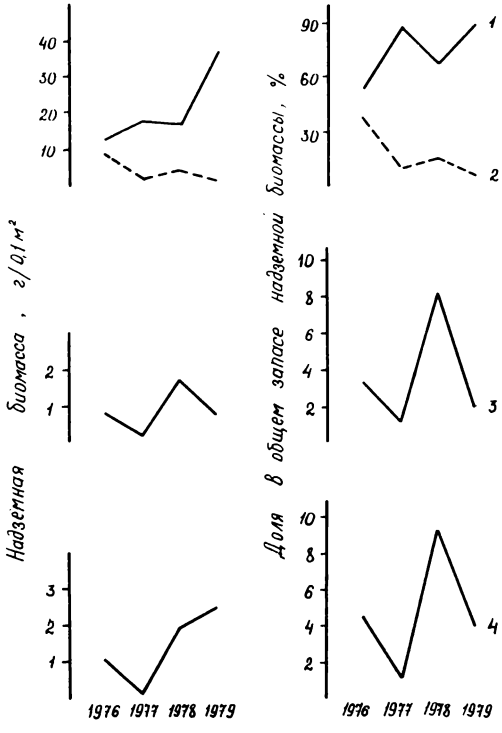

Рис. 2. Динамика структуры запаса надземной биомассы подмаренниково-вейникового луга: 1 — вейник, 2 — подмаренник, 3 — княженика, 4 — хвощ

На примере стационарного участка подмаренниково-вейникового луга, на котором в течение трех лет поддерживался очень близкий уровень продуктивности (при ярко выраженной перестройке структуры и изменении связи между компонентами), резко поднявшийся на четвертый год (рис. 2), рассмотрим соотношение динамики доминирующих видов и других ценозообразователей. Вейник Лангсдорфа

и подмаренник северный, в разные годы совместно формировавшие 82,6—97,6% надземной биомассы, показали противоположную направленность разногодичной изменчивости величины продукции.

У доминирующих видов характер измерения признака (в абсолютном или относительном выражении) не оказал заметного влияния на тип кривой. Княженика и хвощ полевой, дающие весьма незначительный вклад в общий запас биомассы, имели типы динамики, в абсолютном выражении отличающиеся и друг от друга, и от доминантов сообщества. Эти же величины, преобразованные в проценты, показали почти полностью идентичные кривые, близкие к кривой для подмаренника, но отличающиеся от нее положением максимума. Это согласуется с гипотезой Н. Фаулер [165] о том, что сообщество не представляет собой совокупность конкурирующих групп видов. На фоне давления доминанта остальные 3 вида меняют долю своего участия однонаправленно, в противофазе с динамикой доли доминанта. Это обстоятельство свидетельствует скорей о кооперации, чем о конкуренции. Такой путь не только предотвращает элиминирование хотя бы одного из этих компонентов, но даже предопределяет возможность внедрения новых. Этот же участок, повторно обследованный в 1984 г., при общем запасе надземной биомассы 21,4 г/0,1 м^2 (т. е. близком к уровню 1976—1978 гг.) имел следующее соотношение компонентов: вейник — 72,8%, подмаренник — 16,6%, хвощ — 4,4%, княженика — 3,4%. На долю нового компонента — мятлика — приходилось 2,8% общего запаса надземной биомассы.

Вопрос о соотношении и взаимосвязях компонентов надземной биомассы разнотравно-злаковых сообществ рассмотрим на примере 10 участков (пойма р. Хадыты, 1984 г.) с доминированием вейника Лангсдорфа.

Таблица 37

Величина и структура запаса надземной биомассы разнотравно-вейниковых сообществ

Шифр участка	НБ, г/0,1 м^2	Структура НБ, %				
		Злаки		Разнотравье	Хвощ	Княженика
		вейник	др. виды			
ЧмВЛ	21,7	70,1	—	29,9	—	—
ПВЛ-I	26,8	68,4	—	31,6	—	—
ПВЛ-II	45,6	75,8	2,1	20,2	1,8	0,1
ПВЛ-III	21,4	72,8	2,8	16,6	4,4	3,4
ЧТВЛ-I	37,7	73,2	4,5	21,9	1,3	—
ЧТВЛ-II	78,2	70,2	0,3	29,3	0,2	—
ЧТВЛ-III	66,9	76,6	0,2	22,8	0,4	—
ЧТВЛ-IV	55,0	70,2	—	29,8	—	—
КпрВЛ-I	75,6	73,7	—	26,2	0,1	—
КпрВЛ-II	77,2	74,6	—	25,4	—	—

При анализе потенциальной биомассы не принимались в расчет ингредиенты, представленные в виде незначительной примеси (те, которые были учтены методом «сборного образца» — табл. 37).

В реальном запасе отношение биомассы вейника к биомассе разнотравья колебалось от 2,1 до 4,5. Это говорит о том, что вейник занимает положение ведущего доминанта независимо от состава доминантной группы разнотравья. При редукции выборок соотношение между компонентами изменилось, указывая на определенные структурные флюктуации. В условиях, благоприятствующих нарастанию большого запаса биомассы вейника (что отражено в выборке, редуцированной по биомассе вейника), это соотношение варьировало от 3,4 до 8,2, а в условиях, благоприятных для разнотравья (редукция выборки по биомассе разнотравья), — от 1,3 до 3,6. Таким образом, разнотравно-вейниковые луга в среднем течении р. Хадыты, независимо от возможных флюктуаций, характеризуются прочной ценотической позицией вейника Лангсдорфа. Тенденция перехода этих сообществ в следующую, связанную с деградацией, стадию (вейниково-разнотравных лугов) пока не намечается.

Поскольку оценка потенциальной биомассы сообществ, состоящих по меньшей мере из двух компонентов (табл. 38), должна учитывать неодинаковую реакцию их на погодные условия и динамику ценотических отношений, мы считаем оправданным определение для разнотравно-злаковых сообществ двух пределов потенциальной продуктивности — экотопического и ценотического.

В 1984 г. реальная продуктивность рассматриваемых сообществ (вейник + разнотравье) составляла 19,1—77,5 г/0,1 м^2. Экотопический предел уровня их продуктивности колебался от 25,3 до 106,4 г/0,1 м^2, ценотический — от 27,0 до 102,0 г/0,1 м^2.

Таблица 38

Соотношение биомассы (г/0,1 м^2) вейника и разнотравья в среднем для участка (I), при полной реализации потенциальной продуктивности вейника (II) и разнотравья (III)

Шифр участка	I		II		III	
	вейник	разнотравье	вейник	разнотравье	вейник	разнотравье
ЧмВЛ	15,2	6,5	21,2	5,8	14,5	10,2
ПВЛ-I	18,4	8,5	25,8	7,6	17,8	12,7
ПВЛ-II	34,6	9,2	47,0	8,5	29,8	13,3
ПВЛ-III	15,6	3,5	25,0	3,3	12,8	4,9
ЧТВЛ-I	27,6	7,9	35,2	8,2	25,8	10,4
ЧТВЛ-II	54,9	22,6	71,7	19,2	49,3	37,1
ЧТВЛ-III	51,2	14,7	66,7	12,4	41,8	20,3
ЧТВЛ-IV	38,6	15,9	52,1	13,1	32,3	21,8
КпрВЛ-I	55,7	19,5	81,6	20,4	53,0	27,3
КпрВЛ-II	57,6	19,6	73,3	16,9	51,8	32,1

При ранжировании участков по реальному запасу надземной биомассы (злаки + разнотравье), по экотопическому и ценотическому пределу уровня продуктивности у половины участков сохранился неизменным порядковый номер при всех трех ранжировках. Это следующие участки: ПВЛ-1, ПВЛ-II, ЧТВЛ-1, ЧТВЛ-III, ЧТВЛ-IV. На них, по-видимому, действие факторов контроля уровня продуктивности уравновешено. На трех участках (ЧмВЛ, ПВЛ-III, КпрВЛ-II) отмечено совпадение рангов реальной продуктивности и экотопического предела, на участке КпрВЛ-1 — ценотического и экотопического предела. Лишь один из участков (ЧТВЛ-II) менял места при каждой ранжировке, что может рассматриваться как показатель отсутствия устойчивого соотношения контролирующих механизмов.

Из обследованных сообществ наиболее высокопродуктивны кипрейно-вейниковые луга. Ценотическая роль вейника несомненна (с его биомассой, как факториальным признаком, на обоих участках связана биомасса кипрея), но относительно роли кипрея трудно сделать определенный вывод. Если на участке КпрВЛ-II величина биомассы вейника хоть и в слабой степени, но была связана с величиной биомассы кипрея, то на участке КпрВЛ-1 эта связь не проявилась. Рассматривая потенциальную биомассу как сумму средней прогрессивной биомассы вейника и соответствующей ей биомассы кипрея, замечаем, что оценки потенциальной продуктивности, отличаясь друг от друга примерно на 10%, тем не менее, отражают возрастание до одного и того же уровня (81,3 и 80,0%) доли вейника, т. е. структурное сходство между сообществами двух участков. Именно за счет этой внутренней стабильности пропорций на разных уровнях продуктивности, которая обусловлена, вероятно, ценотической ролью вейника, и получаются разные конечные результаты — величина потенциальной продуктивности сообщества. Оценки потенциальной продуктивности кипрейно-вейниковых лугов приводят к заключению, что взаимосвязь между компонентами неблагоприятно отражается на способности сообщества использовать ресурсы экотопа с максимальной полнотой. При односторонней связи между компонентами ценотические ограничения экотопически допустимого уровня продуктивности сообщества выражены не столь отчетливо: на участке 1 экотопический предел — 106,4, а ценотический, или структурный , — 102,0 г/0,1 м^2. Соответствующие оценки для участка с двусторонней связью между компонентами (участок II) — 101,6 и 93,8 г/0,1 м^2. Точно так же наивысший уровень реализации потенциальной продуктивности на разнотравно (с *Ptarmica sp.*)-вейниковых лугах — там, где разнотравье односторонне связано с вейником.

Увеличение запаса биомассы вейника до уровня, ограниченного средней прогрессивной, обычно связано с повышением плотности

стеблестоя и может сопровождаться возрастанием мощности побегов. Если, напротив, условия особенно благоприятствуют развитию разнотравья, то снижение продуктивности вейника совпадает с уменьшением плотности его стеблестоя при практически неизменной мощности побегов. Таким образом, механизм конкуренции разнотравья с вейником — пространственное исключение, а не подавление роста.

Безусловное доминирование вейника определяет возможность его влияния (в том числе и посредством затенения, важного механизма конкуренции со стороны злаков [154, 201]) на продуктивность разнотравья, представленного на лугах Севера очень ограниченным набором видов. Действительно, на 9 участках из 10 биомасса разнотравья, как результативный признак, была связана с биомассой вейника. С биомассой разнотравья как факториальным признаком биомасса вейника была достоверно связана лишь на 6 участках из 10. Двусторонними связи были на 5 из 10 участков.

Биомасса разнотравья, соответствующая средней прогрессивной биомассы вейника, в основном меньше, чем средние для участка значения (табл. 39).

Таблица 39

Оценка запаса надземной биомассы разнотравья (в % от общей средней) при редукции выборки по биомассе вейника и разнотравья

Шифр участка	Редукция по		Шифр участка	Редукция по	
	НБ вейника	НБ разнотравья		НБ вейника	НБ разнотравья
ЧмВЛ	89,2	163,1	ЧТВЛ-II	85,0	164,2
ПВЛ-I	89,4	149,1	ЧТВЛ-III	84,4	138,1
ПВЛ-II	92,4	144,6	ЧТВЛ-IV	82,4	137,1
ПВЛ-III	94,3	140,0	КпрВЛ-I	104,6	140,0
ЧТВЛ-I	103,8	131,6	КпрВЛ-I	86,2	163,8

Напротив, разрыв между средней для участка и средней прогрессивной достигает 64% — формированию большего, чем в среднем, запаса биомассы разнотравья способствует экотопическая, но препятствует ценотическая обстановка. Ценотические позиции вейника Лангсдорфа в пойме р. Хадыты чрезвычайно прочны. Необратимые изменения экотопа, становящегося неблагоприятным для вейника, развиваются лишь через много десятилетий после заселения аллювия травянистой растительностью. Они связаны с динамикой русла и по сроку могут совпадать с наиболее вероятным естественным временем наступления дегенеративной фазы большого жизненного цикла или даже стимулировать ее наступление.

Почему же, при общем широком распространении вейника Лангсдорфа в пойме р. Хадыты, непропорционально мало участков,

на которых он находится в дегенеративной фазе? В первую очередь потому, что, вследствие известной динамичности прирусловья, участков, способных просуществовать в течение полного жизненного цикла вейника (жизненный цикл злаков охватывает десятилетия и даже столетия [91]), действительно мало. Во внепойменных условиях, где вейник имеет время пройти полностью свой жизненный цикл без экзогенных вмешательств, достаточно широко распространены и вейниково-разнотравные луга (например, на территории стационара «Харп» в лесотундре Зауралья [29]). Таким образом, вейник Лангсдорфа в поймах Севера проходит фазы жизненного цикла, характеризующиеся высокой продуктивностью, используя все преимущества режима поемности и достигая уровня продуктивности более высокого, чем во внепойменных условиях.

Подчеркивалась [9, 106] роль антропогенного фактора в возникновении и поддержании материковых лугов лесной зоны. Относительно происхождения пойменных лугов, как отмечал Л. С. Берг [9], существовало две взаимоисключающие точки зрения: В. В. Алехин и А. П. Шенников пойменные луга лесной зоны считали вторичным образованием, возникшим на месте сведенных пойменных лесов, тогда как Г. И. Танфильев относил луга к числу первичных пойменных формаций. В. Н. Сукачев [106] допускал возможность обоих путей генезиса пойменных лугов, особенно на Севере.

Материалы, представленные в этой главе, показали, что в злаковых сообществах разной структуры осуществляется популяционный контроль уровня продуктивности. Этим, в частности, объясняется практически одинаковый относительный разрыв между реальной и потенциальной продуктивностью вейника Лангсдорфа в чистых зарослях и разнотравно-вейниковых сообществах за счет отсутствия одного и того же относительного резерва плотности. В злаково-разнотравных сообществах на популяционные механизмы контроля уровня продуктивности накладываются ценотические (связь между биомассой компонентов), что усложняет систему контроля и предъявляет более жесткие требования к «результату». Именно поэтому разнотравно-вейниковые луга исследованного района менее продуктивны по сравнению с чистыми зарослями этого вида.

* * *

* Глава VI *
Связь между величиной и элементами структуры урожая яровой и озимой пшеницы

*

Агрофитоценоз — полевой культурфитоценоз, и поэтому по отношению к нему можно принять общую формулировку Ю. П. Бялловича [13, с. 21]: «культурфитоценозом называется определенная культура растений, рассматриваемая как совокупность растений, характеризующаяся определенными взаимоотношениями между растениями и между растениями и средой, возникающими в результате наложения реакции ландшафта и борьбы за существование на комплекс целеустремленных растениеводческих мероприятий человека». А. А. Часовенная [128, с. 108] сформулировала следующие основные положения: «агрофитоценоз, являясь конкретной единицей полевой растительности, имеет не только свои, специфические черты, но и черты, сходные с природными сообществами»; «для полевой растительности в целом характерна специфичность условий местообитания, т. е. в той или иной мере окультуренные почвы и регулируемая фитоценотическая среда». В другой работе этого автора [129] агрофитоценоз определяется как элементарная конкретная единица пашенной растительности, однородная по составу и структуре, привязанная к однородному участку. В. В. Туганаев [117] считает, что в понятие агрофитоценоза надо вкладывать не только геоботанический, но и экономический смысл.

Проблема регулирования урожая связана и с правильным выбором сорта, и с агротехникой. Для оптимизации комплекса агротехнических мероприятий в первую очередь целесообразно по возможности четко разделить элементы структуры урожая по преобладающему типу контроля. Согласно оценкам, полученным рядом исследователей (цит. по [61]), наследуемость продуктивной кустистости у разных сортов пшеницы составляет 4,6—7,0%, озерненности колоса — 2,4—35,4%, массы 1000 зерен — 45—81%, продуктивности в целом — 15,0—26,2%. Эти показатели, характеризующие роль генотипического контроля величины и структуры урожая пшеницы, могут служить основой для прикидочной оценки возможной роли экотопических и ценотических факторов контроля уровня про-

дуктивности. Именно взаимодействие генотипического и экотопического контроля в конечном счете определяет судьбу сорта, о чем еще в 1946 г. писал И. И. Шмальгаузен [138, с. 220-221]: «Эволюция в условиях высокой агротехники будет идти всегда в направлении наследственного повышения урожайности... В условиях низкой агротехники... произойдет наследственная стабилизация низкой урожайности». В. Тиллер [116] подчеркивал, что осуществление потенциальной продуктивности зависит от многих факторов, а Я. Лелли [61] утверждал, что максимальный урожай требует оптимальных условий.

Несмотря на одинаковую агротехнику и стандартную норму высева, посевам свойственна разногодичная изменчивость величины и элементов структуры урожая [71], в том числе и такого показателя, как соотношение урожая зерна и запаса вегетативной фитомассы [33]. Такая изменчивость — следствие погодного контроля уровня продуктивности; размах ее можно видеть и при анализе наших материалов, собранных в контрастные по режиму увлажнения годы. За годом с сильной летней засухой (1981; повторяемость засух в Горьковской области составляет примерно 5 раз в столетие [131]) следовал избыточно влажный (1982; такие годы на обследованной территории составляют 50% всех лет [11]), а за ним — близкий к среднемноголетним нормам (1983).

Продуктивность агрофитоценозов в первую очередь оценивается по величине хозяйственного урожая (например, урожая зерна). Удобрения, применяемые с целью повышения урожая, достаются и сорнякам, что способствует их росту. Ценотические отношения между культурой и засоряющими ее растениями — существенная черта агрофитоценоза, сближающая его с естественными сообществами, которые характеризуются взаимоотношением компонентов. Однако, если во многих естественных сообществах результат этих отношений — установление определенных пропорций между элементами — не затрагивает интересов природопользования (ср., например, березняк вейниково-коротконожковый и коротконожково-вейниковый с точки зрения лесоруба), то для агрофитоценоза все обстоит иначе. Дело в том, что зерновые культуры — доминанты слабо- или среднеэдификаторные [117]. В условиях засоренности посевов, особенно высокой, их урожайность падает [40]. Сорные компоненты агрофитоценоза даже в условиях одного и того же поля могут формировать разные типы засоренности. Так, в 1981 г. плакорный участок поля, занятого посевом яровой пшеницы Московская-35, характеризовался марево-пикульниковым, а склоновый участок — пикульниково-маревым типом засоренности при численности сорняков на 1 м^2 на склоне примерно вдвое большей, чем на плакоре.

Одна из задач агрофитоценологии — разработка способов совершенствования структуры агрофитоценозов с целью повышения их продуктивности [78]. На первом этапе, вероятно, достаточно

установить границы экономически нейтрального соотношения культурных и сорных компонентов для разных типов засоренности. Б. М. Миркин [77, с. 61] дает вполне оптимистичный прогноз: «Если усилить эдификаторную роль культуры, она, как правило, сама в состоянии заглушить сорняки». В то время как засорители посевов находились и находятся под пристальным вниманием геоботаников [40, 71, 72, 117, 128], культурные доминанты агрофитоценозов попрежнему интересуют в основном представителей агрономической науки.

При исследовании (включая оценку биомассы) естественных растительных сообществ большое значение имеет анализ их структуры. При изучении агроценопопуляций культурных растений необходима оценка как величины урожая, так и элементов его структуры. Большинство исследователей (среди них, например [24, 85]) число элементов структуры урожая пшеницы ограничивает следующими тремя: плотностью продуктивного стеблестоя, озерненностью колоса и массой 1000 зерен. К этим основным элементам М. С. Савицкий [101] добавил еще продуктивную кустистость и число растений на 1 м^2 при уборке. А. И. Носатовский [83], В. Н. Мамонтова [70], Н. В. Турбин [118] в качестве одного из существенных показателей рассматривали соотношение между урожаем зерна и вегетативной фитомассой.

Подчеркивается, что при оценке элементов структуры урожая необходимо рассматривать корреляцию, существующую между ними, и вместе с тем отмечается, что у пшеницы эти связи еще недостаточно изучены [61]. Однако многие исследователи (например, [228]) работают с небольшими выборками, которые дают мало градаций признаков и вследствие недостаточного объема не подлежат обработке методами корреляционного анализа. Более того, даже методические руководства по агрофитоценологии рекомендовали отбирать то 5 площадок по 1 м^2, то 4 площадки по 0,5 м^2 [72], то 5 площадок по 0,25 м^2 [128], то — что уже более приемлемо — 20 площадок по 0,1 м^2 [71]. Все эти методики предусматривают отбор образцов в пределах пробных площадей 10x10 м.

Используя площадку рекомендованного [71] размера, мы применили другую схему отбора образцов, рассчитывая, что она позволит полней охватить варьирование посевов в пределах поля. Отбор образцов производился по трансекте (дистанционные площадки), пересекающей поле и перпендикулярной рядкам культуры. Если профиль закладывался на склоне, он пересекал все высотные уровни. Когда поле было неоднородно по рельефу или другим показателям (степень смытости почв), профиль разбивали на части и проводили раздельную обработку образцов — так, как это принято [30] при изучении природных сообществ. Учеты были проведены в высокопродуктивных посевах яровой пшеницы Московская-35 (168 пло-

щадок), Белорусская-80 (243 площадки) и трех сортов озимой пшеницы — Ахтырчанка, Мироновская-808, Заря (156 площадок). Характеристика обследованных агроценопопуляций представлена в табл. 40. На некоторых участках были также отобраны элитные снопы. Общий объем проанализированного материала — 19 974 растения, 29 835 побегов, 24 731 колос, 691 329 зерен.

Таблица 40

Характеристика обследованных агроценопопуляций пшеницы

Год учета	Рельеф участка	*n*	ЧР	ЧП	ЧК	ЧЗ	ВФ	УЗ	ОК	М	з/в
					Дерново-подзолистая почва						
					озимая пшеница Мироновская-808						
1982	плакор	33	30,8	48,3	34,9	819	48,4	32,9	23,6	40,6	0,68
					озимая пшеница Заря						
1983	плакор	70	28,6	50,6	39,0	1037	54,1	39,7	26,7	37,6	0,74
					яровая пшеница Белорусская-80						
1983	плакор	50	34,2	50,6	45,0	1252	54,5	45,0	28,3	36,0	0,83
					Светло-серая лесная почва						
					озимая пшеница Ахтырчанка						
1982	плакор	39	26,5	50,1	40,9	997	60,3	39,9	24,6	39,5	0,65
					яровая пшеница Московская-35						
1981	плакор	22	47,1	51,3	40,7	667	31,9	21,2	16,4	32,0	0,66
1981	склон	21	44,1	47,2	34,6	582	26,7	19,7	16,8	34,0	0,74
1982	плакор	25	28,8	50,8	36,7	1042	62,7	41,7	28,6	39,5	0,66
1983	плакор	50	39,3	49,3	43,2	1136	51,1	41,1	26,7	36,2	0,81
1983	склон	50	34,1	53,8	41,8	1205	58,2	40,5	29,3	33,7	0,70
					яровая пшеница Белорусская-80						
1982	плакор	24	30,0	53,1	43,2	1170	53,6	36,4	27,3	30,6	0,68
1982	склон	25	20,0	35,8	29,6	832	42,3	23,4	28,6	28,2	0,57
1982	шлейф склона	24	38,2	59,9	48,8	1454	68,7	45,5	30,4	31,2	0,69
1983	плакор	120	41,3	55,1	50,6	1625	53,6	50,1	32,4	30,9	0,94

Примечание. Здесь и в ряде последующих таблиц: показатели, относимые к единице площади (0,1 м^2) — ЧР (число растений), ЧП (число побегов), ЧК (число колосьев), ВФ (вегетативная фитомасса, г), УЗ (урожай зерна, г); безотносительно единицы площади — ОК (озерненность колоса, т. е. число зерен в нем), М (масса 1000 зерен, г), з+в — соотношение УЗ и ВФ.

Известно [42], что одна из важнейших предпосылок высоких урожаев яровой пшеницы — правильное установление норм высева. Вопрос о дифференциации норм высева яровой пшеницы в России

имеет более чем вековую историю [69]. Опыты, проведенные в Рязанской области, показали, что увеличение нормы высева яровой пшеницы Московская-35 на 1 млн (в диапазоне 6—8 млн) всхожих зерен на 1 га обеспечивает прибавку урожая примерно на 2 ц/га [1].

Так же, как и у растений природных сообществ, в агрофитоценозах наблюдается несовпадение оптимума плотности для особи и популяции. Так, на темно-серых лесных почвах Башкирии наибольший урожай зерна яровой пшеницы получают при норме высева 5,5—6,5, а наиболее крупное зерно — при норме высева 5 млн всхожих зерен на 1 га [103].

Отмечалось [88], что у яровой пшеницы роль побегов кущения в формировании урожая зерна незначительна (в лучшем случае — до 20%) и отсутствует согласованность соотношения основных элементов структуры урожая с его конечной величиной. Хотя в общем яровая пшеница имеет низкую продуктивную кустистость [42], положительное значение кустистости прослеживается достаточно четко [55, 79]. Установлено [69], что удобрения усиливают кущение растений пшеницы очень слабо. Одним из главных факторов, определяющих кустистость этой культуры, является норма высева [55].

Различают [70] кустистость, или коэффициент кущения, к моменту окончания кущения, и коэффициент кущения растений при уборке. У яровой пшеницы Белорусская-80 в 1982 г. на трех элементах рельефа общая кустистость в фазах кущения и выхода в трубку была 2,1—3,0. На последних фазах (период созревания зерна) коэффициент кущения имел значения 1,6—1,8. В течение всего вегетационного периода менее кустистыми были растения со шлейфа склона, характеризовавшегося более высокой плотностью агроценопопуляции. На плакоре и шлейфе склона уменьшение плотности стеблестоя отмечено между выходом в трубку и молочно-восковой спелостью зерна (T=7,4 и 4,0), тогда как на склоне заметное (T=3,4—13,3) отмирание побегов кущения происходило в течение всего лета (табл. 41).

Таблица 41

Сезонная динамика плотности стеблестоя яровой пшеницы Белорусская-80

Элемент рельефа	Кущение	Выход в трубку	Молочно-восковая спелость	Восковая спелость
Плакор	69,6	89,1	49,8	53,3
Склон	81,6	107,4	44,8	35,8
Шлейф склона	82,1	84,9	60,6	59,6

Склон, особенно в условиях избытка влаги (интенсивные ливни) и обусловленного этим активного поверхностного стока и смыва, —

наименее благоприятное местообитание. Хотя процесс кущения здесь более растянут во времени (частично он продолжается и в фазе выхода в трубку, в отличие от других элементов рельефа), изреживание стеблестоя выражено чрезвычайно резко. При практически одинаковой исходной (фаза кущения) плотности стеблестоя на склоне и его шлейфе расхождения между конечными значениями (восковая спелость зерна) стали весьма существенными. В. М. Мосолов еще в 1936 г. (цит. по [75]) пришел к выводу, что склоновые участки вследствие их своеобразного влияния на ход роста растений требуют иной агротехники по сравнению с плакорными. Анализ сезонной динамики агроценопопуляции яровой пшеницы Белорусская-80 на трех элементах рельефа в пределах одного поля (рис. 3) показал, что склон — наименее благоприятное

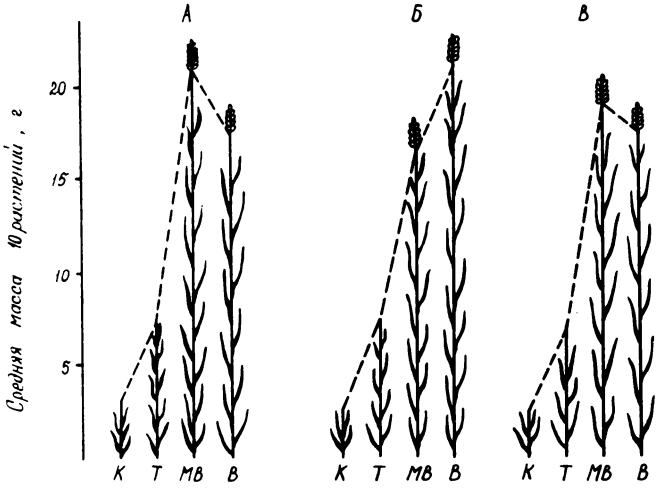

Рис. 3. Сезонная динамика средней вегетативной надземной массы 10 растений яровой пшеницы Белорусская-80 на разных элементах рельефа: А — плакор, Б — склон, В — шлейф склона.
Фазы развития растений: К — кущение, Т — трубкование, МВ — молочно-восковая спелость зерна, В — восковая спелость зерна

местообитание в условиях избыточно влажного лета. Он способен поддерживать плотность агроценопопуляции, значительно меньшую по сравнению с другими элементами рельефа, и поэтому нуждается в пониженных нормах высева. Ф. З. Фаттахова [120], сравнивая продуктивность яровой пшеницы Саратовская-33 на склонах разной экспозиции, установила, что растения с западного склона имели более мощный фотосинтетический аппарат и дали наибольший биологический и хозяйственный урожай.

Н. Г. Потапов, заметивший, что «до сих пор мы не располагаем идеальной научно обоснованной моделью структуры посева пше-

ницы» [88, с. 291], предложил два возможных пути создания высокоурожайных посевов этой культуры. Первый — за счет улучшения качества основного колоса благодаря образованию непродуктивных побегов и повышению эффективности использования ресурсов среды. Второй — за счет загущения (до приемлемого предела) посевов и, как следствие этого, полного отсутствия кущения.

Развивая эти положения, следует указать на необходимость применять для одного и того же сорта в одном и том же регионе разные нормы высева, ориентируясь на прогнозные характеристики условий увлажнения вегетационного периода. Так, для посевов яровой пшеницы в засушливый год (или на бедном агрофоне) важнее создать условия для более эффективного использования ресурсов местообитания, т. е. сознательно занизить плотность агроценопопуляции. Поскольку «засухоустойчивые формы пшеницы характеризуются малой кустистостью» [15, с. 180] и у одного и того же сорта на одной и той же почве (ср. Московскую-35 и Белорусскую-80 на светло-серой лесной почве — табл. 42) коэффициент кущения

Таблица 42

Общая и продуктивная кустистость пшеницы в фазе восковой спелости зерна

Год учета	Рельеф участка	Число растений	Кустистость	
			общая	продуктивная
		Московская-35		
1981	плакор	1037	1,1	0,9
1981	склон	926	1,1	0,8
1982	плакор	720	1,8	1,3
1983	плакор	1966	1,2	1,1
1983	склон	1703	1,6	1,2
		Белорусская-80		
1982	плакор	719	1,8	1,4
1982	склон	500	1,8	1,5
1982	шлейф склона	918	1,6	1,3
1983	плакор	4950	1,3	1,3
1983	плакор*	1709	1,5	1,2
		Заря		
1982	плакор*	440	2,0	1,6
1983	плакор*	2002	1,8	1,4
		Ахтырчанка		
1982	плакор	1027	1,9	1,6
		Мироновская-808		
1982	плакор*	1015	1,6	1,1

* Почва дерново-подзолистая (на всех других участках — светло-серая лесная).

возрастает от сухих лет к умеренно и избыточно влажным, подавление загущенностью посева и без того ослабленной побегообразующей способности вряд ли целесообразно. Именно такую рекомендацию — применять в сухие годы пониженные нормы высева — дал Ю. Б. Коновалов [51]. Богатый агрофон и достаточное увлажнение, напротив, будут способствовать эффективному функционированию агроценопопуляции с большой плотностью, и образование непродуктивных побегов в этом случае необязательно. Разногодичная изменчивость емкости местообитания — реально существующее явление, которое следует учитывать в практике растениеводства для получения высоких и устойчивых урожаев. Вполне обоснованно с экологической точки зрения «можно считать, что в будущем повышение урожаев будет осуществляться... с помощью более рационального использования вегетативной массы на построение зерна» [111, с. 348].

Рассматривая плотность агроценопопуляции в качестве факториального признака, выявленные связи правомерно квалифицировать как зависимости, ибо плотность — одна из основных и самых существенных характеристик популяции. Ее относят к экологическим признакам популяции, причем по средней плотности можно судить, благоприятно ли, и насколько, для данной популяции ее местообитание [78].

Такие общие понятия, как «оптимальная густота стояния растений» [42, с. 263; 102, с. 5] и «оптимальный стеблестой» [102, с. 6], связаны с более узкими определениями Х. Элленберга (цит. по [135]) — «экологический оптимум» (оцениваемый по плотности популяции) [161] и «физиологический оптимум» (оцениваемый по продуктивности [255]). «Эффект плотности», «эффект биомассы» у растений [114] — эти понятия, как и приведенные выше, отражают разные стороны одного явления: популяционной регуляции. В посевах яровой пшеницы она выражена настолько сильно, что «в результате такой регуляции урожаи с гектара при довольно больших изменениях норм высева сближаются» [80, с. 97], «существенной... разницы в густоте продуктивного стеблестоя между фонами плодородия нет» [69, с. 101], «в многочисленных опытах с очень различными нормами высева получали примерно одинаковые урожаи» [137, с. 176]. Вместе с тем, у зерновых культур «главной причиной снижения урожайности служит низкая густота стояния из-за плохой агротехники» [118, с. 41].

Установлена [121] криволинейная зависимость величины урожая пшеницы от плотности стеблестоя. М. С. Савицкий [102], проанализировавший многолетние результаты госсортоиспытания этой культуры, показал наличие именно криволинейной связи при низких, средних и высоких нормах высева. Из наших данных наибольший интерес представляют материалы, отражающие зависимость вели-

чины и элементов структуры урожая яровой пшеницы Московская-35 от плотности агроценопопуляции. Учеты были проведены в годы, значительно различающиеся по погодным условиям (в первую очередь по режиму влажности), но посевы были размещены на одной и той же светло-серой лесной почве (типы почв определены А. М. Паниным и И. Д. Ильиным). Кроме того, в 1981 и 1983 гг. занятые посевами этого сорта поля представляли два элемента рельефа — плакор и склон. Таким образом, многие из полученных зависимостей могут рассматриваться как имеющие общий характер при возделывании Московской-35 на светло-серой лесной почве. По трехлетним данным можно судить также о стабильности или неустойчивости определенных связей.

Число побегов и продуктивных колосьев, запас вегетативной фитомассы на единицу площади достоверно связаны с плотностью агроценопопуляции (табл. 43) на всех обследованных участках. Динамика классовых средних этих признаков в общем однотипна и может расцениваться как поступательная. Так же можно оценить и связь величины урожая зерна с плотностью агроценопопуляции, хотя один участок (колхоз «Крестьянин» Богородского района Горьковской обл., плакор, 1982 г.) показал отклонение от общей закономерности. Здесь, несмотря на очень низкую плотность агроценопопуляции, за счет довольно высокой общей и продуктивной кустистости, а также формирования большого запаса вегетативной фитомассы урожай зерна был получен высокий. Однако при плотности агроценопопуляции более 40 растений/0,1 м^2 урожай зерна снижался (он максимален при плотности 31—40 растений на 0,1 м^2), оставаясь все же на уровне, превышающем среднюю урожайность поля. Это приводит к заключению о сдвинутости экологического оптимума по сравнению с другими участками, где наибольшему урожаю зерна соответствует и наибольшая плотность агроценопопуляции, которая не дает эффекта загущения. На этом же поле, а также на склоновом участке в учхозе «Новинки» Богородского района в 1983 г. число зерен на единицу площади в связи с плотностью агроценопопуляции характеризовалось флюктуирующим типом динамики классовых средних в отличие от поступательного во всех остальных случаях (недостоверностью $\eta = 0{,}33$ на склоновом участке в 1981 г. можно пренебречь вследствие малого объема выборки). Озерненность колоса с ростом плотности агроценопопуляции имела тенденцию к постепенному снижению.

Масса 1000 зерен и соотношение з/в — только эти два признака не проявили устойчивой связи с плотностью агроценопопуляции. В целом для сорта Московская-35 характерна зависимость как величины урожая зерна, так и элементов его структуры от плотности агроценопопуляции. Лучший способ добиться высоких урожаев зерна этого сорта — оптимизировать норму высева.

Таблица 43

Связь величины и элементов структуры урожая яровой пшеницы Московская-35 с плотностью агроценопопуляции на светло-серой лесной почве

ЧР	*n*	УЗ	ЧП	ВФ	ЧК	ЧЗ	М	ОК	з/в
				Плакор (1981)					
10—39	10	17,3	35,4	24,6	27,3	526	33,0	19,2	0,70
40—69	9	23,0	58,7	35,3	47,6	739	31,2	15,6	0,67
70—99	3	29,0	85,3	45,8	65,0	923	31,1	15,1	0,68
	η	0,61	0,88	0,66	0,78	0,67	0,24	0,64	0,08
	t	4,7	17,6	5,5	9,8	5,6	1,2	4,9	0,4
				Склон (1981)					
12—33	5	17,2	26,6	18,5	22,8	481	35,9	20,1	0,89
34—55	12	19,4	47,4	26,2	34,4	578	33,5	16,8	0,75
56—77	4	24,6	72,5	38,4	49,8	757	32,5	15,2	0,64
	η	0,41	0,92	0,91	0,70	0,33	0,55	0,57	0,42
	t	2,3	30,7	22,8	6,4	1,7	3,7	3,8	2,3
				Плакор (1982)					
11—20	3	39,4	33,7	54,2	30,3	1021	37,1	33,0	0,71
21—30	13	38,6	44,9	56,8	32,8	960	39,5	29,2	0,70
31—40	5	49,0	59,0	67,4	44,8	1217	40,2	27,1	0,73
41—50	4	44,6	72,8	82,2	44,2	1104	40,1	25,1	0,54
	η	0,38	0,94	0,81	0,77	0,60	0,53	0,58	0,28
	t	2,2	47,0	11,6	9,6	4,6	3,8	4,5	1,6
				Плакор (1983)					
16—30	12	34,9	37,9	45,8	32,2	957	36,6	29,9	0,78
31—45	21	39,1	45,7	49,2	40,1	1974	36,4	26,7	0,81
46—60	14	48,0	59,4	56,7	52,9	1338	35,8	25,1	0,85
61—75	3	48,1	72,7	58,8	63,3	1338	35,9	21,2	0,81
	η	0,56	0,82	0,36	0,84	0,60	0,45	0,66	0,28
	t	5,6	16,4	3,6	21,0	6,7	4,1	8,2	3,1
				Склон (1983)					
14—29	20	36,8	44,8	54,3	34,4	1023	34,3	31,4	0,69
30—45	23	41,5	56,1	59,9	43,4	1356	33,5	28,6	0,70
41—61	23	41,5	56,1	59,9	43,4	1356	33,5	28,6	0,70
62—77	4	41,6	62,8	59,2	48,0	1242	33,4	26,4	0,72
	3	55,7	85,3	69,2	70,0	1752	31,9	25,1	0,84
	η	0,62	0,80	0,37	0,82	0,58	0,33	0,62	0,37
	t	6,9	16,0	3,7	20,5	6,4	2,5	6,9	3,1

Популяционный контроль величины и структуры урожая яровой пшеницы Белорусская-80 был изучен на фоне влияния орографических и эдафических факторов (плакор, склон, шлейф склона; светло-серая лесная почва — слабосмытая, среднесмытая, намытая, 1982 г.; плакор, 1983 г. — учхоз «Новинки» Богородского района; дерново-подзолистая почва, плакор, 1983 г. — колхоз «Красный Маяк» Городецкого района). Поскольку годы учетов различались

и по погодным условиям, проявившиеся на всех обследованных участках связи между признаками можно считать характерными для сорта при возделывании его в Горьковской области. Известно [90], что в разных почвенно-климатических условиях даже один и тот же сорт демонстрирует неодинаковый набор и характер связей между элементами структуры урожая.

Под безусловным контролем плотности агроценопопуляции (табл. 44, 45) у яровой пшеницы Белорусская-80 находятся те же самые показатели, что и у Московской-35, за исключением озерненности колоса. Связь массы 1000 зерен с плотностью агроценопопуляции неустойчива, а соотношение з/в ни на одном из участков от плотности не зависело. Таким образом, у обоих сортов яровой пшеницы плотностнозависимыми оказались все характеристики, относимые к единице площади. Это обстоятельство с особой силой подчеркивает важность определения оптимальной нормы высева диф-

Таблица 44

Связь величины и элементов структуры урожая яровой пшеницы Белорусская-80 с плотностью агроценопопуляции на разных элементах рельефа (светло-серая лесная почва, 1982)

ЧР	*n*	УЗ	ЧП	ВФ	ЧК	ЧЗ	М	ОК	з/в
		Плакор (слабосмытая почва)							
6—19	7	22,9	36,0	41,6	28,7	800	28,7	27,8	0,60
20—33	9	33,7	49,8	49,1	39,2	1100	30,2	27,9	0,68
34—47	5	46,4	64,8	63,2	53,0	1409	32,9	26,6	0,74
48—61	3	59,6	83,3	78,7	72,3	1846	32,3	25,5	0,76
62—75	η	0,84	0,86	0,82	0,91	0,84	0,51	0,18	0,19
	t	14,0	17,2	11,7	30,3	14,0	3,4	1,9	1,3
		Склон (среднесмытая почва)							
12—16	6	21,7	30,8	36,6	26,2	753	28,6	29,2	0,62
17—21	10	21,4	31,7	38,6	25,2	730	29,0	29,3	0,57
22—26	6	26,8	39,2	46,3	34,2	953	28,0	27,9	0,58
27—31	3	26,9	53,0	59,7	42,3	1091	24,8	26,1	0,47
	η	0,55	0,95	0,67	0,86	0,82	0,44	0,32	0,18
	t	3,9	47,5	6,7	17,2	13,7	2,8	1,8	1,9
		Шлейф склона (намытая почва)							
18—34	9	38,3	48,8	57,2	38,2	1238	30,9	33,1	0,69
35—51	12	48,5	63,9	72,2	53,8	1543	31,3	28,6	0,70
52—68	3	55,1	77,0	89,1	60,0	1742	31,6	29,2	0,63
	η	0,56	0,74	0,64	0,77	0,62	0,08	0,47	0,20
	t	4,0	8,2	5,3	9,6	5,2	0,4	2,9	0,6

Таблица 45

Связь величины и элементов структуры урожая яровой пшеницы Белорусская-80 с плотностью агроценопопуляции на разных почвах (1983)

ЧР	n	УЗ	ЧП	ВФ	ЧК	ЧЗ	М	ОК	з/в
				Светло-серая лесная почва (плакор)					
20—26	15	42,6	42,6	46,7	38,9	1371	31,1	35,4	0,92
27—33	15	50,1	49,1	52,9	45,6	1555	32,1	34,3	0,95
34—40	30	48,5	52,5	51,5	48,4	1570	30,9	32,4	0,95
41—47	25	51,8	57,2	55,3	52,2	1678	30,9	32,2	0,95
48—54	22	51,5	59,3	52,8	55,5	1681	30,6	30,3	0,95
55—61	5	54,1	69,6	61,7	60,6	1890	28,7	31,2	0,88
62—68	5	57,0	72,4	66,7	65,4	1987	28,3	30,2	0,85
69—75	3	61,7	73,3	67,0	64,0	1906	32,8	30,2	0,92
	η	0,45	0,82	0,49	0,80	0,55	0,36	0,48	0,10
	t	6,4	27,3	7,0	26,7	9,2	4,5	6,9	1,1
				Дерново-подзолистая почва (плакор)					
10—18	4	35,2	36,5	43,7	31,8	1031	34,7	32,4	0,86
19—27	9	41,8	40,3	49,6	34,1	1153	36,4	33,6	0,85
28—36	18	42,9	49,7	51,4	45,5	1187	36,0	26,4	0,83
37—45	12	48,0	55,3	57,3	48,8	1313	36,4	26,7	0,83
46—54	4	60,4	65,5	76,4	57,2	1754	34,2	30,9	0,80
55—63	3	48,7	70,3	61,3	60,7	1323	36,8	21,8	0,80
	η	0,35	0,81	0,49	0,77	0,49	0,25	0,55	0,21
	t	2,9	16,2	4,9	12,8	4,4	1,9	5,5	1,6

ференцированно по элементам рельефа и типам почвы. Предварительно можно сделать два основных вывода: на плакоре по сравнению со склоном и на светло-серой лесной почве по сравнению со дерново-подзолистой норма высева должна быть более высокой, обеспечивающей плотность агроценопопуляции 550—750 растений на 1 м^2. В обследованных посевах такая плотность встречалась лишь локально, а средние значения были далеки от нее. Белорусская-80 на дерново-подзолистой почве могла бы давать урожай зерна около 60 ц/га при плотности агроценопопуляции 460—540 растений на 1 м^2. Такой урожайности на светло-серой лесной почве соответствует плотность 620—750 растений на 1 м^2, а при большей плотности урожайность падает за счет эффекта загущения.

Сравнение двух групп сортов — яровых (см. табл. 44, 45) и озимых (табл. 46) — показало, что у озимой пшеницы, в отличие от яровой, озерненность колоса и соотношение з/в плотностно-зависимы.

При рассмотрении связи между урожаем зерна и надземной фитомассой следует иметь в виду, что хозяйственный урожай не просто связан с биологическим, а именно зависит от него в силу при-

Таблица 46

Связь величины и элементов структуры урожая озимой пшеницы с плотностью агроценопопуляции

ЧР	*n*	УЗ	ЧП	ВФ	ЧК	ЧЗ	М	ОК	з/в
				Ахтырчанка (светло-серая лесная почва, 1982)					
8—18	6	29,5	34,2	37,2	27,5	732	40,1	26,8	0,79
19—29	19	34,5	46,4	55,5	37,5	917	38,0	24,6	0,65
30—40	11	47,6	60,7	72,9	49,4	1159	41,4	23,3	0,65
41—51	3	59,1	66,0	90,3	58,3	1440	41,0	25,1	0,66
	η	0,56	0,70	0,78	0,74	0,64	0,36	0,31	0,53
	t	5,1	8,8	13,0	10,6	7,1	2,6	2,2	4,4
				Заря (дерново-подзолистая почва, 1983)					
7—21	18	35,9	41,6	43,7	31,8	980	36,8	30,5	0,79
22—36	38	40,4	49,3	53,4	38,6	1031	38,2	26,5	0,75
37—51	11	45,2	62,2	63,9	46,9	1121	39,3	23,5	0,68
52—66	3	33,2	89,0	66,5	57,3	1136	29,2	18,1	0,47
	η	0,19	0,67	0,30	0,43	0,08	0,21	0,68	0,32
	t	1,6	9,6	2,7	4,3	0,7	1,9	11,3	2,9

чин физиологического характера. Одни авторы [83, 128] поддерживают широко распространенную точку зрения относительно прямой зависимости величины хозяйственного урожая пшеницы от биологического, другие (например, [111]) существование прямой зависимости между этими показателями подвергают сомнению. Если провести аналогию с зависимостью урожайности от агрометеорологических факторов (которая у яровой пшеницы, как правило, имеет криволинейный характер [33]), то вторая точка зрения будет представляться более обоснованной.

У яровой пшеницы Белорусская-80 в плакорных местоположениях на светло-серой лесной почве (учхоз «Новинки», 1982—1983) контролирующая уровень урожайности роль запаса вегетативной фитомассы очень существенна — все из 5 возможных связей достоверны (табл. 47). Физиологический смысл этой связи заключается в том, что первоначальный прирост колоса происходит за счет веществ, вырабатываемых стеблем и листьями, и веществ, поступающих из почвы [83], а позднее на налив зерна используются ассимиляты и вещества, накопленные в вегетативных органах, и вещества отмирающих листьев и побегов [55].

Потенциальный урожай зерна, лимитируемый запасом вегетативной фитомассы, в один и тот же вегетационный период (1982) минимален (27,5 ц/га) на склоне и имеет близкие значения (54,6 и 56,1 ц/га) на плакоре и шлейфе склона. За счет отклонения запаса вегетативной фитомассы от оптимальных для данного года значений разрыв между реальной и потенциальной урожайностью составил 18 ц/га на плакоре, 4,1 ц/га на склоне и 10,6 ц/га на шлейфе склона.

Таблица 47

Связь величины и элементов структуры урожая яровой пшеницы Белорусская-80 с запасом вегетативной фитомассы

ВФ	*n*	УЗ	ЧК	ЧЗ	ОК	М
			Светло-серая лесная почва			
			плакор (1982)			
20,7—42,0	5	18,6	26,4	673	25,6	27,2
42,1—63,4	13	34,9	39,8	1127	28,5	30,8
63,5—84,8	6	54,6	64,3	1678	26,2	32,6
	η	0,86	0,87	0,87	0,53	0,54
	t	17,2	17,4	17,4	3,8	3,8
			склон (1982)			
25,9—36,6	11	19,8	25,1	714	28,6	27,7
36,7—47,4	6	26,4	29,2	862	30,0	30,5
47,5—58,2	5	25,3	32,4	884	27,6	28,6
58,3—69,0	3	27,5	42,7	1120	26,6	24,6
	η	0,68	0,82	0,82	0,32	0,58
	t	6,2	13,7	13,7	1,8	4,5
			шлейф склона (1982)			
43,9—53,0	5	41,3	38,0	1294	35,0	31,9
53,1—62,6	3	44,0	43,7	1351	31,3	32,6
62,3—71,4	7	40,0	45,4	1328	29,4	29,9
71,5—80,6	3	56,1	57,0	1726	30,2	32,5
80,7—89,8	3	47,6	57,7	1581	27,5	29,8
89,9—99,0	3	54,2	62,3	1717	27,4	31,5
	η	0,58	0,78	0,25	0,37	0,41
	t	4,1	9,8	1,3	2,2	2,4
			плакор (1983)			
25,0—40,0	8	36,5	45,9	1271	27,9	28,8
40,1—55,1	61	47,6	47,1	1538	33,0	31,0
55,2—70,2	47	54,2	55,1	1758	32,1	30,9
70,3—85,3	4	68,0	59,0	2094	35,2	32,4
	η	0,66	0,50	0,62	0,39	0,26
	t	13,2	7,1	10,3	4,9	3,2
			Дерново-подзолистая почва			
			плакор (1983)			
25,0—40,0	8	29,4	39,8	837	22,7	35,3
40,1—55,1	20	38,9	40,7	1085	27,6	36,0
55,2—70,2	14	50,2	47,9	1390	29,7	36,2
70,3—85,3	5	60,4	51,4	1707	33,5	35,5
85,4—100,4	3	76,8	63,3	2069	32,7	37,1
	η	0,93	0,58	0,94	0,50	0,21
	t	46,5	6,4	47,0	5,0	1,5

На склоне, где в условиях избыточно влажного вегетационного периода интенсифицировался поверхностный сток и смыв, урожай зерна (по сравнению с другими элементами рельефа в пределах этого же поля) был наименьшим, но при более высоком уровне реализации потенциальной урожайности.

В 1983 г. при практически одинаковом (53,6 и 54,5 г/0,1 м^2) среднем запасе вегетативной фитомассы урожай зерна Белорусской-80 на светло-серой лесной почве оказался почти на 5 ц/га выше, чем на дерново-подзолистой. При этом вариационный ряд запаса вегетативной фитомассы на дерново-подзолистой почве был более растянутым и представлял более высокие значения, отсутствовавшие на светло-серой лесной почве. Вследствие этого при независимом рассмотрении двух участков можно было бы сделать ошибочный вывод о большей потенциальной урожайности сорта на дерново-подзолистой почве, где «выскакивает» максимальная классовая средняя, соответствующая 76,8 ц/га, — в классе, не представленном на светло-серой лесной почве. Благодаря выделению на обоих участках идентичных классовых интервалов факториального признака (запаса вегетативной фитомассы), мы можем сравнить классовые средние результативного признака в одном и том же интервале — последнем на светло-серой лесной почве и предпоследнем на дерново-подзолистой. В первом случае этому интервалу соответствует урожайность 68,0 ц/га, во втором — 60,4 ц/га. Какая урожайность соответствовала бы следующему (не представленному в выборке) классу на светло-серой лесной почве, неизвестно. Но основываясь на оценке классовых средних с идентичными интервалами факториального признака и на средней реальной урожайности, следует считать более благоприятной для Белорусской-80 светло-серую лесную почву. Кроме того, на дерново-подзолистой почве исчезает связь массы 1000 зерен с запасом вегетативной фитомассы (хорошо выраженная на всех элементах рельефа на светло-серой лесной почве), что может свидетельствовать о некоторой рассогласованности физиологических процессов, ответственных за налив зерна. Не на всех участках максимальная урожайность Московской-35 (табл. 48) обеспечивалась наибольшим запасом вегетативной фитомассы, т. е. лимитирующая роль этого фактора не имеет общего характера. В этом плане показательно сравнение плакорных и склоновых участков. На плакоре и в засушливом 1981 г., и в среднем по погодным условиям 1983 г. наибольшей урожайности соответствовали интервалы запаса вегетативной фитомассы, в которых находилась и средняя для участка величина этого показателя. Дальнейшее увеличение запаса вегетативной фитомассы сопровождалось снижением урожайности — явлением, отличающим плакор от склона, где организованная изменчивость и величины урожая зерна, и запаса вегетативной фитомассы имела поступательный тип динамики. Из этого следует, что для

Таблица 48

Связь величины и элементов структуры урожая яровой пшеницы Московская-35 с запасом вегетативной фитомассы

ВФ	*n*	УЗ	ЧК	ЧЗ	ОК	М
		Плакор (1981)				
14,4—29,2	11	16,8	29,7	503	17,6	33,2
29,3—44,1	8	26,7	52,0	823	16,7	32,3
44,2—59,0	3	22,8	51,0	856	17,0	26,7
	η	0,68	0,63	0,76	0,14	0,59
	t	5,7	4,8	8,4	0,7	4,2
		Склон (1981)				
15,2—23,8	8	17,4	26,6	493	19,2	35,3
23,9—32,5	9	19,6	34,9	583	16,8	33,6
32,6—41,2	4	24,6	49,8	757	15,2	32,5
	η	0,60	0,66	0,32	0,52	0,51
	t	4,3	5,5	1,6	3,2	3,2
		Плакор (1982)				
34,9—43,6	3	30,7	29,7	769	25,7	39,5
43,7—52,4	3	30,2	29,3	800	28,1	37,1
52,5—61,2	6	44,3	36,8	1114	30,5	39,3
61,3—70,0	5	46,5	37,2	1129	30,1	40,8
70,1—78,8	3	41,2	39,3	1044	27,0	38,1
78,9—87,6	5	47,7	43,2	1176	27,7	40,5
	η	0,49	0,46	0,52	0,45	0,39
	t	3,3	2,9	3,7	2,8	2,3
		Плакор (1983)				
28,7—42,7	16	30,9	33,2	854	26,4	36,2
42,8—56,8	18	41,5	45,2	1159	26,0	36,0
56,9—70,9	13	51,4	53,2	1396	26,5	36,8
71,0—85,0	3	49,1	40,7	1368	33,5	35,8
	η	0,85	0,73	0,87	0,53	0,15
	t	21,2	10,4	21,8	5,3	1,1
		Склон (1983)				
28,7—42,7	3	28,7	28,7	825	28,8	35,0
42,8—56,8	20	38,4	40,7	1118	28,2	34,4
56,9—70,9	21	41,1	40,9	1236	30,5	33,3
71,0—85,0	6	51,3	55,0	1580	29,3	32,5
	η	0,68	0,54	0,73	0,32	0,35
	t	8,5	5,4	10,4	2,5	2,9

сортов, способных формировать большой запас вегетативной фитомассы (таких, как Московская-35), склоновые участки могут давать определенные преимущества. Известно [83], что в условиях, вызывающих интенсивный рост вегетативных органов, доля зерна в общем

запасе фитомассы меньше, но в абсолютных величинах урожай его может быть высоким.

А. И. Носатовский [83] отмечал, что в целом зависимость между урожаем зерна и запасом вегетативной фитомассы сильнее выражена у озимой пшеницы по сравнению с яровой. Наши данные (табл. 49) подтверждают этот вывод, причем с одним дополнением: у яровой пшеницы теснота связи между этими признаками уменьшается с понижением положения участка в рельефе. У обеих групп сортов связь озерненности колоса с запасом вегетативной фитомассы неустойчива. Потенциальная урожайность и озимых, и яровых сортов на светло-серой лесной почве выше, чем на дерново-подзолистой, примерно на 5 ц/га. Однако это может быть и следствием большей окультуренности почвы, которую оценивают [71] величиной урожая.

Плотность продуктивного стеблестоя определяется главным образом нормой высева и уровнем агротехники [83]. Кроме того, этот показатель испытывает влияние не только популяционных, но и ценотических факторов контроля. Известно, в частности, что под

Таблица 49

Связь величины и элементов структуры урожая озимой пшеницы с запасом вегетативной фитомассы

ВФ	*n*	УЗ	ЧК	ЧЗ	ОК	М
Ахтырчанка (светло-серая лесная почва, 1982)						
20,7—37,4	5	26,5	28,6	688	24,7	38,6
37,5—54,2	8	30,3	32,8	776	24,1	39,3
54,3—71,0	14	38,4	38,9	968	25,0	39,7
71,8—87,8	9	48,9	51,7	1235	24,0	39,8
87,9—104,6	3	60,4	60,0	1525	25,9	39,7
	η	0,78	0,79	0,80	0,16	0,08
	t	13,0	13,2	13,3	1,0	0,5
Мироновская-808 (дерново-подзолистая почва, 1982)						
13,1—28,9	5	20,9	23,4	508	21,7	43,6
29,0—44,8	11	24,5	27,8	639	23,8	38,2
44,9—60,7	9	36,2	37,7	856	22,8	42,3
60,8—76,6	5	44,9	44,6	1151	26,4	38,9
76,7—92,5	3	54,5	56,0	1328	24,0	41,4
	η	0,88	0,86	0,88	0,35	0,51
	t	22,0	17,2	22,0	2,3	3,9
Заря (дерново-подзолистая почва, 1983)						
14,7—40,1	20	23,4	25,8	650	25,7	36,1
40,2—65,6	35	41,3	40,7	1088	26,9	35,0
65,7—91,1	12	58,1	49,7	1384	28,0	41,6
91,2—116,6	3	55,8	65,0	1629	26,1	35,1
	η	0,87	0,52	0,74	0,18	0,15
	t	29,0	5,8	14,8	1,5	1,2

воздействием засорителей посевов плотность продуктивного стеблестоя зерновых колосовых культур снижается, обусловливая увеличение разрыва между их реальной и потенциальной продуктивностью [40].

Именно на оценке плотности продуктивного стеблестоя основано сформулированное М. С. Савицким [102] понятие оптимального стеблестоя. Установлено, что оптимальная плотность продуктивного стеблестоя сортоспецифична [83] и региональна [42, 83].

Давно высказанная К. А. Тимирязевым мечта земледельца «вырастить два колоса там, где прежде рос один» в наши дни воплощается в жизнь интенсивными технологиями возделывания зерновых культур. Но химизация и интенсификация сельскохозяйственного производства не только не снижают роли популяционных факторов контроля уровня продуктивности, а, напротив, создают для них оптимальный фон. Следовательно, одновременно повышается и эффективность действия этой группы факторов.

Плотность продуктивного стеблестоя является и объектом (связь ее с плотностью агроценопопуляции), и фактором (влияние на величину и некоторые элементы структуры урожая) популяционного контроля уровня продуктивности посевов пшеницы.

У яровой пшеницы существует отрицательная связь продуктивности колоса с плотностью продуктивного стеблестоя [51]. Выявлена положительная связь между величиной урожая и плотностью продуктивного стеблестоя [24, 82]. На основе анализа большого коллекционного материала Э. Д. Неттевич [82] установил, что у яровой пшеницы в условиях Нечерноземья связь между урожайностью и продуктивностью колоса менее тесная и устойчивая, чем между урожайностью и плотностью продуктивного стеблестоя.

Итак, плотность продуктивного стеблестоя рассматривается [69, 83, 85, 90] как один из главнейших показателей, определяющих величину урожая зерна. Установлено [50, 69], что плотность продуктивного стеблестоя пшеницы в первую очередь зависит от фактической нормы высева. По нашим данным, она связана с плотностью агроценопопуляции (см. табл. 44—46) и запасами вегетативной фитомассы (см. табл. 47—49).

Согласно модели оптимальной структуры урожая яровой пшеницы [101], на 1 м^2 должно быть 600—800 продуктивных побегов, хотя в практике нормальной считается плотность 350 продуктивных побегов на 1 м^2 [128]. Ф. М. Перекальский [85] отмечает, что при плотности более 800 продуктивных побегов на 1/м^2 зерно становится мельче и урожай снижается. Наши данные в общем не противоречат модели М. С. Савицкого, однако сорт Московская-35 в плакорных местоположениях на светло-серой лесной почве имеет более низкую оптимальную плотность продуктивного стеблестоя (490-590 колосьев

на 1 м^2), что можно объяснить большими размерами растений по сравнению с Белорусской-80 и отчасти тенденцией к снижению озерненности колоса. И у Белорусской-80, и у Московской-35 с плотностью продуктивного стеблестоя связаны число зерен на единицу площади и урожай зерна (табл. 50, 51). Связь озерненности колоса с этим факториальным признаком у обоих сортов неустойчива. У озимых сортов с плотностью продуктивного стеблестоя связаны не только число зерен на единицу площади и урожай зерна, но и озерненность колоса (табл. 52). Связь массы 1000 зерен с плотностью продуктивного стеблестоя неустойчива. Таким образом, плотность продуктивного стеблестоя контролирует большее число элементов структуры урожая у озимой пшеницы по сравнению с яровой.

Выше с моделью М. С. Савицкого сравнивалась лишь оптимальная плотность продуктивного стеблестоя. Представляют интерес и

Таблица 50

Связь величины и элементов структуры урожая яровой пшеницы Московская-35 с плотностью продуктивного стеблестоя

ЧК	*n*	УЗ	ЧЗ	ОК	М
		Плакор (1982)			
16—26	3	19,5	559	28,0	34,9
27—37	10	36,5	922	29,1	39,4
38—48	8	49,2	1192	29,4	40,8
49—59	4	56,4	1400	26,1	40,3
	η	0,82	0,86	0,32	0,54
	t	13,7	17,2	1,8	3,9
		Плакор (1983)			
20—29	4	27,6	772	32,2	35,9
30—39	18	34,0	932	26,5	36,6
40—49	11	44,2	1224	27,7	36,0
50—59	14	50,3	1389	25,7	36,2
60—69	3	48,1	1338	21,2	35,9
	η	0,83	0,86	0,62	0,10
	t	20,8	21,5	6,9	0,7
		Склон (1983)			
20—29	4	28,8	803	29,4	36,2
30—39	18	37,5	1092	31,5	34,3
40—49	20	41,4	1253	28,8	33,1
50—59	4	44,7	1334	25,0	33,5
60—69	4	56,1	1751	26,3	32,0
70—79	η	0,83	0,92	0,66	0,49
	t	16,6	46,0	8,2	4,4

Таблица 51

Связь величины и элементов структуры урожая яровой пшеницы Белорусская-80 с плотностью продуктивного стеблестоя

ЧК	n	УЗ	ЧЗ	ОК	М
		Светло-серая лесная почва			
		плакор (1982)			
22—39	12	24,6	842	27,5	28,9
40—57	8	43,8	1355	27,6	32,3
58—75	4	57,1	1785	26,0	31,9
	η	0,88	0,91	0,25	0,52
	t	17,6	4,6	1,3	3,5
		склон (1982)			
15—26	11	21,3	723	31,0	29,1
27—38	11	24,0	871	26,9	27,6
39—50	3	29,2	1091	25,6	26,8
	η	0,52	0,74	0,67	0,28
	t	3,7	8,2	6,1	1,6
		Шлейф склона (1982)			
22—39	5	38,2	1189	35,6	32,2
40—57	14	42,9	1414	29,1	30,2
58—75	5	60,0	1828	28,8	33,0
	η	0,73	0,74	0,59	0,43
	t	7,3	8,2	4,5	2,5
		плакор (1983)			
29—36	7	36,7	1180	35,5	31,0
37—44	17	45,8	1438	34,6	31,8
45—52	48	47,9	1552	32,1	30,8
53—60	34	52,3	1754	31,6	31,0
61—68	14	59,5	2009	30,8	29,6
69—76					
	η	0,77	0,62	0,39	0,30
	t	19,2	10,3	4,9	3,8
		Дерново-подзолистая почва			
		плакор (1983)			
21—28	3	29,8	840	32,8	35,5
29—36	7	40,2	1065	32,8	37,7
37—44	16	41,3	1174	28,7	35,4
45—52	11	46,1	1282	27,0	36,0
53—60	8	46,7	1309	23,0	35,6
61—68	5	67,9	1854	29,4	36,5
	η	0,67	0,67	0,49	0,29
	t	8,4	8,4	4,4	2,2

другие сравнения — со средними для участка значениями и с характеристиками, полученными на основе оценки организованного варьирования. Напомним, что М. С. Савицкий [101] дал прикидочное оптимальное соотношение элементов структуры урожая пшеницы,

Таблица 52

Связь величины и элементов структуры урожая озимой пшеницы с плотностью продуктивного стеблестоя

ЧК	*n*	УЗ	ЧЗ	ОК	М
	Ахтырчанка (светло-серая лесная почва, 1982)				
16—26	4	22,1	575	26,4	38,8
27—37	11	31,6	814	25,8	38,8
38—48	14	39,1	997	23,3	39,5
49—59	7	55,3	1368	25,8	40,7
60—70	3	54,3	1367	21,3	39,9
	η	0,82	0,84	0,46	0,16
	t	16,4	16,8	3,5	0,9
	Мироновская-808 (дерново-подзолистая почва, 1982)				
13—20	4	18,6	484	27,0	38,2
21—28	6	22,5	582	23,3	39,5
29—36	9	28,7	738	22,8	40,3
37—44	7	37,5	897	22,6	42,2
45—52	3	47,0	1190	25,0	40,0
53—60	4	53,8	1275	23,2	42,6
	η	0,92	0,87	0,36	0,36
	t	46,0	21,8	2,4	2,4
	Заря (элитный участок: дерново-подзолистая почва, 1982)				
30—41	5	51,2	1115	31,1	46,3
42—53	3	67,1	1470	30,2	45,6
54—65	3	75,6	1675	28,4	45,2
66—77	3	83,1	1750	24,5	47,4
	η	0,88	0,86	0,66	0,31
	t	14,7	12,3	4,4	1,3

Таблица 53

Оптимальное количественное выражение элементов структуры урожая пшеницы в Нечерноземной зоне (по [101])

Показатель	Озимая пшеница	Яровая пшеница
Число растений/м^2 при уборке	400—450	400—450
Продуктивная кустистость	1,5—2,0	1,2—1,6
Число продуктивных побегов/м^2	600—700	600—800
Число зерен в колосе	32—42	32—42
Масса 1000 зерен, г	35—45	30—40
Возможный урожай зерна, ц/га	100—150	70—120

которое могло бы обеспечить максимально возможный в климатических условиях Нечерноземья урожай зерна (табл. 53). Согласно этой модели, потенциальная урожайность озимых сортов выше, чем яровых, в первую очередь за счет большей крупнозерности. При этом верхняя граница оптимальной плотности стеблестоя у озимой пшеницы ниже по сравнению с яровой.

При сопоставлении наших данных (2 сорта яровой пшеницы на разных элементах рельефа, учеты в течение 2—3 лет; 3 сорта озимой пшеницы, однолетние учеты) по величине и структуре урожая с моделью М. С. Савицкого на всех 13 участках в модельный интервал уложился только один признак — масса 1000 зерен (ср. табл. 40 и 53). Плотность продуктивного стеблестоя на всех участках была ниже модельной, плотность агроценопопуляции на двух участках соответствовала модельной (Белорусская-80 в 1983 г. на плакоре,

Таблица 54

Характеристика элитных снопов яровой пшеницы на светло-серой лесной почве

Рельеф участка	Кустистость		ОК	М	з/в
	общая	продуктивная			
	Московская-35 (1981)				
Плакор	1,1	1,0	37,2	44,5	1,14
Склон	1,1	1,0	35,8	41,9	0,92
	Белорусская-80 (1982)				
Плакор	1,3	1,1	50,4	39,1	0,90
Склон	1,5	1,2	48,4	41,8	1,18
Шлейф склона	1,7	1,2	53,3	37,3	0,88
	Белорусская-80 (1983)				
Плакор	1,8	1,7	46,1	36,2	1,15

Московская-35 в 1981 г. на склоне и в одном случае (Московская-35 в 1981 г. на плакоре) несколько превышала ее. Все указанные участки располагались на светло-серой лесной почве. Озерненность колоса только в единственном случае (тот же посев Белорусской-80) находилась в пределах, установленных моделью. Следует подчеркнуть, что у растений элитных снопов озерненность колоса и на других участках была не ниже модельной (табл. 54).

На примере посева Белорусской-80, самого высокопродуктивного (50,1 ц/га) из числа обследованных, удобно провести сопоставление реального посева и модели.

Предполагалось [71], что если максимизировать плотность продуктивного стеблестоя и добиться ее предельной выравненности, можно резко повысить величину урожая. В случае, если бы на рассматриваемом поле продуктивный стеблестой был на нижнем пределе модельной плотности, при неизменности других элементов структуры урожая дополнительный выход зерна составил бы 9,4 ц/га при общей урожайности 59,5 ц/га (ниже модельного уровня). Плотность продуктивного стеблестоя на верхней границе модельного интервала обеспечила бы дополнительно 29,4 ц/га и общий урожай зерна, уже вполне согласующийся с моделью, — 79,5 ц/га.

Этот пример убеждает в реалистичности модели М. С. Савицкого. Однако следует иметь в виду, что это обобщенная модель, не учитывающая особенностей поля (положение в рельефе, тип почвы) и специфики сорта. Поэтому ясно, что оценка потенциальной продуктивности должна быть дифференцированной в зависимости от конкретных условий.

Потенциальная урожайность, оцениваемая по значениям средних прогрессивных (табл. 55), ни в одном случае не достигала модельного уровня. Плотность агроценопопуляции, соответствующая средним прогрессивным урожая зерна, у озимых сортов была ниже модельной. У яровой пшеницы Белорусская-80 она укладывалась в модельный интервал на трех участках из пяти (на двух других — ниже модельной), у Московской-35 — только на одном из пяти (из остальных на одном она была ниже модельной и на трех превышала ее). Плотность продуктивного стеблестоя была ниже модельной на всех участках. Таким образом, величина средней прогрессивной и соответствующих ей показателей приводят к заключению о недостижимости модельного уровня урожайности. Для проверки справедливости этого вывода и уточнения отдельных моментов потребовалось использовать другую характеристику — макси-

Таблица 55

Средние прогрессивные урожая зерна пшеницы и соответствующие им показатели (в % от общих средних)

Год учета	Рельеф участка	УЗ		ЧР	ВФ	ЧК
		ц/га	%			
		Московская-35				
1981	плакор	26,4	124,5	117,6	112,8	119,9
1981	склон	26,5	134,5	118,6	116,5	133,8
1982	плакор	54,9	131,6	108,0	108,4	122,3
1983	плакор	49,9	121,4	117,8	118,6	119,4
1983	склон	46,3	114,3	122,3	108,4	118,7
		Белорусская-80				
1982	плакор	49,5	136,0	135,1	120,1	132,4
1982	склон	27,4	117,1	109,0	111,6	112,8
1982	склона	56,3	123,7	118,3	110,6	118,6
1983	плакор*	56,9	113,6	109,0	108,6	107,5
1983	плакор**	55,6	123,6	107,3	122,4	110,0
		Ахтырчанка				
1982	плакор	50,6	128,8	117,9	123,4	123,7
		Мироновская-808				
1982	плакор	43,9	133,4	114,6	132,2	128,4
		Заря				
1983	плакор	54,2	136,5	100,0	121,6	121,5

* Светло-серая лесная почва.
** Дерново-подзолистая почва.

мальную классовую среднюю величину урожая зерна, получаемую в процессе анализа связи урожайности с плотностью агроценопопуляции и продуктивного стеблестоя.

Максимальная урожайность озимой пшеницы Ахтырчанка и Заря, лимитируемая плотностью агроценопопуляции, ниже модельных значений, но обеспечивается большей плотностью агроценопопуляции, чем это предусмотрено моделью. Точно так же и у яровой пшеницы Московская-35 (за исключением одного участка — колхоз «Крестьянин» Богородского района, плакор, 1982 г.) максимальной урожайности соответствовал классовый интервал плотности, превышающий модельные значения. Той же закономерности подчинялась и яровая пшеница Белорусская-80, и тоже с одним исключением — на склоновом участке со среднесмытой почвой вообще не были представлены варианты плотности, входящие в модель.

При сравнении двух характеристик потенциальной урожайности в связи с плотностью агроценопопуляции совершенно очевидно, что за счет одной только оптимизации плотности без влияния на другие элементы структуры урожая и яровой и озимой пшеницы намеченный М. С. Савицким даже нижний предел максимально возможной урожайности недостижим. Вместе с тем при анализе максимальных классовых средних четко проявляется несоответствие установленных оптимальных интервалов плотности агроценопопуляции модельному уровню — реальный высокопродуктивный посев формируется при гораздо более высокой плотности, чем это представлено в модели. В случае оптимизации плотности продуктивного стеблестоя при неизменных значениях других популяционных характеристик модельный уровень урожайности также не может быть достигнут. Следовательно, с целью повышения урожайности посевов пшеницы необходимо целенаправленное и одновременное воздействие на элементы структуры урожая — и те, что испытывают преимущественно популяционный контроль, и находящиеся в основном под влиянием экотопического контроля.

Для более детального анализа популяционного контроля уровня продуктивности яровой пшеницы в 1983 г. были проведены учеты на 270 площадках по 0,1 м^2 (2 сорта, 4 участка). Корреляционный анализ полных и редуцированных выборок позволил установить следующие закономерности, которые мы рассмотрим последовательно по факториальным признакам (табл. 56).

1. Плотность агроценопопуляции. В трех случаях (за исключением Московской-35 на плакоре) оба типа выборок показали практически одни и те же максимальные классовые средние при идентичных или слегка смещенных относительно друг друга интервалах плотности. Совпадение максимальных классовых средних в полных и редуцированных выборках указывает на одинаковую интенсивность плотностного контроля как в агроценопопуляции в целом, так и в наиболее высокопродуктивной ее части.

2. Запас вегетативной фитомассы. Только у Белорусской-80 на дерново-подзолистой почве максимальные классовые средние полной и редуцированной выборки совпадали. В остальных случаях более высокие значения сопутствовали редуцированным выборкам. Наибольшая возможная (лимитируемая запасом вегетативной фитомассы) урожайность Московской-35 — около 55 ц/га (не слишком высокая для сорта, относимого к числу высокоурожайных [1]), очень близкая к лимитируемому плотностью агроценопопуляции максимуму. Следовательно, регуляторные функции плотности и запаса вегетативной фитомассы на этом участке уравновешены. Поскольку у Белорусской-80 именно с запасом вегетативной фитомассы связаны огромные (более 76 ц/га) значения максимальных классовых средних, следует признать основным лимитирующим урожай фактором популяционного контроля запас вегетативной фитомассы. Это вполне объяснимо для короткостебельного сорта интенсивного типа. Оптимум рассматриваемого факториального признака на светло-серой лесной почве меньше, чем на дерново-подзолистой. Светло-серая лесная почва поэтому может считаться более подходящей для возделывания данного сорта.

3. Плотность продуктивного стеблестоя. Московская-35 на плакоре при переходе к редуцированной выборке утратила зависимость величины урожая зерна и от плотности агроценопопуляции, и от плотности продуктивного стеблестоя. На других участках, где связь сохранилась, максимальные классовые средние для обоих типов выборок оказались довольно близкими.

В изменившемся вследствие редукции выборки диапазоне значений результативного признака у Московской-35 на плакоре две связи утратили достоверность, в третья (с запасом вегетативной фитомассы) стала менее тесной. Этот участок представлял интересный пример системы с высокой эффективностью (только здесь было чрезвычайно высокое, не типичное для сорта соотношение з/в — 0,81). Редуцированная выборка отразила состояние, когда «результат» (главный, ведущий фактор системы [4]) достигнут, и ответственные за достижение его факторы популяционного контроля перестали влиять или ослабили интенсивность воздействия, потому что полученный результат оказался «достаточным», предельно возможным для данной системы контроля. Уместна аналогия с высокопродуктивными зарослями клональных многолетников, в которых эффективная система утилизации и перераспределения ассимилятов и других веществ обусловливает высокий уровень приспособленности растений к условиям местообитания и отсутствие конкуренции между побегами в пределах клона [188, 189].

Зависимость элементов структуры урожая от плотности агроценопопуляции можно рассматривать как зависимость 1-го порядка. В основе зависимостей 2-го порядка — признаки, связанные с плот-

Таблица 56

Связь величины урожая зерна яровой пшеницы с плотностью агроценопопуляции, запасом вегетативной фитомассы, плотностью продуктивного стеблестоя (1983)

Сорт, рельеф участка	Связь УЗ с ЧР						Связь УЗ с ВФ					
	Полная выборка			Редуцированная выборка			Полная выборка			Редуцированная выборка		
	$\bar{X}$	η	t	$\bar{X}$	η	t	$\bar{X}$	η	t	$\bar{X}$	η	t
Московская-35 (плакор)	48,1	0,56	5,5	(51,8)*	0,34	1,9	51,4	0,85	21,2	54,7	0,57	4,1
Московская-35 (склон)	55,7	0,62	6,9	55,7	0,65	5,4	51,3	0,68	8,5	54,6	0,66	5,5
Белорусская-80 (плакор)	61,7	0,45	6,4	61,7	0,30	2,5	68,0	0,66	13,2	75,6	0,80	20,0
Белорусская-80 (плакор)**	60,4	0,35	2,9	60,6	0,39	2,2	76,8	0,93	46,5	76,8	0,90	22,5

*$\bar{X}$max. заключены в скобки при недостоверных значениях η.
**Почва дерново-подзолистая (на трех других участках — светло-серая лесная).

ностью (запас вегетативной фитомассы, плотность продуктивного стеблестоя) и сами играющие роль факториальных. Для величины урожая зерна и числа зерен на единицу площади зависимости 2-го порядка оказались в основном теснее зависимостей 1-го порядка, что свидетельствует о сложном и последовательном популяционном контроле.

Озерненность колоса — признак, не подверженный устойчивому и закономерному популяционному контролю, так же, как и масса 1000 зерен. Эти признаки, вероятней всего, находятся под преимущественным влиянием экотопического и генотипического контроля. Связь величины урожая с озерненностью колоса у пшеницы оценивается [24] как неустойчивая. Н. Г. Потапов [88] подчеркивал, что количество продуктивных колосьев, озерненность колоса, масса и качество зерен зависят от минерального питания.

У пшеницы существует оптимальное соотношение урожая зерна и запаса вегетативной фитомассы [51], которое входит в число основных требований, предъявляемых к сортам этой культуры [15]. Однако соотношение з/в не испытывает безусловного популяционного контроля и только у Белорусской-80 в 1983 г. на светло-серой лесной почве приближалось к 1,0 — величине, задаваемой [118] оптимальной моделью высокопродуктивного сорта пшеницы. Рядом исследователей (цит. по [51]) показано, что оптимальное соотношение з/в может нарушиться в результате внесения чрезмерных доз удобрений.

Связь УЗ с ЧК					
Полная выборка			Редуцированная выборка		
$X_{max.}$	η	t	$X_{max.}$	η	t
50,3	0,83	20,8	(51,3)	0,19	0,9
56,1	0,83	16,6	55,7	0,76	8,4
59,5	0,62	10,3	63,0	0,37	3,4
67,9	0,67	8,4	65,8	0,72	7,2

Таким образом, приведенные материалы и анализ литературных данных показывают, что у пшеницы (как и у любой другой культуры) можно достаточно обоснованно выделять элементы структуры урожая, находящиеся под преимущественным влиянием популяционного контроля. Следовательно, изменяя норму высева, можно добиться оптимального состояния посева и в итоге — предельной (для популяционного уровня контроля) урожайности. Однако, поскольку популяционный контроль действует на фоне экотопического и взаимосвязанно с ним, необходимо в комплекс мер по оптимизации состояния посевов в качестве ведущих включать меры воздействия на экотоп (оптимизация физических, агрохимических свойств почвы и т. п.).

В качестве заключительного примера соотношения общих признаков культуры и черт сортоспецифичности приведем данные по яровой пшенице. В среднем за 2 года (1982—1983) в плакорных местоположениях на светло-серой лесной почве по урожайности, озерненности колоса и соотношению з/в при очень близких значениях плотности агроценопопуляции Белорусская-80 показала определенные преимущества перед Московской-35 (табл. 57).

Таблица 57

Величина и структура урожая двух сортов яровой пшеницы на светло-серой лесной почве.

Сорт	УЗ	ЧР	ЧП	ВФ	ЧК	М	ОК	з/в
Белорусская-80	43,2	35,6	54,1	53,6	46,9	30,8	29,8	0,81
Московская-35	41,4	34,0	50,0	56,9	40,0	37,8	27,6	0,74

У обоих сортов в средний по погодным условиям год по сравнению с избыточно влажным (избыточные осадки очень вредны для пшеницы [5]) были выше плотность агроценопопуляции, плотность продуктивного стеблестоя, число зерен на единицу площади, соотношение з/в. По общей плотности стеблестоя разница между годами не была выражена — в 1982 г. кущение стимулировалось избытком влаги.

* * *

* Глава VII *
Оптимизация уровня продуктивности: идентичность регуляторных популяционных механизмов в природных и культурных злаковых сообществах

*

Соотношение выравненности и гетерогенности по целому ряду признаков (на уровне особи, популяции, сообщества, экотопа) в естественных фитоценозах и агрофитоценозах, создаваемых человеком, неодинаково. Если в первых решающее значение имеет гетерогенность [39, 157, 174, 267], то во вторых преобладает выравненность, являющаяся характерной чертой их организации [71, 128, 129]. К природным ценопопуляциям приложимо понятие разнородной совокупности в том смысле, который в него вкладывал Б. С. Ястремский [142, с. 238]: «Разнородная совокупность состоит, как правило, из нескольких однородных совокупностей. В пределах каждой из них вариация признака тяготеет к своему собственному уровню». Полагают [226], что при использовании естественного растительного покрова и создании культурфитоценозов необходимо сохранять гетерогенность системы. Разумеется, при этом нужно устанавливать оптимальное соотношение между гетерогенностью и выравненностью.

И природные сообщества, и агрофитоценозы — системные объекты. По преобладающей форме детерминации популяции и биоценозы относятся к статистическим, или дискретным, системам [21]. Специфическое единство устойчивости и изменчивости представляет одну из наиболее существенных черт живого [20], особое единство внутренних и внешних связей [43], обусловливающих устойчивость. К. А. Куркин [58, с. 46] пишет: «В любых системных объектах наиболее существенные для них интегральные параметры системно оберегаются (стабилизируются, максимизируются) за счет компенсационных изменений составляющих их парциальных параметров». Таким интегральным параметром является уровень продуктивности, а плотность популяции и мощность побегов будут парциальными параметрами как в природных, так и в культурных злаковниках. И в тех и в других плотность (достаточно автономно) и мощность побегов (в зависмости от плотности) осуществляют регуляторную по отношению к уровню продуктивности функцию.

Д. Харберд и М. Оуэн [176], установившие, что обилие вида быстрей возрастает там, где в локальной популяции доминирует один клон, высказали следующее предположение. В сообществах злаковников, где большинство ценозообразователей способно быстро захватывать территорию с помощью длинных подземных побегов и корневищ, с течением времени наиболее удачные генотипы будут преобладать и по числу побегов, и по занимаемой площади. Это говорит о том, что в зарослях клональных многолетников происходит естественная оптимизация структуры и продуктивности. Действительно, в природных сообществах генетические системы удовлетворительно обеспечивают адаптацию видов к существующим и изменяющимся условиям среды [233], а механизмы гомеостаза экосистем приближают первичную продукцию к максимальной [257]. Оптимизация уровня продуктивности культурных злаковников — функция, выполняемая селекционером и агрономом.

Для многих природных сообществ характерна, а для посевов хлебных злаков обязательна концентрация доминирования. Не так уж малочисленны случаи, когда естественные монодоминантные сообщества или чистые заросли много продуктивнее полидоминантных. Согласно схеме Ю. Одума [225], высокая продуктивность—свойство серийных сообществ, в которых отбор направлен на поддержание высокой скорости роста.

Природные сообщества находятся на разных стадиях сукцессий. Главная тенденция сукцессий — смягчение стрессовых воздействий со стороны среды [233], т. е. повышение буферности растительного покрова. Саморегуляция климаксовых экосистем — результат ослабления каузальных и усиления корреляционных зависимостей между биотическими и абиотическими компонентами [169]. Посевы полевых культур — это экосистемы, искусственно удерживаемые на ранних стадиях сукцессий [243]. Они испытывают большее по сравнению с сукцессионно продвинутыми экосистемами влияние климата, рельефа, материнской породы, флоры и фауны прилежащих участков, антропогенных факторов [169]. Для различных сукцессионных стадий описаны [148] и разные механизмы устойчивости к нарушениям: сообщества ранних стадий образованы видами, способными к быстрому восстановлению численности и биомассы, более поздних — стресс-толерантами. Но полевые культуры как раз неспособны не только быстро, но и вообще восстанавливаться после нарушений агрофитоценоза (гибель посевов в результате потравы скотом, гибель озимых колосовых при перезимовке вследствие вымокания, выпревания, вымерзания). Таким образом, ясно, что одним из самых существенных качеств, свойственных природным сообществам первых стадий сукцессии, посевы сельскохозяйственных культур не обладают. Однако В. Н. Сукачев [107, с. 431] отметил, что «каждое сельскохозяйственное поле, занятое какой-либо культурой, и созданный культурой участок леса пред-

ставляют собой также биогеоценозы». И по мнению М. С. Гилярова [27], агроценозы можно рассматривать как экспериментально создаваемые биоценозы, так как взаимоотношения их компонентов, что показано на комплексах консументов первого порядка, подчиняются общим с природными экосистемами закономерностям. Если культурфитоценозы создаются из долгоживущих растений, при отсутствии ухода может произойти почти полная их конвергенция с растительными сообществами естественного происхождения [93].

Исследованные нами культурные (посевы пшеницы) и естественные злаковые сообщества по ряду основных признаков представляли собой альтернативные варианты: растения однолетние — растения многолетние; размножение семенное — размножение вегетативное; дискретные особи — клоны; размещение квазирегулярное (рядовой посев) — размещение нерегулярное. Хотя отмечается неустойчивость одновозрастных популяций, но именно они, в случае доминирования в сообществе одного вида или образования им чистых зарослей, признаются [67] наиболее важными элементарными объектами популяционных исследований.

Реальная продуктивность — климатически, экотопически и ценотически обусловленная характеристика популяции и сообщества. На последний момент необходимо обратить особое внимание, так как увеличение плотности может по-разному отражаться на изменении продуктивности [115]. Величина продукции — результат взаимодействия погодных ограничений и стабилизирующих механизмов популяционного и ценотического контроля. Погодные условия определяют уровень продуктивности в общем (на любой территории всегда можно выделить «низкопродуктивные» и «высокопродуктивные» годы — рис. 4) и служат фоном, на котором действуют

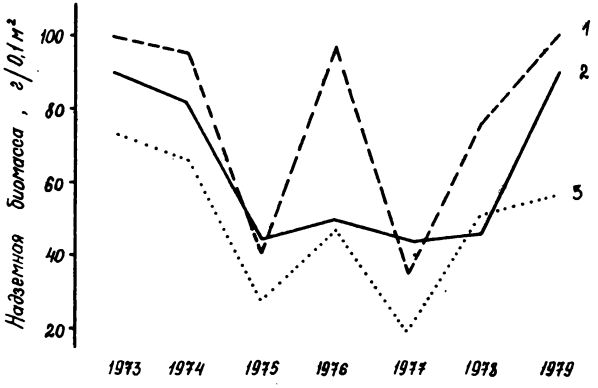

Рис. 4. Разногодичная изменчивость уровня продуктивности вейниковых лугов поймы р. Хадыты: 1 — ВЛС, 2 — ВЛШ, 3 — КВЛ

более тонкие регуляторные механизмы — популяционные и ценотические. Надежность оценки их роли повышается, если сбор материала осуществляется на однородной в климатическом отношении территории в один и тот же год (территориальная и временная нивелировка влияния погодных условий). Популяционный контроль уровня продуктивности, действующий и в природных сообществах, и в агрофитоценозах, может подвергаться корректирующему влиянию человека,—но для этого необходимо знать оптимальное соотношение между плотностью и продукцией.

Афоризм И. И. Шмальгаузена [138, с. 90]: «Особи сами находят для себя подходящую экологическую нишу» — если и может быть принят для растений, то весьма условно (поскольку у них часто наблюдается несовпадение экологического и ценотического оптимума [12, 71]. Недаром было отмечено, что «растения в растительных сообществах... как правило, сильно подавлены в своем росте и развитии и не имеют условий для выявления всех своих потенциальных возможностей в этом направлении» [109, с. 463] и что в присутствии конкурирующего вида плотность популяции обычно бывает ниже [98]. Даже если конкурентные отношения и не выражены достаточно четко, структура многокомпонентного сообщества не допускает такой плотности стеблестоя доминирующего вида, какой она может быть в чистых зарослях. Для растительного сообщества чрезвычайно важна его структура. По мнению С. С. Шварца [133], максимальная продукция определяется не индивидуальными свойствами видов, входящих в состав биогеоценоза, а его структурой. Если конкуренция — фактор, то структура — результат: внутривидовая конкуренция в одновидовых фитоценозах определяет их структуру [108], межвидовая конкуренция стабилизирует плотность многовидовых фитоценозов [59].

Н. И. Вавилов [15, с. 57] пришел к заключению, что «все учение об агротехнике и удобрении... имеет дело с ненаследуемой и индивидуальной изменчивостью как в смысле количества, так и качества урожая». Тем самым подчеркивается роль фенотипической пластичности в определении уровня продуктивности.

Фенотипическая пластичность, свойственная природным популяциям растений [200, 266], способствует расширению ниши во времени и пространстве. Степень и направление допустимой пластичности фенотипа определяются генетическими факторами [68], а пространственные и временные изменения в популяциях растений взаимозависимы [204].

Фенотипическая пластичность чрезвычайно важна и для культурных растений, что отмечали в 30-е годы селекционер Н. И. Вавилов [15] и в наши дни геоботаник Б. М. Миркин [77].

Потенциальная урожайность новых сортов хлебных злаков в общем оценивается селекционерами. Для конкретных почвенно-клима-

тических условий уровень возможной реализации ее должен оцениваться непосредственно. Не меньшее значение определение соотношения между реальной и потенциальной продуктивностью имеет и для оптимизации уровня продуктивности используемых человеком природных злаковников. На основе анализа наших данных могут быть предложены следующие оценки, которые мы рассмотрим на примере злаков — доминантов разнотравно-злаковых сообществ и ценозообразователей чистых пород.

Максимальные классовые средние результативного признака, получаемые в ходе корреляционного анализа, — это, в идеале, верхний предел уровня продуктивности. Учитывая, что «средняя воспроизводит уровень массового процесса» [142, с. 237], а частота классов, дающих средние максимальные значения, обычно невелика, мы считаем целесообразным использовать $\bar{X}$max. при расчете значений следующих двух характеристик.

Первая из них, уровень реализации потенциальной продуктивности (УРПП), — это выраженное в процентах отношение средней модального по факториальному признаку класса к $\bar{X}$max. Анализ данных по 40 участкам (см. табл. 1, 2) дикорастущих злаковников Нижнеобского Севера дал ряд значений этого показателя от 28,7 до 97,3%.

Приняв за теоретически допустимый верхний предел 100%, а за наиболее вероятный нижний предел 20%, проградируем шкалу УРПП в соответствии с потенциальными возможностями участка. УРПП в интервале 20,1—40,0% следует оценивать как неудовлетворительный; 40,1—60,0% — низкий; 60,1—80,0% — достаточный; 80,1—100,0% — высокий.

Вторая характеристика — соотношение средней прогрессивной запаса биомассы, скорректированной по плотности стеблестоя, с $\bar{X}$max. или соотношение оценок потенциальной продуктивности (СОПП). Она показывает роль плотности в возможном повышении уровня продуктивности. По-видимому, имеет значение сопоставление этой характеристики со 100%. Если она меньше 100%, значит, реальная плотность стеблестоя на участке ниже экотопически допустимого предела (табл. 58). Для повышения продуктивности таких участков необходимы мероприятия, стимулирующие кущение злаков (что может достигаться изменением сенокосного режима). Если же СОПП превышает 100%, естественная динамика плотности стеблестоя приближает сообщество к оптимальному соотношению между плотностью и биомассой, т. е. наиболее эффективному использованию ресурсов среды. Такая естественная саморегуляция, свойственная природным сообществам [180], подвергается сомнению («плотностная зависимость, в обычном смысле, не может влиять на поведение популяций побегов» [163, с. 568] напрасно. Плотностная регуляция уровня продуктивности проявляется и в том случае, когда регуляторами служат дискретные особи (см. гл. VI), и когда эту функцию

Таблица 58

Уровень реализации потенциальной продуктивности и соотношение оценок потенциальной продуктивности злаков в крупнозлаковых сообществах Нижнеобского Севера, %

Шифр участка	УРПП	СОПП	Шифр участка	УРПП	СОПП
ВЛС-79	59,4	108,0	ПВЛ-III	36,3	28,0
ВЛШ-79	65,5	109,2	ЧТВЛ-I	61,1	89,3
КВЛХ-79	54,5	94,2	ЧТВЛ-II	81,6	91,1
ПВЛХ-79	28,7	98,8	ЧТВЛ-III	80,3	104,8
ВЛП-1-79	80,5	108,0	ЧТВЛ-IV	47,9	73,2
ВЛП-II-79	85,4	95,7	КпрВЛ-I	79,8	111,7
КВЛП-1-79	86,4	97,5	КпрВЛ-II	74,8	85,2
КВЛП-II-79	69,0	100,4	РЛхЛ	68,7	95,0
ХВЛП-79	52,9	102,6	А орт.	87,8	96,7
РХВЛП-79	69,2	99,1	А пл.	48,3	74,8
ВЛП-80	61,7	83,8	А (орт.)	71,2	95,6
ХВЛП-80	53,0	63,8	ПБЛ	85,7	111,7
ВЛ-I	59,8	93,6	АБ	81,6	112,9
ВЛ-II	80,2	95,4	ХБ	97,3	116,8
ВЛ-III	45,7	79,4	ВБ	92,7	103,7
КВЛ	50,5	80,1	МБ	46,4	95,2
ХВЛ	66,4	87,6	ХДЛ	75,1	90,6
ЧмВЛ	41,9	74,3	ДЛН	67,5	96,2
ПВЛ-I	51,7	94,5	ДЛХ	62,4	90,8
ПВЛ-II	47,5	86,1	ТЗ	84,0	96,6

выполняют побеги (см. гл. III, IV). Это общая для природных и культурных злаковников закономерность.

Сопоставление в пределах вида случаев крайнего нанизма и гигантизма дает разницу в массе особи травянистого растения в несколько сотен и даже тысяч раз (см., например, [179]). Такие уклоняющиеся от средних, типичных размеров особи обычно встречаются на концах градиента плотности—в условиях свободного роста или чрезвычайно сильного загущения. В первом случае особь не подвержена влиянию популяционных и ценотических факторов регуляции —и тем не менее рост ее не беспределен, так как размеры растения (и максимальные тоже) видоспецифичны. Например, мятлик ни при каких условиях не достигнет высоты тростника! Различия в высоте особей проявляются и на уровне подвидов. Так, 2 из 5 подвидов лугового мятлика могут достигать высоты в 100 см, а 3—только 40 см; 3 подвида лугового лисохвоста—соответственно 50, 80 и 120 см [122].

Опыты Н. А. Прозоровского и А. П. Шенникова (цит. по [135]) показали влияние экотопа (в первую очередь — влажности почвы) на высоту растений лисохвоста и типчака и несовпадение экологических оптимумов с фитоценотическими. К. А. Куркин [57, с. 166]

использует понятия «экотопического оптимума» и «экотопического пессимума» вида.

Оптимумы — экологический и фитоценотический [12, 23, 78, 135] — понятия в значительной мере условные. Дать им строгую количественную оценку технически столь затруднительно, что во многих случаях геоботаник вынужден, говоря об оптимумах, употреблять наречия «по-видимому», «возможно», «вероятно». Да и выявить оптимумы хотя бы приблизительно можно лишь в результате обследования полного спектра сообществ, образуемых определенным видом в конкретном регионе.

При решении практических вопросов гораздо важней знать, насколько эффективно ценопопуляция использует потенциальные возможности как благоприятного, так и неблагоприятного экотопа. Ряд изменений плотности ценопопуляции в зависимости от экотопических и ценотических условий, оцениваемая в первую очередь по плотности емкость насыщения экотопа, оптимальное соотношение между плотностью и биомассой — все эти явления нуждаются в анализе для каждого обследуемого участка отдельно.

Геоботаник, в ряде случаев (если исследование не комплексное) не имеющий возможности должным образом оценить экологические режимы, может достаточно обоснованно объектом своего внимания вместо процесса сделать результат. При таком подходе с трудом поддающаяся даже инструментальному учету микромозаичность экотопа будет рассматриваться в «отраженном» виде — как интраценотическая мозаика растительного покрова участка. Экотопически и ценотически обусловленная мозаика не только трудно разграничимы, но и часто накладываются одна на другую (перекрываются). Полная выборка отражает особенности участка (ценотическое опосредование условий экотопа). Ценотическое опосредование условий года отражает выборка, редуцированная по общему запасу надземной биомассы растений с ежегодно обновляющимися побегами или по величине прироста растений с многолетними побегами.

В континууме гетерогенности-гомогенности среды в пределах участка естественно вычленяются микроучастки, отвечающие условиям экотопического оптимума ценопопуляции (экотопического предела развития ценопопуляции). Точно так же в интраценотической мозаике присутствуют пятна, на которых устанавливается такое соотношение компонентов сообщества, которое дает в результате максимальный выход продукции (верхний ценотический предел уровня продуктивности). Площадки, на которых $x_i > \bar{X}$ по каждому компоненту, характеризуют верхний экотопический предел уровня продуктивности сообщества, при этом эффект загущения из числа оценочных критериев исключается. Соотношение компонентов (не только по массе, но и по плотности) на экотопическом пределе уровня продуктивности сообщества и будет показателем его оптимальной структуры. Однако мозаичность экотопа, усиливающая и без того значительные различия в конкурентоспособности особей одного и тем

более разных видов, отклоняет структуру сообщества от оптимальной. Поэтому реально существует еще один предел уровня продуктивности — ценотический, оцениваемый по средней прогрессивной общего запаса надземной биомассы, которая отражает величину потенциальной продуктивности данного сообщества на определенном участке в тот или иной год. Ограничения уровня продуктивности, обусловленные совместным существованием и взаимовлиянием ценозообразователей, всего заметней проявляются именно на ценотическом пределе уровня продуктивности. По соотношению компонентов на ценотическом пределе уровня продуктивности можно установить, для какого из ценозообразователей условия года более благоприятны. Для этого надо сравнить степень концентрации доминирования в полной и редуцированной по общему запасу надземной биомассы выборке.

Иногда бывает достаточно ограничиться выявлением оптимального соотношения (по биомассе или плотности) компонентов, не вдаваясь в анализ механизмов и результата их взаимодействия. Но и тогда, когда анализ этих механизмов нельзя оставить без внимания, площадочные учеты (при условии, что хотя бы для доминирующего вида наряду с биомассой учтена и плотность) достаточно информативны. Во всяком случае, при анализе площадочных данных (тем более при сравнении полных и редуцированных выборок) эффекты пространственного исключения и подавления роста могут быть дифференцированы. А именно они характеризуют результат ценотических отношений и в первую очередь — конкуренции, которая осуществляется не только на видовом уровне, но и на уровне эколого-ценотических групп в целом (уместна аналогия с определением «игрока» в теории игр, включающим наравне с индивидуумом группы разного состава).

На любом участке, где вид представлен, а тем более в роли доминанта, у него существует соответствующее только этому конкретному участку оптимальное состояние ценопопуляции (экотопический предел развития ценопопуляции) и разрыв между состоянием «средним» и оптимальным. Существуют и механизмы, способные уменьшить этот разрыв. На ценопопуляционном уровне — это плотность стеблестоя и мощность побегов, которые могут изменяться довольно значительно.

Индивидуальными особенностями участка (емкостью экотопа) в первую очередь объясняются различия в плотности стеблестоя и мощности побегов доминантов сходных по составу и структуре сообществ. Например, 2 участка кипрейно-вейниковых лугов (КпрВЛ-I и КпрВЛ-II) при практически одинаковых средних значениях общего запаса надземной биомассы и надземной биомассы вейника имели различия в состоянии ценопопуляций злака-доминанта. Структурные особенности ценопопуляций вейника определяют количество и качество закладывающихся в текущем году почек возобновления, а это очень важно для состояния ценопопуляций в будущем. Уста-

новлено, что пониженная плотность стеблестоя создает предпосылки для усиленного побегообразования, повышенная — для уменьшения его [57].

Из двух участков подмаренниково-вейниковых сообществ на участке с большей величиной продуктивности (участок ПВЛ-II) при значительно более высокой, чем на участке ПВЛ-1, плотности стеблестоя вейника была существенно больше и мощность побегов. Эти типологически идентичные участки с высокой концентрацией доминирования вейника (как и рассмотренные выше участки кипрейно-вейниковых сообществ) могут быть отнесены к области «фитоценотического оптимума» вейника в трактовке Б. А. Быкова [12]. Но если кипрейно-вейниковый травостой на разных участках характеризуется очень высоким и практически одинаковым уровнем продуктивности, то продуктивность подмаренниково-вейниковых сообществ не только чуть не вдвое-втрое ниже, но и достоверно различается (t=7,91) на участках ПВЛ-1 и ПВЛ-II.

Анализируя участки сообществ с одним и тем же основным ценозообразователем на определенной территории, мы не можем ограничиться заключением, что все они или многие из них представляют фитоценотический оптимум рассматриваемого вида. Практически важно установить, насколько близки к оптимальному (для данного участка, в конкретный год!) «средние» состояния ценопопуляции доминанта и сообществ в целом, т. е. как они соотносятся с состояниями, предельно допустимыми емкостью экотопа.

Результирующей оценкой состояния ценопопуляции и сообщества является уровень продуктивности. Расположив участки сообществ в возрастающие ряды продуктивности (средней, на ценотическом пределе, на экотопическом пределе сообщества и ценопопуляции доминанта), можно проверить, соответствует ли структура сообщества условиям экотопа.

Чтобы избежать условностей, с которыми связано понятие экологического оптимума, можно использовать другой показатель, но также отражающий потенциальные возможности пользования тем или иным видом условий, предоставляемых ему экотопом. В большинстве случаев, особенно при обследовании хозяйственно ценных угодий, геоботаника интересует поведение ценозообразующих видов именно на данном участке, а не в выровненных условиях теплицы, фитотрона или опытной делянки. Его может интересовать, в частности, насколько отдалено реальное состояние ценопопуляции от емкости насыщения экотопа и каким образом добиться максимального соответствия этих показателей. Известная неравноценность как особей, так и микрофрагментов ценопопуляции, отраженная в выборке, при достаточно большом ее объеме позволяет вычленить и объединить микрофрагменты разных состояний ценопопуляции и сообщества.

Состояние ценопопуляции оценивают по ряду признаков, в том числе по уровню продуктивности. Зависящая от многих факторов величина продукции луговых злаков в итоге определяется соотношением всего двух показателей — плотности стеблестоя и мощности побегов, величина хозяйственного урожая хлебных злаков — соотношением числа зерен на единицу площади и массы 1000 зерен. К до сих пор не получившей удовлетворительного разрешения проблеме — что лучше: «много мелких» или «мало крупных» (побегов, зерен) — можно подойти с точки зрения популяционного анализа уровня продуктивности. Вариационный ряд значений каждого из двух признаков, определяющих величину продукции, разбиваем на две части: $x_i \leqslant \bar{X}$ и $x_i > \bar{X}$. Совмещая ряды, получаем 4 сочетания: $x_i \leqslant \bar{X}$ и $x_i > \bar{X}$ по обоим признакам, $x_i > \bar{X}$ по одному и $x_i \leqslant \bar{X}$ по другому признаку.

Первое из этих сочетаний отражает состояние популяционного пессимума (ПП), характеризующееся более низкой по сравнению со средней для участка продуктивностью.

Второе соответствует популяционному оптимуму (ПО) и одной из оценок потенциального уровня продуктивности. Однонаправленность изменения обоих признаков и самой величины продукции свидетельствует о преобладании в этих двух сериях микроучастков экотопического контроля над популяционным. Следующие 2 сочетания значений признаков дают разнонаправленные отклонения величины продукции от среднего для участка уровня продуктивности и связаны с преобладанием собственно популяционной регуляции (по типу обратной связи). Если мощность побегов $x_i \leqslant \bar{X}$ сочетается с плотностью стеблестоя выше средней для участка, это можно рассматривать как состояние эффекта загущения (ЭЗ) в пределах емкости данного экотопа. Противоположное соотношение ($x_i > \bar{X}$ для мощности побегов, $x_i \leqslant \bar{X}$ для плотности стеблестоя) характеризует состояние компенсаторного разрастания (КР) побегов при пониженной плотности стеблестоя.

Таким образом, более высокая, чем в среднем на участке, плотность стеблестоя свойственна двум состояниям ценопопуляции (ПО и ЭЗ) и пониженная плотность — двум другим (ПП и КР). По мощности побегов, соотнесенной со средней для участка ее величиной, состояния ценопопуляции образуют пары ПО-КР ($x_i > \bar{X}$) и ПП-ЭЗ ($x_i \leqslant \bar{X}$).

Такие же состояния фрагментарно представлены и в посевах пшеницы. Хотя для диагностики состояний агроценопопуляции используются другие признаки (число зерен на единицу площади, масса 1000 зерен), роль их в определении величины хозяйственного урожая аналогична роли плотности стеблестоя и мощности побегов в определении величины биологического урожая ценопопуляций луговых злаков. Именно поэтому при анализе наших материалов

данные по природным злаковникам и агрофитоценозам в двух последующих таблицах (см табл 59-60) объединены.

Выделение 4-х состояний (ПП, ПО, ЭЗ, КР) — рабочая схема, очень полезная при анализе конкретных ситуаций. В табл. 59 приведены оценки продуктивности 20 участков луговых сообществ (надземная биомасса, г/0,1 м^2) и 7 агрофитоценозов пшеницы (урожай зерна, г/0,1 м^2), соответствующие выделяемым состояниям ценопопуляций. Во всех случаях уровни продуктивности состояний

Таблица 59

Уровни продуктивности (надземная биомасса или урожай зерна, г/0,1 м^2,) соответствующие разным состояниям природных ценопопуляций луговых злаков и агроценопопуляций пшеницы

Шифр участка или название сорта	Состояние ценопопуляции			
	ПП	ПО	ЭЗ	КР
Луговые сообщества				
ВЛП-80	61,0±2,4	127,4±5,1	81,9±3,4	81,4±4,7
ХВЛП-80	59,0±2,1	145,9±11,6	94,6±3,5	94,2±6,8
ВЛ-I	33,6±1,7	74,9±8,0	51,4±3,8	41,7±2,0
ВЛ-II	27,8±2,2	52,2±2,7	45,6±1,9	39,3±2,5
ВЛ-III	46,1±1,7	101,9±6,9	70,3±2,7	61,8±2,4
КВЛ	31,5±1,6	62,2±3,6	45,3±3,7	39,1±1,6
ХВЛ	60,4±4,2	131,2±9,1	80,5±4,5	84,2±3,7
ЧмВЛ	9,5±0,8	27,7±3,4	16,6±0,8	12,6±0,9
ПВЛ-I	12,8±0,6	27,9±1,0	19,4±2,1	16,6±1,2
ПВЛ-II	20,8±1,2	50,3±1,8	38,1±3,7	29,7±2,0
ЧТВЛ-II	39,1±2,8	84,4±6,9	59,2±2,8	45,0±4,1
КпрВЛ-I	37,9±4,5	85,9±6,5	52,0±3,9	53,0±5,6
КпрВЛ-II	37,6±3,5	78,1±1,5	62,8±3,2	62,4±5,6
А пл.	15,6±1,5	42,8±3,3	27,3±1,9	24,6±2,6
А(орт.)	28,7±1,6	52,9±2,7	39,2±2,4	35,2±2,3
АБ	20,0±1,9	44,4±2,7	27,6±1,4	30,3±1,6
ХБ	15,4±1,1	32,0±1,4	23,6±1,3	25,1±1,5
ХДЛ	50,0±3,0	98,1±6,9	77,9±2,9	60,2±4,1
ДЛН	52,4±2,0	97,8±6,1	74,4±4,4	74,6±2,7
ТЗ	19,1±0,8	35,0±1,2	29,0±1,8	23,7±0,9
Агрофитоценозы пшеницы				
Дерново-подзолистая почва				
Белорусская-80	34,9±2,0	59,1±3,6	51,0±2,4	38,0±1,8
Заря	22,8±1,1	56,5±2,6	43,1±2,7	32,1±2,6
Мироновская-808	22,3±1,7	46,2±3,1	41,1±3,3	27,2±2,8
Светло-серая лесная почва				
Ахтырчанка	28,3±2,2	52,9±2,0	48,3±4,4	32,8±1,9
Белорусская-80	40,5±1,0	59,1±1,4	53,5±1,0	48,2±0,8
Московская-35:				
плакор	32,1±1,4	51,0±1,3	46,3±1,6	33,3±1,4
склон	33,6±1,3	45,4±1,7	46,3±2,0	37,6±1,0

Таблица 60

Достоверность различий (t) уровней продуктивности ценопопуляций злаков, соответствующих их разным состояниям

Шифр участка	Сравниваемые состояния ценопопу							
	ПП-ПО		ПП-ЭЗ		ПП-КР		ПО-ЭЗ	
	df	t	df	t	df	t		t
				Луговые сообщества				
ВЛП-80	44	11,77	56	5,02	51	3,86	46	7,42
ХВЛП-80	35	7,37	61	8,72	50	4,94	46	4,23
ВЛ-1	19	5,05	22	4,28	31	3,09	15	2,65
ВЛ-II	15	7,01	26	6,12	27	3,45	19	2,00
ВЛ-III	35	7,85	51	7,59	51	5,34	38	4,26
КВЛ	23	7,79	30	3,42	33	3,36	23	3,28
ХВЛ	13	7,06	22	3,26	27	4,25	19	5,00
ЧмВЛ	18	5,21	27	6,28	25	2,58	21	3,18
ПВЛ-1	23	12,91	22	3,03	24	2,84	17	3,66
ПВЛ-II	24	13,66	22	4,45	24	3,82	22	2,97
ЧТВЛ-II	19	6,08	29	5,08	22	1,19	24	3,38
КпрВЛ-1	12	6,08	20	2,37	16	2,10	20	4,47
КпрВЛ-II	16	10,63	28	5,32	26	3,76	20	4,33
А пл.	21	7,51	23	4,83	22	3,00	22	4,07
А (орт.)	21	7,71	20	3,64	19	2,32	19	3,80
АБ	9	7,39	20	3,22	19	4,15	17	5,53
ХБ	16	9,32	25	4,82	23	5,22	23	4,40
ХДЛ	22	6,40	30	6,69	24	2,01	26	2,70
ДЛН	26	7,07	36	4,55	45	6,61	16	3,11
ТЗ	26	11,04	31	5,02	31	3,83	29	2,78
				Агрофитоценозы пшеницы				
				дерново-подзолистая почва				
Белорусская-80	24	5,87	23	5,16	25	1,15	21	1,87
Заря	47	11,95	41	6,95	32	3,30	34	3,57
Мироновская-808	14	6,75	17	5,07	16	1,49	13	1,12
				светло-серая лесная почва				
Ахтырчанка	17	8,28	13	4,06	21	1,55	14	0,95
Белорусская-80	55	10,81	60	9,22	59	6,02	57	3,26
Московская-35:								
плакор	22	9,90	20	6,67	22	0,61	24	2,28
склон	16	5,51	22	5,34	26	2,44	20	0,38

ПП-ПО, ПП-ЭЗ и ПО-КР достоверно различаются (табл. 60). Лишь на одном из участков (ВЛ-II) природных злаковников отмечена тенденция сближения уровней продуктивности состояний ПО-ЭЗ. Напротив, в 4-х агрофитоценозах из семи повышение урожайности за счет загущения посевов — перспективный агроприем. Плотность

ляции			
ПО-КР		ЭЗ-КР	
df	t	df	t
41	6,63	53	0,09
35	3,84	61	0,05
14	4,02	17	2,26
20	3,50	31	2,01
38	5,49	54	2,35
26	5,86	33	1,54
24	4,79	33	0,64
19	4,29	28	3,33
19	7,24	18	1,17
24	7,66	22	2,00
17	4,91	27	2,86
16	3,83	24	0,15
18	2,71	30	0,06
21	4,33	23	0,84
18	4,99	17	1,20
16	4,49	27	1,27
21	3,36	30	0,76
20	4,72	28	3,52
25	3,48	35	0,04
29	7,53	34	2,64
23	5,25	22	4,33
35	6,63	19	2,93
12	4,54	15	3,21
22	7,28	18	3,24
56	6,77	61	4,14
26	9,27	24	6,10
24	3,96	30	3,88

3 агроценопопуляций пшеницы (Белорусская-80 на дерново-подзолистой почве; Мироновская-808; Ахтырчанка) была настолько ниже допустимой емкостью агроэкотопа, что компенсация роста не дала превышения продуктивности над уровнем, свойственным состоянию популяционного пессимума. В природных ценопопуляциях такие ситуации складываются редко (участок ЧТВЛ-II или проявляется тенденция выхода из них (участки КпрВЛ-1, ХДЛ).

Сравнение уровней продуктивности, соответствующих состояниям ЭЗ и КР (см. табл. 59—60), выявляет принципиальное различие между природными ценопопуляциями и агроценопопуляциями злаков. В агрофитоценозах компенсация роста за счет увеличения площади питания отдельного растения ни на одном из участков не сравняла уровни продуктивности состояний КР и ЭЗ. В природных злаковниках, наоборот, эти уровни достоверно различались на 6 участках из 20 и на 2 (ВЛ-II, ПВЛ-II) намечалась тенденция их сближения.

Размах изменчивости признака играет очень большую роль именно в компенсаторных реакциях. Из обследованных в 1983 г. агроценопопуляций пшеницы наиболее сильно варьировала (Cv=15,8%) масса 1000 зерен у сорта Заря. Масса 10 побегов вейника Лангсдорфа в 1984 г. имела максимальное значение Cv=33,4% на участке КпрВЛ-1.

В первом случае размах изменчивости составлял 1,9 раза, во втором был ровно вдвое меньше.

Одним из важных моментов популяционного анализа уровня продуктивности является проверка нулевой гипотезы о равновероятности состояний, которой соответствует равномерное распределение частот. Для этой цели пригоден критерий хи-квадрат — но выборка должна содержать не менее 30 [74], а каждый класс — не менее 5 площадок [30, 74, 89]. Для таблицы 2x2 df=3 и $X^2_{0,05}$=3,84.

[99]. Теоретическая частота, с которой сравниваются эмпирические, составляет 1/4 объема выборки.

Нулевая гипотеза о равновероятности 4-х состояний ценопопуляций злаков была проверена для 18 участков луговых сообществ и 7 агрофитоценозов пшеницы. Оказалось, что соответствуют не нулевой, а альтернативной гипотезе (состояния неравновероятны) посевы озимой пшеницы Заря и яровой пшеницы Московская-35 на склоне — в первом случае по частоте преобладает состояние популяционного оптимума, во втором — компенсаторного разрастания. Для 8 луговых сообществ (участки ХВЛП-80, ВЛ-П, ВЛ-Ш, ХВЛ, ЧТВЛ-П, КпрВЛ-1, КпрВЛ-П, ХБ) нулевая гипотеза также оказалась несостоятельной. На остальных 10 участках частоты состояний уравновешены.

Количественные характеристики состояний ценопопуляций подвержены пространственной и разногодичной изменчивости. Разногодичная изменчивость может быть показана на примере ценопопуляции двукисточника тростниковидного, основного ценоозообразователя разнотравности-двукисточникового луга в пойме небольшой речки (Шалинский район Свердловской области). Отсутствие существенных отклонений от равновероятности состояний, отмеченное в 1985 г. (X^2=0,41), сохранилось и на следующий год (X^2=1,40). Осталась неизменной и другая особенность участка — проявление эффекта загущения при плотности стеблестоя несколько меньшей, а не большей, чем оптимальная (рис. 5). Этим обстоятельством

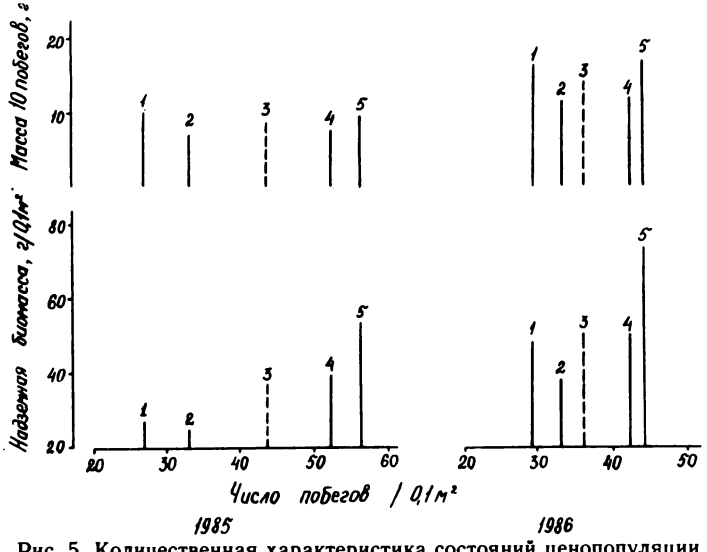

Рис. 5. Количественная характеристика состояний ценопопуляции двукисточника тростниковидного в последовательные годы: 1 — КР, 2 — ПП, 3 — средние для участка значения, 4 — ЭЗ, 5 — ПО

косвенно подтверждается ведущая роль емкости микроэкотопа в определении соотношения между плотностью и биомассой. Несомненно, имеет значение и неравноценность побегов внутри клона. В целом более низкому среднему уровню продуктивности (1985 г.) соответствовали и больший разрыв между плотностями, характерными для разных состояний ценопопуляции, и меньшая мощность побегов.

Насколько отличаются друг от друга в один и тот же год состояния ценопопуляций одного вида в сообществах разной структуры, рассмотрим на примере костреца Пампэлла, ценозообразователя аллювиальных лугов — хвощово-кострецового (рис. 6, А) и пижмово-хвощово-кострецового (рис. 6, Б). На обоих участках эффект загущения проявлялся при плотности стеблестоя, превышающей оптимальную. Основная причина этого — несомкнутость травостоя. Но не меньшее значение имеет и низкая емкость насыщения экотопа—песчаного аллювия. В трехкомпонентном ценозе по сравнению с двухкомпонентным оптимальная плотность костреца была для условий 1984 г. более чем вдвое ниже. Шкалы плотности не перекрывались, а как бы продолжали одна другую. Возрастание мощности побегов при пониженной плотности оказалось недостаточным для сближения уровней продуктивности костреца Пампэлла в двух разных по структуре, но находящихся неподалеку друг от друга сообществах.

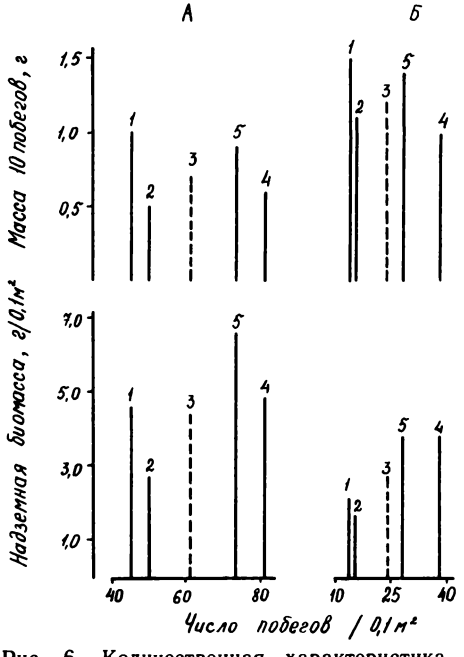

Рис. 6. Количественная характеристика состояний ценопопуляций костреца Пампэлла в двух сообществах. Обозначения, как на рис. 5

Перейдем от ценопопуляционного уровня к ценотическому. Здесь также можно выделить 4 состояния, но на иной основе — по соотношению биомассы злака-доминанта и разнотравья. Точно так же значения этих показателей соотносятся со средними для участка xi^2 $\overline{X}$ или $xi > X$. Микрофрагменты сообщества образуют мозаику следующих состояний: 1) биомасса обоих компонентов меньше средней; 2) биомасса обоих компонен-

Таблица 61

Уровни продуктивности (надземная биомасса, г/0,1м^2), соответствующие разным состояниям разнотравно-злаковых сообществ

Шифр участка	ЭПС	ЭОС	ЦОЗ	ЦОР
ЧмВЛ	15,7±0,7	30,8±2,4	24,8±1,8	20,7±1,3
ПВЛ-I	19,4±0,8	38,9±2,1	31,0±1,5	27,6±0,9
ПВЛ-II	31,2±1,7	56,7±2,2	54,9±2,2	36,4±1,7
ЧТВЛ-II	57,2±2,8	99,3±3,8	82,4±4,7	78,8±4,1
КпрВЛ-I	57,0±2,4	106,4±5,8	98,2±6,7	68,2±3,3
КпрВЛ-II	57,6±3,6	101,7±6,0	85,8±2,9	72,5±5,2
РД-I	34,9±1,9	59,1±1,8	56,7±2,3	56,9±2,3
РД-II	31,4±2,1	64,6±3,9	52,5±2,1	40,6±3,4

Примечание. РД — участки разнотравно-двукисточниковых лугов.

Таблица 62

Достоверность различий (τ) уровней продуктивности разнотравно-злаковых сообществ, соответствующих их разным состояниям

Шифр участка	Сравниваемые состояния сообщества							
	ЭПС-ЭОС		ЭПС-ЦОЗ		ЭПС-ЦОР		ЭОС-ЦОЗ	
	df	*t*	*df*	t	*df*	*t*	*df*	*t*
ЧмВЛ	23	6,04	28	4,72	27	3,38	19	2,00
ПВЛ-I	19	8,67	26	6,82	26	6,83	15	3,06
ПВЛ-II	18	9,17	27	8,52	25	2,17	21	0,58
ЧТВЛ-II	21	8,92	30	2,80	26	4,35	21	2,80
КпрВЛ-I	18	7,87	18	5,79	25	2,74	11	0,92
КпрВЛ-II	19	6,30	30	6,10	23	2,36	23	2,39
РД-I	17	9,24	20	7,32	25	7,38	11	8,29
РД-II	20	7,49	27	7,10	22	2,30	21	2,73

тов больше средней; 3) больше средней биомасса злака-доминанта; 4) больше средней биомасса разнотравья. Первое состояние обеспечивает более низкий, второе — более высокий, чем в среднем для участка, уровень продуктивности. Так как однонаправленность отклонений уровней продуктивности компонентов от средних для участка значений косвенно указывает на сравнительно низкую или высокую емкость микроэкотопов, первое состояние можно охарактеризовать как экотопический пессимум, второе — как экотопический оптимум (экотопический предел уровня продуктивности) сообщества. Введем условные обозначения (ЭПС и ЭОС), так как они будут необходимы для таблиц. Третье состояние характеризует ценотический оптимум злака-доминанта (ЦОЗ), четвертое — разнотравья (ЦОР).

Интраценотическая мозаика содержит все указанные состояния. Поэтому понятия экотопического (и ценотического) оптимума и пессимума могут быть успешно использованы не только при анализе серии сообществ (как это принято), но и когда рассматривают соотношение фрагментов разных состояний одного сообщества в пределах определенного контура. Каждое состояние имеет свой уровень продуктивности — этим и обусловлена изменчивость величины продукции в пределах участка. Рассмотрим данные по восьми участкам (табл. 61).

Нулевая гипотеза о равновероятности состояний оказалась справедливой лишь для 3 участков (ЧмВЛ, ПВЛ-1, РД-П). Сравнение уровней продуктивности разных состояний сообществ показало достоверность различий по этому признаку между парами состояний ЭПС-ЭОС, ЭПС-ЦОЗ, ЭПС-ЦОР, ЭОС-ЦОР (табл. 62).

На 3-х участках (ЧмВЛ, ПВЛ-П, КпрВЛ-1) наблюдалось сближение уровней продуктивности состояний ЦОЗ-ЭОС, на 4 (ЧмВЛ, ПВЛ-1, ЧТВЛ-П, РД-1)—состояний ЦОЗ-ЦОР. Отсутствие достоверных различий в уровнях продуктивности состояний ЦОЗ-ЦОР— показатель потенциальной роли разнотравья в повышении общего уровня продуктивности сообщества и примерно равной эффективности обеих ценотических тактик компонентов сообщества, выражающихся в увеличении их собственной продуктивности. Напротив, на участках ПВЛ-П, КпрВЛ-1, КпрВЛ-П, РД-П уровень продуктивности сообщества в состоянии ЦОЗ достоверно выше, чем в состоянии ЦОР (см. табл. 62). Это указывает на более высокую эффективность ценотической тактики злака-доминанта и подчеркивает его первостепенную роль в определении уровня продуктивности сообщества. Эта ценотическая тактика основана на трех популяционных — повышении плотности стеблестоя за счет резерва почек возобновлении (при возможности совместного существования разных сезонных генераций побегов), возрастании мощности побегов или одновременном увеличении плотности стеблестоя и мощности побегов.

ЭОС-ЦОР		ЦОЗ-ЦОР	
df	*t*	df	*t*
18	3,70	23	1,85
15	4,96	22	1,94
19	7,30	28	6,65
17	3,67	26	0,58
17	5,73	18	4,02
16	3,68	27	2,24
16	4,84	19	0,04
16	4,64	23	2,98

* * *

* Заключение *

Регуляторная по отношению к уровню продуктивности функция плотности популяции — явление, имеющее очень важное значение для дикорастущих и культурных злаковников. Именно плотность в первую очередь определяет величину разрыва между реальной и потенциальной продуктивностью, а оптимизация плотности (в ходе естественной динамики или в результате целенаправленного вмешательства человека) существенно повышает степень реализации потенциальной продуктивности. При эксплуатации естественных сенокосных и пастбищных угодий, а тем более при создании агрофитоценозов необходимо знать экотопический предел и ценотический оптимум плотности не в общем плане, а конкретно для каждого контура. Получение таких характеристик с учетом особенностей каждого участка и каждого поля севооборота (хотя бы прикидочных — по серии аналогов) будет способствовать повышению эффективности сельскохозяйственных мероприятий.

Практика оптимизации уровня продуктивности (на основе оптимизации плотности популяций) — область, в которой совместные усилия агронома и геоботаника обещают быть особенно плодотворными. Недоступные отдельному хозяйству специальные опыты с нормами высева могут быть успешно заменены анализом связи продуктивности с плотностью агроценопопуляции в производственных посевах этого хозяйства, в результате чего будут выявлены оптимальные интервалы плотности. Учеты, проведенные в годы с разной погодной обстановкой и на разных почвах, — основа для разработки шкал оптимальной плотности той или иной культуры в данном регионе.

* Литература *

1. Агротехника высокопродуктивных сортов зерновых культур. М.: Колос, 1977. 272 с.

2. *Аксютина З. М.* Элементы математической оценки результатов наблюдений в биологических и рыбохозяйственных исследованиях. М.: Пищ. пром-сть, 1968. 289 с.

3. *Александрова В. Д.* Геоботаническое районирование Арктики и Антарктики / / Комаровские чтения. Л.: Наука, 1977. Т. 29. 188 с.

4. *Анохин П. К.* Функциональная система как универсальный принцип изучения уровней биологической организации / / Развитие концепции структурных уровней в биологии. М., 1972. С. 100—111.

5. *Ацци Дж.* Сельскохозяйственная экология. / / Пер. с англ. М.: Изд-во иностр. лит., 1959. 479 с.

6. *Барышников М. К.* Луга Оби и Иртыша Тобольского Севера. М.: Изд-во Госземобъединения, 1933. 95 с.

7. *Барышников М. К.* Луга низовьев Оби, их характеристика и перспективы использования / / Пойменные луга Крайнего Севера: Приемы их использования и улучшения. Норильск, 1961. С. 115—158.

8. *Бахтеев Ф. Х.* Очерки по истории и географии важнейших культурных растений. М.: Учпедгиз, 1960. 371 с.

9. *Берг Л. С.* Географические зоны Советского Союза. М.: Огиз; Географгиз, 1947. Т. 1. 397 с.

10. *Бузыкин А. И.* Уровни регулирования продуктивности лесов / / Агрофиз. исслед. почв Средней Сибири. Красноярск, 1975. С. 19—26.

11. *Бучинский И. Е.* Засухи и суховеи. Л.: Гидрометеоиздат, 1976. 214 с.

12. *Быков Б. А.* Геоботаническая терминология. Алма-Ата: Наука, 1967. 167 с.

13. *Бяллович Ю. П.* Введение в культурфитоценологию / / Сов. ботаника. 1936. № 2. С. 21—26.

14. *Вавилов Н. И.* Селекция как наука / / *Вавилов Н. И.* Избр. соч. в двух томах. Л., 1967. Т. 1. С. 3228—343.

15. *Вавилов Н. И.* Научные основы селекции пшеницы / / *Вавилов Н. И.* Избр. соч. в двух томах. Л., 1967. Т. 2. С. 7—259.

16. *Вальтер Г.* Общая геоботаника / Пер. с нем. М.: Мир, 1982. 264 с.

17. *Василевич В. И.* Почему существуют многовидовые растительные сообщества / / Бот. журн. 1979. Т. 64, № 3. С. 341—350.

18. *Васильев В. Н.* Популяции и их роль в жизни вида / / Бот. журн. 1983. Т. 48. № 3. С. 341—349.

19. *Венецкий И. Г., Кильдишев Г. С.* Основы математической статистики. М.: Госстатиздат, 1963. 308 с.

20. *Вишаренко В. С.* Об особенностях детерминизма в живых системах / / Методол. проблемы биологии. Л., 1971. С. 11—19.

21. *Вишаренко В. С.* Взаимодействие статистической и жесткой детерминации в живых системах / / Науч. докл. школы. Филос. науки. 1973. № 1. С. 147—149.

22. *Волобуев В. Р., Надиров Ф. Г.* Расчет потенциальной фитопродуктивности с использованием почвенно-энергетических и гидротермических факторов / / Почвоведение. 1984. № 5. С. 128—133.

23. *Воронов А. Г.* Геоботаника. 2-е изд. М.: Высш. школа, 1973. 384 с.

24. *Воронцова В. Н.* Яровая пшеница — основная культура Восточной Сибири. Красноярск: Кн. изд-во, 1982. 144 с.

25. *Воронцова Л. И., Заугольнова Л. Б.* О подходах к изучению ценопопуляций растений / / Бот. журн. 1979. Т. 64, № 9. С. 1296—1311.

26. Геоботаническая карта СССР // / Под ред. Е. М. Лавренко, В. Б. Сочавы. Масштаб 1:4 000 000. М., 1954.

27. *Гиляров М. С.* Биогеоценология и агроценология / / Структ. функц. организация биогеоценозов. М., 1980. С. 8—22.

28. *Голуб В. Б., Добрачев Ю. П., Пастушенко Н. Ф., Яковлева Е. П.* О способах оценки экологических условий по шкалам Л. Г. Раменского / / Науч. докл. высш. школы. Биол. науки. 1978. № 7. С. 131—136.

29. *Горчаковский П. Л., Троценко Г. В.* Растительность стационара «Харп» / / Биомасса и динамика растит. покрова и животного населения в лесотундре. Свердловск, 1974. С. 49—60.

30. *Грейг-Смит П.* Количественная экология растений / Пер. с англ. М.: Мир, 1967. 358 с.

31. *Гуляева Б. И., Рогаченко А. Д., Савченко Н. С.* Вопросы изучения ценотического взаимодействия растений / / Экол.-физиол. исслед. фотосинтеза и водного режима растений в полевых условиях: Тез. докл. Всесоюз. совещ. Иркутск, 1982. С. 38.

32. *Гуричева Н. П., Демина О. М., Козлова Г. И. и др.* Продуктивность луговых сообществ / / Ресурсы биосферы. Л., 1975. Вып. 1. С. 96—127.

33. *Дегтярева Г. В.* Погода, урожай и качество зерна яровой пшеницы. Л.: Гидрометеоиздат, 1981. 216 с.

34. *Денисова Г. М.* Некоторые особенности побегообразования у ***Poa alpina*** **L.** / / Бот. журн. 1960. Т. 45, № 10. С. 1552—1554.

35. *Доспехов Б. А.* Методика полевого опыта: с основами статистической обработки результатов исследований. 2-е изд. М.: Колос, 1968. 335 с.

36. *Дружинин Н. К.* Основные математико-статистические методы в экономических исследованиях: введение в изучение статистической методологии. М.: Статистика, 1968. 248 с.

37. *Дыдина Р. А.* Обь-Иртышские луга в пределах Ханты-Мансийского округа / / Пойменные луга Крайнего Севера: Приемы их использования и улучшения. Норильск, 1961. С. 159—250.

38. *Ефимова Н. А.* Карты продуктивности природных растительных покровов континентов / / Бот. журн. 1976. Т. 61, № 12. С. 1641—1657.

39. *Злобин Ю. А.* О неравноценности особей в ценопопуляциях растений / / Бот. журн. 1980. Т. 65, № 3. С. 311—322.

40. *Злобин Ю. А.* Вред, причиняемый сорными растениями / / Борьба с засоренностью полей северо-восточной Украины: Учеб. пособие. Харьков, 1984. С. 15—19.

41. *Зубов С. М.* Расчетный метод определения средней продуктивности основных типов растительности СССР и тропических областей / / Вестн. Белорус. ун-та. Сер. 2. 1974. № 2. С. 67—71.

42. *Иванов П. К.* Яровая пшеница. 3-е изд. М.: Колос, 1971. 328 с.

43. *Игнатов А. И.* Специфические черты организации живой природы / / Развитие концепции структурных уровней в биологии. М., 1972. С. 342—348.

44. *Ильина И. С.* Северотаежные лугово-болотно-соровые и кустарниково-лесные серии растительных сообществ / / Раст. покров Зап-Сиб. равнины. Новосибирск, 1985. С. 186—191.

45. *Ильина И. С., Мельцер Л. И.* Тундровые арктические и субарктические болотно-лугово-кустарниковые серии растительных сообществ / / Раст. покров Зап.-Сиб. равнины. Новосибирск, 1985. С. 181—186.

46. Карта «Растительность Западно-Сибирской равнины». Масштаб 1:1 500 000. М., 1976.

47. *Кац Н. Я.* О свойствах растений и их сочетаниях в природных условиях в настоящем и прошлом / / Бот. журн. 1974. Т. 59, № 4. С. 473—483.

48. *Комарницкий Н. А., Кудряшов Л. В., Уранов А. А.* Систематика растений. М.: Учпедгиз, 1962. 726 с.

49. *Комаров В. Л.* Учение о виде у растений: Страница из истории биологии. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1944. 244 с.

50. *Кондратьев Р. Б.* Влияние площади питания на формирование высоких урожаев яровой пшеницы в Средней Сибири / / Нормы высева, способы посева и площади питания сельскохозяйственных культур. М., 1971. С. 81—88.

51. *Коновалов Ю. Б.* Формирование продуктивности колоса яровой пшеницы и ячменя. М.: Колос, 1981. 176 с.
52. *Котелина Н. С.* Пойменные луга р. Вычегды // *Котелина Н. С., Хантимер И. С.* Луга Коми АССР. М.: Л., 1959. С. 5—172.
53. *Кочев Х.* Биологична продуктивност // Природа (НРБ). 1974. Т. 23, № 2. С. 32—35.
54. *Кузьменко И. Т.* Особенности биологической продуктивности пойменных и дельтовых ландшафтов // Биол. продуктивность дельтовых экосистем Прикаспийской низменности Кавказа. Махачкала, 1978. С. 41—43.
55. *Кумаков В. А.* Физиология яровой пшеницы. М.: Колос, 1980. 207 с.
56. *Купцов А. И.* Введение в географию культурных растений. М.: Наука, 1975. 295 с.
57. *Куркин К. А.* Системные исследования динамики лугов. М.: Наука, 1976. 284 с.
58. *Куркин К. А.* Системный подход к программированию и определению параметров биогеоценозов // Системно-экол. подход к соврем. проблемам сельского хозяйства и науки: Тез. докл. на зон. науч. конф. Горький, 1980. Ч. 2: Биоэкол. аспекты интродукции, селекции и луговодства. С. 45—47.
59. *Куркин К. А.* Фитоценотическая конкуренция: Системные особенности и параметрические характеристики // Бот. журн. 1984. Т. 69, № 4. С. 437—447.
60. *Куркин К. А., Матвеев А. Р.* Ценопопуляции как системы особей и как элементы фитоценозов: системно-иерархический подход // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 86, № 4. С. 54—74.
61. *Лелли Я.* Селекция пшеницы: Теория и практика // Пер. с фр. М.: Колос, 1980. 384 с.
62. *Леонтьев Н. Л.* Техника статистических вычислений. 2-е изд. М.: Лесн. пром-сть, 1966. 250 с.
63. *Липкин М. И.* Анализ предпосылок и выводов теории корреляции и регрессии // Применение методов корреляции в экономических исследованиях. М., 1969. С. 3—29.
64. Луга Якутии. М.: Наука, 1975. 176 с.
65. *Любарский Е. Л.* О биоморфологической границе между длиннокорневищными и короткокорневищными растениями // Экология. 1973. № 2. С. 94—95.
66. *Любарский Е. Л.* Проблемы популяционной и агрофитоценологии // Тез. Всесоюз. совещ. по пробл. агрофитоценологии и агробиогеоценологии. Ижевск, 1981. С. 41—42.
67. *Любарский Е. Л.* К изучению ценотических популяций // Биология, экология и взаимоотношения ценопопуляций растений: Мат-лы конф. к 80-летию А. А. Уранова. МГУ, 1982. С. 41—44.
68. *Майр Э.* Популяции, виды и эволюция // Пер. с англ. М.: Мир, 1974. 460 с.
69. *Макарова В. Н., Старкова Т. Е.* Влияние нормы высева и фонов плодородия почвы на урожай зерна яровой пшеницы // Нормы высева, способы посева и площади питания сельскохозяйственных культур. М., 1971. С. 98—102.
70. *Мамонтова В. Н.* Изменчивость количественных признаков у чистых линий яровой пшеницы // *Мамонтова В. Н.* Селекция и семеноводство яровой пшеницы: Избр. тр. М., 1980. С. 9—54.
71. *Марков М. В.* Агрофитоценология: Наука о полевых растительных сообществах. Казань: Изд-во Казан. ун-та, 1972. 269 с.
72. *Марков М. В., Куликова Н. М.* Сорно-полевая растительность и методика ее изучения: приемы исследования сорно-полевой растительности колхозов и совхозов Татарии. Казань: Изд-во Казан. ун-та, 1964. 246 с.
73. *Матвеева Е. П.* Биологическая продуктивность лугов СССР: равнинная часть // Раст. ресурсы. 1974. Т. 10, № 4. С. 473—489.
74. *Меркурьева Е. К.* Биометрия в селекции и генетике сельскохозяйственных животных. М.: Колос, 1970. 423 с.
75. *Минибаев Р. Г.* Типы полевых земель и некоторые вопросы интенсификации земледелия // Вклад ботаников Башкирии в осуществление Продовольственной программы: Тез. докл. науч. конф. Уфа, 1984. С. 56—58.

76. *Миркин Б. М.* О некоторых требованиях, предъявляемых к исходным данным геоботанического исследования с использованием аппарата математической статистики // Аспекты оптимизации количественных исследований растительности. Уфа, 1976. С. 35—60.

77. *Миркин Б. М.* Теория и практика фитоценологии. М.: Знание, 1981. 64 с.

78. *Миркин Б. М., Розенберг Г. С.* Толковый словарь современной фитоценологии. М.: Наука, 1983. 134 с.

79. *Мороз Н. А.* Селекция и семеноводство зерновых культур. Минск: Ураджай, 1981. 175 с.

80. *Мясникова Г.* Влияние нормы высева на урожай яровой пшеницы // Нормы высева, способы посева и площади питания сельскохозяйственных культур. М., 1971. С. 92—97.

81. *Ненароков М. И.* Виды и сорта многолетних трав для пойменных земель// Пастбища и сенокосы СССР. М., 1974. С. 310—317.

82. *Неттевич Э. Д.* Яровая пшеница в Нечерноземной зоне. М.: Россельхозиздат, 1976. 220 с.

83. *Носатовский А. И.* Пшеница: биология. 2-е изд. М.: Колос, 1965. 568 с.

84. *Парфенов В. И., Рыковский Г. Ф.* Изменение надземной биологической продуктивности лугово-болотных фитоценозов Белорусского Полесья под влиянием осушения // Экол.-биол. исслед. раст. сообществ. Минск, 1975. С. 197—214.

85. *Перекальский Ф. М.* Яровая пшеница. М.: Гос. изд-во с/х лит., журн. и плакатов, 1961. 279 с.

86. *Пешкова Н. В.* Изменчивость продуктивности вейника Лангсдорфа на Южном Ямале и в низовьях Оби // Экология. 1982. № 6. С. 25—31.

87. *Пианка Э.* Эволюционная экология / Пер. с англ. М.: Мир, 1981. 400 с.

88. *Потапов Н. Г.* Минеральное питание пшеницы // Физиология сельскохозяйственных растений. МГУ, 1969. Т. 4: Физиология пшеницы. С. 242—297.

89. *Пустыльник Е. И.* Статистические методы анализа и обработки наблюдений. М.: Наука, 1968. 288 с.

90. Пшеницы мира / Сост. В. Ф. Дорофеев; Под ред. Д. Д. Брежнева. Л.: Колос, 1976. 487 с.

91. *Работнов Т. А.* Луговедение. М.: Изд-во МГУ, 1974. 384 с.

92. *Раменский Л. Г.* Основные закономерности растительного покрова и их изучение: На основании геобот. исслед. в Воронежской губ. // *Раменский Л. Г.* Проблемы и методы изучения растительного покрова: Избр. работы. Л., 1971. С. 5—33.

93. *Раменский Л. Г.* Введение в комплексное почвенно-геоботаническое исследование земель // *Раменский Л. Г.* Проблемы и методы изучения растительного покрова: Избр. работы. Л., 1971. С. 165—307.

94. *Раменский Л. Г.* Учение о типах природной кормовой площади // *Раменский Л. Г.* Проблемы и методы изучения растительного покрова: Избр. работы. Л., 1971. С. 106—141.

95. *Раменский Л. Г.* О некоторых принципиальных положениях современной геоботаники // *Раменский Л. Г.* Проблемы и методы изучения растительного покрова: Избр. работы. Л., 1971. С. 142—164.

96. *Рафес П. М.* Популяция и биогеоценоз // Природа. 1972. № 5. С. 36—45.

97. *Реймерс Н. Ф.* Азбука природы: Микроэнциклопедия биосферы. М.: Знание, 1980. 208 с.

98. *Риклефс Р.* Основы общей экологии / Пер. с англ. М.: Мир, 1979. 424 с.

99. *Рокицкий П. Ф.* Биологическая статистика. 2-е изд. Минск: Вышейш. школа, 1967. 328 с.

100. *Рокицкий П. Ф.* (ред.). Англо-русский биологический словарь. М.: Физматгиз, 1953. 679 с.

101. *Савицкий М. С.* Биологические и агротехнические факторы высоких урожаев зерновых культур. М.: Сельхозгиз, 1948. 172 с.

102. *Савицкий М. С.* Теоретические основы методики определения норм высева зерновых культур по оптимальному стеблестою // Нормы высева, способы посева и площади питания сельскохозяйственных культур. М., 1971. С. 5—12.

103. *Сатыев У. Ш.* Изменение условий питания и густоты стояния растений и урожай // Вклад ботаников Башкирии в осуществление Продовольственной программы: Тез. докл. науч. конф. Уфа, 1984. С. 18—19.
тическими задачами луговодства // Пастбища и сенокосы СССР. М., 1974. С. 87—110.
104. *Смелов С. П.* Теоретические основы луговодства. М.: Колос, 1966. 367 с.
105. *Смелов С. П.* Вопросы биологии некоторых злаковых трав в связи с практическими задачами луговодства // Пастбища и сенокосы СССР. М.: 1974. С. 87—110.
106. *Сукачев В. Н.* Дендрология с основами лесной геоботаники. Л.: Гослестехиздат, 1934. 616 с.
107. *Сукачев В. Н.* Некоторые общие вопросы теоретической фитоценологии // *Сукачев В. Н.* Изб. тр. Л., 1975. Т. 3. Проблемы фитоценологии. С. 425—435.
108. *Сукачев В. Н.* О внутривидовых и межвидовых взаимоотношениях среди растений // *Сукачев В. Н.* Избр. тр. Л., 1975. Т. 3: Проблемы фитоценологии. С. 389—424.
109. *Сукачев В. Н.* Новые данные по экспериментальному изучению взаимоотношений растений // *Сукачев В. Н.* Избр. тр. Л., 1975. Т. 3. Проблемы фитоценологии. С. 453—466.
110. *Сукачев В. Н.* Экспериментальная фитоценология и ее отношение к экспериментальной биогеоценологии // *Сукачев В. Н.* Избр. тр. Л., 1975. Т. 3: Проблемы фитоценологии. С. 466.
111. *Тарчевский И. А.* Фотосинтез пшеницы // Физиология сельскохозяйственных растений. МГУ, 1969. Т. 4: Физиология пшеницы. С. 298—367.
112. *Терентьев П. В., Ростова Н. С.* Практикум по биометрии. Л.: Изд-во ЛГУ, 1977. 152 с.
113. *Тимофеев-Ресовский Н. В., Яблоков А. В., Глотов Н. В.* Очерк учения о популяции. М.: Наука, 1973. 277 с.
114. *Титов Ю. В.* Эффект группы у растений. Л.: Наука, 1978. 151 с.
115. *Титов Ю. В., Нескрябина Е. С., Друзина В. Д.* Реакция травяных сообществ поймы р. Хопер на природные и антропогенные факторы // Бот. журн. 1984. Т. 69, № 5. С. 624—635.
116. *Тишлер В.* Сельскохозяйственная экология // Пер. с нем. М.: Колос, 1971. 455 с.
117. *Туганаев В. В.* Агрофитоценозы современного земледелия и их история. М.: Наука, 1984. 88 с.
118. *Турбин Н. В.* Биология и сельское хозяйство: генетико-физиологические основы селекции растений. М.: Знание, 1978. 63 с.
119. Учебное пособие по медицинской статистике. / Под ред. проф. Е. Я. Белицкой. Л.: Медицина, 1972. 175 с.
120. *Фаттахова Ф. З.* Фотосинтетическая деятельность яровой пшеницы в различных условиях на увалистом междуречье Уфа—Белая // Вклад ботаников Башкирии в осуществление Продовольственной программы: Тез. докл. науч. конф. Уфа, 1984. С. 14—15.
121. *Федоров А. И.* Методы математической статистики в биологии и опытном деле. Алма-Ата; Кайнар, 1967. 163 с.
122. Флора европейской части СССР / Под. ред. Ан. А. Федорова. Л.: Наука, 1974. Т. 1. 403 с.
123. Флора северо-востока европейской части СССР / Под ред. А. И. Толмачева. Л.: Наука, 1974. Т. 1. 273 с.
124. *Хантимер И. С.* Материалы к изучению лугов поймы р. Печоры // *Котелина Н. С., Хантимер И. С.* Луга Коми АССР. М.; Л., 1959. С. 173—265.
125. *Храмцов В. Н.* Продуктивность Bromopsis variegata (Poaceae) в фитоценозах Тебердинского заповедника // Бот. журн. 1982. Т. 67, № 7. С. 951—959.
126. *Худяков П. А.* Паводково-пойменный экологический цикл // Водн. ресурсы. 1976. № 1. С. 146—156.
127. *Цвелев Н. Н.* Злаки СССР. Л.: Наука, 1976. 788 с.
128. *Часовенная А. А.* Основы агрофитоценологии. Л.: Изд-во ЛГУ, 1975. 187 с.
129. *Часовенная А. А.* Об объеме понятия агрофитоценоз // Тез. Всесоюз. совещ. по пробл. агрофитоценологии и агробиогеоценологии. Ижевск, 1981. С. 25—26.

130. *Четвериков Н. С.* О ложной корреляции / / Применение методов корреляции в эконом. исследованиях. М., 1969. С. 203—229.

131. *Чирков Ю. И.* Агрометеорология. Л.: Гидрометеоиздат, 1979. 320 с.

132. *Чупров А. А.* Основные проблемы теории корреляции: О статистическом исследовании связи между явлениями (1926). М.: Госстатиздат, 1960. 175 с.

133. *Шварц С. С.* Экологические основы охраны биосферы / / Методол. аспекты исследования биосферы. М., 1975. С. 100—112.

134. *Шварц С. С.* Эволюция биосферы и экологическое прогнозирование / / Вестн. АН СССР. 1976. № 2. С. 61—72.

135. *Шенников А. П.* Введение в геоботанику. Л.: Изд-во ЛГУ, 1964. 447 с.

136. *Шенников А. П., Макаревич В. Н.* К биологии и экологии *alopecurus ventricosus* Pers. / / Бот. журн. 1960. Т. 45, № 9. С. 1326—1330.

137. *Шлехубер А. М., Такер Б. Т.* Выращивание пшеницы / / Пшеница и ее улучшение / Пер. с англ. М., 1970. С. 140—198.

138. *Шмальгаузен И. И.* Факторы эволюции: теория стабилизирующего отбора. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1946. 396 с.

139. *Янтурин С. Г. Обыденнова Е. А., Хафизова Р. Н.* К вопросу о планировании точности учетов в луговом травостое / / Аспекты оптимизации количественных исследований растительности. Уфа, 1976. С. 118—126.

140. *Ястремский Б. С.* Косвенный метод определения устойчивости или изменяемости статистических рядов / / *Ястремский Б. С.* Избр. тр. М., 1964. С. 58—74.

141. *Ястремский Б. С.* Переменная корреляция / / *Ястремский Б. С.* Избр. тр. М., 1964. С. 240—259.

142. *Ястремский Б. С.* Статистический анализ факторов, влияющих на производительность труда рабочих / / *Ястремский Б. С.* Избр. тр. М., 1964. С. 231—239.

143. ***Aleksander I., Atlas P.*** Cyclic activity in nature: Causes of stability / / Int. J. Neurosci. 1973. Vol. 6, No. 1. P. 45—50.

144. ***Al-Mufti M. M., Sydes C. L., Furness S. W. et al.*** A quantitative analysis of shoot phenology and dominance in herbaceous vegetation / / J. Ecol. 1977. Vol. 75, No. 3. P. 759—791.

145. ***Amarasinghe L., Pemadasa M. A.*** The pattern of major species / / J. Ecol. 1982. Vol. 70, No. 1. P. 17—23.

146. ***Antonovics J.*** Population dynamics of the grass ***Anthoxanthum odoratum*** on a zinc mine / / J. Ecol. 1972. Vol. 60, No. 2. P. 351—365.

147. ***Barash D.*** Concentration of dominance and adaptive zones / / Oikos. 1973. Vol. 24, No. 2. P. 328—330.

148. ***Baumova N.*** Influence of disturbance by mowing on the vegetation of oldfields in the Bohemian Karst / / Folia geobot. et phytotah. 1985. Vol. 20, No. 3. P. 245—265.

149. ***Bell D. T.*** Studies on the ecology of a streamside forest: composition and distribution of vegetation beneath the tree canopy / / Bull. Torrey Bot. club. 1974. Vol. 101. P. 14—20.

150. ***Berendse F.*** Interspecific competition and niche diffegentiation between ***Plantago lanceolata*** and ***Anthoxanthum odoratum*** in a natural hayfield / / J. Ecol. 1983. Vol. 71, No. 2. P. 379—390.

151. ***Bleasdale J. K. A.*** Studies on plant competition / / The biology of weeds (Symp. Brit. Ecol. Soc.). Oxford, 1960. P. 133—142,

152. ***Boorman L. A.*** Some plant growth patterns in relation to the sand dune habitat / / J. Ecol. 1982. Vol. 70, No. 2. P. 607—614.

153. ***Burdon J. J., Harper J. L.*** Relative growth rates of individual members of a plant population / / J. Ecol. 1980. Vol. 68, No. 3. P. 953—957.

154. ***Buttery W. R., Lambert J. M.*** Competition between ***Clyceria maxima*** and ***Phragmites communis*** in the region of Surlingham Broad. 1: The competition meshanism / / J. Ecol. 1965. Vol. 53, No. 1. P. 163—181.

155. ***Callaghan T. V.*** Growth and translocation in a clonal southern hemisphere sedze, ***Uncinia meridensis*** / / J. Ecol. 1974. Vol. 62, No. 2. P. 529—546.

156. ***Clarkson D. T.*** Phosphorus supply and growth rate in species of ***Agrostis*** L. / / J. Ecol. Vol. 55, No. 1. P. 111—118.

157. *Cottam G., Curtis J. T., Catana A. J., Jr.* Some sampling characteristics of a series of aggregated populations / / Ecology. 1957. Vol. 38, No. 4. P. 610—622.

158. *Coughenour M. W., McNaughton S. J., Wallace L. L.* Modelling primary production of perennial graminoids — uniting physiological processes and morphometric traits / / Ecol. Modell. 1984. Vol. 23, No. 1—2. P. 101—134.

159. *Covers P. W., Harper J. L.* Studies in the dynamics of plant populations. I: The fate of seed and trants introduced into the various habitats / / J. Ecol. 1967. Vol. 55, No. 1. P. 59—71.

160. *Dirzo R., Harper J. L.* Experimental studies on slug-plant interactions. IV: The performance of cyanogenic and acyanogenic morphs of *Trifolium repens* in the field / / J. Ecol. 1982. Vol. 70, No. 1. P. 119—138.

161. *Ernst W.* Discrepancy between ecological and physiological optima of plant species: A re-interpretation / / Oecol. plant. 1978. Vol. 13, No. 2. P. 175—188.

162. *Falinska K.* Eksperymentale badania biologii populacji wieliletnich roślin zielnych / / Wiad. bot. 1981. Vol. 25, No. 3. P. 209—229.

163. *Fetcher N.* Optimal life-history characteristics and vegetative demography in *Eriophorum vaginatum* / / J. Ecol. 1983. Vol. 71, No. 2. P. 561—570.

164. *Ford E. D.* Competition and stand structure in some even-aged plant monocultures / / J. Ecol. 1975. Vol. 63, No. 1. P. 311—333.

165. *Fowler N.* Competition and coehistence in a North Carolina grassland. III: Mixtures of component species / / J. Ecol. 1982. Vol. 70, No. 1. P. 77—92.

166. *Fowler N., Antonovics J.* Competition and coexistence in a North Carolina grassland. I: Patterns in undisturbed vegetation / / J. Ecol. 1981. Vol. 69, No. 3. P. 825—841.

167. *Friedman J., Elberse W. Th.* Competition between two desert varieties of *Medicago laciniata* (L.) Mill. under controlled conditions / / Oecologia. 1976. Vol. 22, No. 4. P. 321—329.

168. *Gatsuk L. E., Smirnova O. V., Vorontzova L. L. et al.* Age stages of plants of various growth forms: a review / / J. Ecol. 1980. Vol. 68, No. 2. P. 675—696.

169. *Gigoe A.* Über das Wirken der Standortsfaktoren; kausale und korrelative Beziehungen in jungen und in reifen Stadien der Sukzession / / Mitt. Eidgenoss. Anst. forstl. Versuchsw. 1975. Bd 51, No. 1. S. 25—35.

170. *Gill D.* Influence of waterfowl on the distribution of *Beckmannia syzigachne* in the Mackenzie River Delta, Northwest Territories / / Biogeogr. 1974. Vol. 1, No. 1. P. 63—69.

171. *Goodman D.* The Theory of diversity-stability relationships in ecology / / Quart. Rev. Biol. 1975. Vol. 50, No. 3. P. 237—266.

172. *Gounot M., Y u O.* Rechersches sur li évaluation de la productivité primaire épigeé des graminees prairiales / / Acta oecol. Oecol. plant. 1980. Vol. 1, No. 1. P. 81—102.

173. *Greig-Smith P.* Data on pattern within plant communities. II: *Ammophila arenaria* (L.) Link. / / J. Ecol. 1961. Vol. 49, No. 3. P. 703—708.

174. *Greig-Smith P.* Pattern in vegetation / / J. Ecol. 1979. Vol. 67, No. 3. P. 755—779.

175. *Grime J. P., Hunt R.* Relative growth-rate: its range and adaptive significance in a local flora / / J. Ecol. 1975. Vol. 63, No. 2. P. 393—422.

176. *Harbend D. J., Owen M.* Some experimental observations on the clone structure of a natural popilation of *Festuca rubra* L. / / New Phytol. 1969. Vol. 68, No. 1. P. 93—104.

177. *Harper J. L.* Factors controlling plant numbers / / The biology of weeds (Symp. Brit. Ecol. Soc.). Oxford, 1960. P. 119—132.

178. *Harper J. L.* A Darwinian approach to plant ecology/ /J. Ecol. 1967. Vol. 55, No. 2. P. 247—270.

179. *Harper J. L.* Population biology of plants. L.; N. Y.; San Francisco: Academic Press, 1977. 892 p.

180. *Haslam S. M.* Community regulation in *Phragmites communis* Trin. I: Monodominant stands / / J. Ecol. 1971. Vol. 59, No. 1. P. 65—73.

181. *Haslam S. M.* Community regulation in *Phragmites communis* Trin. II: Mixed stands / / J. Ecol. 1971. Vol. 59, No. 1. P. 75—88.

182. *Higgs D. E. W., James D. W.* Comparative studies on the biology of upland grasses. 1: Rate of dry matter production and its control in four grass species / / J. Ecol. 1969. Vol. 57, No. 2. P. 553—563.

183. *Hill M. O.* The intensity of spatial pattern in plant communities / / J. Ecol. 1973. Vol. 61, No. 1. P. 225—235.

184. *Hope-Simpson J. F., Jefferies R. L.* Observations relating to vigour and debility in marram grass (*Ammophila arenaria* (L.) Link.) / / J. Ecol. 1966. Vol. 54, No. 1. P. 271—274.

185. *Horn N. C.* The ecology of secondary succession / / Ann. Rev. Ecol. and Syst. 1974. Vol. 5: Palo Alto. P. 25—37.

186. *Hulst V. R.* Vegetation dynamics or ecosystem dynamics: dynamic sufficiency in succession theory / / Vegetatio. 1980. Vol. 43, No. 1—2. P. 147—151.

187. *Hunt R.* Relative growth rates of cohorts of ramets cloned from a single genet / / J. Ecol. 1984. Vol. 72, No. 1. P. 299—305.

188. *Hutchings M. J.* Weight-density relationships in ramet populations of clonal perennial herbs, with special reference to —3å2 power law / / J. Ecol. 1979. Vol. 67, No. 1. P. 21—33.

189. *Hutchings M. J., Barkham J. P.* An investigation of shoot interactions in *Mercurialis perennis* L., a rhizomatous perennial herb / / J. Ecol. 1976. Vol. 64, No. 2. P. 723—743.

190. *Jacquard P., Poissonet P., Donadieu P. et al.* Relations between diversity and stability in experimental plant systems / / Proc. First Int. Congr. Ecol. Wageningen, 1974. P. 103—108.

191. *Kays S., Harper J. L.* The regulation of plant and tiller density in a grass sward / / J. Ecol. 1974. Vol. 62, No. 1. P. 97—105.

192. *Keddy P. A.* Experimental demography of the sand-dune annual, *Cakile edentula,* growing along an enironmental gradient in Nova Scotia / / J. Ecol. 1981. Vol. 69, No. 2. P. 615—630.

193. *Kershaw K. A.* An investigation of the structure of a grassland community. 1: The pattern of *Agrostis tenuis* / J. Ecol. 1958. Vol. 46, No. 3. P. 571—592.

194. *Kershaw K. A.* An investigation of the structure of a grassland community. II: The pattern of *Dactylis glomerata, Lolium perenne* and *Trifolium repens;* III: Discussion and conclusions / / J. Ecol. 1959. Vol. 47, No. 1. P. 31—53.

195. *Kershaw K. A.* The detection of pattern and association / / J. Ecol. 1960. Vol. 48, No. 1. P. 233—242.

196. *Kershaw K. A.* Quantitative ecological studies from Landmaknahellir, Iceland. 1: *Eriophorum angustifolium* / / J. Ecol. 1962. Vol. 50, No. 1. P. 163—169.

197. *Kershaw K. A.* Quantitative and dynamic plant ecology. Second ed. L.: Arnold Ltd., 1974. 308 p. Repr.

198. *Kershaw K. A.,* Tallis J. N. Pattern in a high-level *Juncus squarrosus* community / / J. Ecol. 1958. Vol. 46, No. 3. P. 739—748.

199. *Klemow K. M., Raunal D. J.* Population ecology of *Melilotus alba* in a limestone quarry / / J. Ecol. 1981. Vol. 69, No. 1. P. 33—44.

200. *Klemow K. M., Raynal D. J.* Population biology of an annual plant in temporally variable habitat / / J. Ecol. 1983. Vol. 71, No. 3. P. 691—703.

201. *Kotańska M.* Succession trends in a meadow of the *Hierasio-Nardetum strictae* association manured by folding / / Bull. Akad. pol. sci. Ser. sci. biol. 1976. Vol. 24, No. 6. P. 333—340.

202. *Kraska M.* Net primary production of sedge communities (the *Magnocaricion alliance*) of the Slowinski National Park / / Bull. Soc. amis. sci. et lett. Ser. D., No. 16. Poznan, 1976. P. 47—60.

203. *Lambert J. D. N.* Plant succession on an active tundra mud slump, Garry Island, Mackenzie River Delta, North-West Territories / / Can. J. Bot. 1976. Vol. 54, No. 15. P. 1750—1758.

204. *Law R.* The dynamics of colonizing population of *Poa annua* / / Ecology. 1981. Vol. 62, No. 5. P. 1267—1277.
205. *Lieth N.* Patterns of change within grassland communities / / The biology of weeds (Symp. Brit. Ecol. Soc.). Oxford, 1960. P. 27—39.
206. *Lieth N.* Primary production: terrestrial ecosystems / / Human Ecology. 1973. Vol. 1, No. 4. P. 303—332.
207. *Lieth N.* Modeling the pritary productivity of the world / / Ecol. Stud. 1975. Vol. 14. P. 237—263.
208. *Lieth N.* Some prospects beyond production measurement / / Ecol. Stud. 1975. Vol. 14. P. 285—304.
209. *Lodge R. W.* Autecology of *Cynosurus cristatus* L. IV: Competitive ability and yield / / J. Ecol. 1964. Vol. 52, No. 1. P. 53—61.
210. *Lovett Doust L.* Population dynamics and losal specialization in a clonal perennial (*Ranunculus repens*). 1: The dynamics of ramets in contrasting habitats / / J. Ecol. 1981. Vol. 69, No. 3. P. 743—755.
211. *Maarel E. van den.* Fluctuations in a coastal dune grassland due to fluctuations in rainfall: Experimental evidence / / Vegetatio. 1981. No. 46—47. P. 259—265.
212. *Mack R. N., Harper J. L.* Interference in dune annuals: spatial pattern and neighbourhood effects / / J. Ecol. 1977. Vol. 65, No. 2. P. 345—363.
213. *Mack R. N., Pyke D. A.* The demography of *Bromus tectorum:* variation in time and space / / J. Ecol. 1983. Vol. 71, No. 1. P. 69—93.
214. *Mack R. N., Pyke D. A.* The demography of *Bromus tectorum:* the role of --microclimate, grazing and desease / / J. Ecol. 1984. Vol. 72, No. 3. P. 731—748.
215. *Major J.* Plant ecology as a branch of botany / / Ecology. 1958. Vol. 39, No. 2. P. 352—363.
216. *Marshall D. R., Jain S. K.* Interference in pure and mixed populations of *Avena fatua* and *A. barbata* / / J. Ecol. 1969. Vol. 57, No. 1. P. 251—270.
217. *Mattheis R. J., Tieszen L. L., Lewis M. S.* Responses of *Dupontia fischeri* to simulated lemming grazing in the Alaskan Arctic tundra / / Ann. Bot. 1975. Vol. 40, No. 166. P. 179—197.
218. *Maun M. A.* Colonizing ability of *Ammophila breviligulata* through vegetative regeneration / / J. Ecol. 1984. Vol. 72, No. 2. P. 565—574.
219. *Misra M. K., Misra W. N.* Relationship among some structural attributes of a tropical grassland community / / Geobios. 1979. Vol. 6, No. 4. P. 153—156.
220. *Mithen R., Narper J. L., Weiner J.* Growth and mortality of individual plants as a function of «available agea» / / Oecologia. 1984. Vol. 62, No. 1. P. 57—60.
221. *Moral R. del.* Competition as a control mechanism in subalpine meadows / / Amer. J. Bot. 1983. Vol. 70, No. 2.p. 232—245.
222. *Nauman C. E.* Modal or mean character state values in plant descriptions? / / Taxon. 1982. Vol. 31, No. 4. P. 716—717.
223. *Nobel P. S.* Spacing and transpiration of various sizes clumps of a desert grass, *Hilaria rigida* / / J. Ecol. 1981. Vol. 69, No. 3. P. 735—742.
224. *Noble J.,C., Bell A. D., Harper J. L.* The population biology of plants with clonal growth. 1: The morphology and structural demography of *Carex agenaria* / / J. Ecol. 1979. Vol. 67, No. 3. P. 983—1008.
225. *Odum E. P.* The strategy of ecosystem development / / Science. 1969. Vol. 164, No. 3877. P. 262—270.
226. *Orians C. H.* Diversity, stability and maturity in natural ecosystems / / Proc. First Int. Congr. Ecol. Wageningen, 1974. P. 64—65.
227. *Owen M., Harberd D. J.* Vegetational pattern in a stable grassland community / / J. Ecol. 1970. Vol. 58, No. 2. P. 399—408.
228. *Papp M.* Comparison of the production of agrocenoses and forest herbaceous layer / / Acta biol. debres. 1977. Vol. 14. P. 29—32.
229. *Peet K., Christensen N. L.* Succession: a population process / / Vegetatio. 1980. Vol. 43, No. 1—2. P. 131—140.
230.*Pemadasa M. A., Amarasinghe L.* The ecology of montane grassland in Sri Lanka. V: Interference in populations of four major grasses / / J. Ecol. 1982. Vol. 70, No. 3. P. 731—744.

231. *Pemadasa M. A., Lovell P. H.* Effects of the timing of the life-cycle on the vegetative growth of some dune annuals / / J. Ecol. 1976. Vol. 64, No. 1. P. 213—222.
232. *Perkins D. F.* Ecology of *Nagdus stricta* L. 1: Annual growth in relation to tiller phenology / / J. Ecol. 1868. Vol. 56, No. 3. P. 633—646.
233. *Pickett S. T. A.* Succession: an evolutionary interpretation / / Amer. Natur. 1976. Vol. 110, No. 971. P. 107—119.
234. *Putwain P. D., Harper J. L.* Studies in the dynamics of plant populations. III: The influence of associated spesies on populations of *Rumex acetosa* L. and R. acetosella L. in grassland / / J. Ecol. 1970. Vol. 58, No. 1. P. 251—264.
235. *Putwain P. D., Machin D., Harper J. L.* Studies in the dynamics of plant populations. II: Components and regulation of a natural population of *Rumex acetosella* L. / / J. Ecol. 1968. Vol. 56, No. 2. P. 421—431.
236. *Redmann R. E.* Production ecology of grassland plant communities in Western North Dakota / / Ecol. Monogr. 1975. Vol. 45, No. 1. P. 83—106.
237. *Rijmenams J.* Een matheemathiche methode ter beschrijving van de relaties tussen dodem en vegetatie / / Agricultura. 1982. Vol. 30, No. 1. P. 37—63.
238. *Rogers R. W.* The effect of *Festuca rubra* on size, leaf demography and reproductive capacity of *Vulpia fasciculata* / / New Phytol. 1980. Vol. 86, No. 2. P. 229—236.
239. *Rosa H. H.* The origin of species diversity in ecological communities / / Taxon. 1972. Vol. 21, No. 2—3. P. 253—259.
240. *Ross M. A., Harper J. L.* Occupation of biological space during seedling establishment / / J. Ecol. 1972. Vol. 60, No. 1. P. 77—88.
241. *Roughgarden J.* Density-dependent natural selection / / Ecology. 1971. Vol. 52, No. 3. P. 453—468.
242. *Royama T.* Population persistence and density dependence / / Ecol. Monogr. 1977. Vol. 47, No. 1. P. 1—35.
243. *Ryszkowski L.* Energy and malter economy in ecocystems / / Proc. First Int. Congr. Ecol. Wageningen, 1974. P. 38.
244. *Sarukhan J.* Studies on plant demography: *Ranunculus repens* L. *R. bulbosus* L. and *R. acris* L. II: Reproductive strategies and seed population dynamics / / J. Ecol. 1974. Vol. 62, No. 1. P. 151—177.
245. *Sarukhan J., Gadgil M.* Studies on plant demography: *Ranunculus repens* L., *R. bulbosus* L. and *R. acris L.* III: A mathemathical model incorporating multiple modes of reproduction / / J. Ecol. 1974. Vol. 62, No. 3. P. 921—936.
246. *Sarukhan J., Harper J. L.* Studies on plant demography: *Ranunculus repens* L., *R. bulbosus L.* and *R. acris* L. 1: Population flux and survivorship / / J. Ecol. 1973. Vol. 63, No. 3. P. 675—716.
247. *Schmid W.* Life histories in clonal plants of the *Carex flava* group / / J. Ecol. 1984. Vol. 72, No. 1. P. 93—114.
248. *Shantz H. L.* The place of grasslands in the earth's cover of vegetation / / Ecology. 1954. Vol. 35, No. 2. P. 143—145.
249. *Shaver G. R., Billings W. D.* Root production and root turnover in a wet tundra ecosystem, Barrow, Alaska / / Ecology. 1975. Vol. 56, No. 2. P. 401—409.
250. *Shaver G. R., Chapin* III *F. S., Billings W. D.* Ecotypic diffegentiation in *Carex aquatilis* on ice-wedge polygons in the Alaskan coastal tundra / / J. Ecol. 1979. Vol. 67, No. 3. P. 1025—1046.
251. *Singh J. S., Lauernroth W. K., Milchunas D. G.* Geography of grassland ecosystems / / Progr. Phys. Geogr. 1983. Vol. 7. No. 1. P. 46—80.
252. *Smith W. N.* Demography of *Floerkea proserpinacoides,* a forest-floor annual. 1: Density-dependent growth and mortality / / J. Ecol. 1983. Vol. 71, No. 2. P. 391—404.
253. *Stephenson S. N.* A comparison of productivity and diversity in early and late season oldfield plant communities / / Mich. Acad. 1973. Vol. 5, No. 3. P. 325—334.
254. *Sydes C. L.* A comparative study of leaf demography in limestone grassland / / J. Ecol. 1984. Vol. 72, No. 1. P. 331—345.

255. *Symonides E.* Grupowe wlasciowosci popylacji roslin wyzszych // Wiad. ekol. 1974. Vol. 20, No. 4. P. 337—355.

256. *Tripathi R. S., Harper J. L.* The comparative biology of *Agropyron repens* (L.) Beauv. and *A. canium* (L.) Beauv. 1: The growth of mixed populations established from tillers and from seed // J. Ecol. 1973. Vol. 61, No. 2. P. 353—368.

* * *

257. *Trojan P.* Zagadnienie homeostazy ekosystemów // Zesz. probl. postepów nauk roln. 1974. No. 155. P. 39—51.

258. *Turner M. D., Rabinowitz D.* Factors affecting frequency distributions of plant mass: the absence of dominance and suppression in competing monocultures of *Festuca poradoxa* // Ecology. 1983. Vol. 64, No. 3. P. 469—475.

259. *Usher M. W.* Analysis of pattern in real and artificial plant populations // J. Ecol. 1975. Vol. 63, No. 2. P. 569—586.

260. *Usher M. W., Edwards M.* The terrestrial arthropods on the grass sward on Lynch Island, a specially protected agea in Antarctica // Oecologia. 1984. Vol. 63, No. 1. P. 143—144.

261. *Veresoglou D. S., Fitter A. H.* Spatial and temporal patterns of growth and nutrient uptake of five co-existing grasses // J. Ecol. 1984. Vol. 72, No. 1. P. 259—272.

262. *Watkinson A. R., Harper J. L.* The demography of a sand dune annual: *Vulpia fasciculata.* 1: The natural regulation of populations // J. Ecol. 1978. Vol. 66, No. 1. P. 15—33.

263. *Westoby M.* Relations between genet and tiller population dynamics: survival of *Phalaris tuberosa* tillers after clipping // J. Ecol. 1980. Vol. 68, No. 3. P. 863—869.

264. *Westoby M., Howell J.* Self-thinning: the effect of shading on glasshouse populations of silver beet (*Beta vulgaris*) // J. Ecol. 1981. Vol. 69, No. 2. P. 359—365.

265. *White J.* Demographic factors in populations of plants // Demogr. and Ecol. Plant Popul. Oxford e. a., 1980. P. 21—48.

266. *White J., Harper J. L.* Correlated changes in plant size and number in plant populations // J. Ecol. 1970. Vol. 58, No. 2. P. 467—486.

267. *White P. S.* Pattern, process and natural disturbance // Bot. Rev. 1979. Vol. 45, 3. P. 230—299.

268. *Whittaker R. H., Marks P. L.* Methods of assessing terrestrial productivity // Ecol. Stud. 1975. Vol. 14. P. 55—118.

269. *Widera M.* Competition between *Festuca gubra* L. and *F. pratensis* Huds in natural conditions // Acta Soc. bot. pol. 1980. Vol. 49, No. 4. P. 493—506.

270. *Williamson M.* Species diversity in ecological communities // Math. Theory Dynam. Biol. Popul. L.; N. Y., 1973. P. 325—335.

ОГЛАВЛЕНИЕ

Введение 3

Глава I. Особенности клональных многолетников как объекта популяционных исследований 14

Глава II. Продуктивность популяций и сообществ: полевой и экспериментальный метод оценки регуляторных механизмов . . 21

Глава III. Плотность популяции и ее роль в определении уровня продуктивности дикорастущих злаковников 25

Глава IV. Мощность побегов как факториальный и результативный признак 53

Глава V. Структура реального и потенциального запаса надземной биомассы разнотравно-злаковых лугов 66

Глава VI. Связь между величиной и элементами структуры урожая яровой и озимой пшеницы 77

Глава VII. Оптимизация уровня продуктивности: идентичность регуляторных популяционных механизмов в природных и культурных злаковых сообществах 105

Заключение 122

Литература 123

* * *

Наталия Викторовна Пешкова

РЕАЛЬНАЯ И ПОТЕНЦИАЛЬНАЯ ПРОДУКТИВНОСТЬ ЗЛАКОВЫХ СООБЩЕСТВ

*

ИБ № 84

Редактор С. Г. Галинова

Технический редактор Л. К. Асс

Корректор Л. Е. Варшавская

*

Сдано в набор 17.02.87. Подписано к печати 03.09.87. НС 35181
Формат 60x84 1/16 Бумага для копировально-множительных аппаратов.
Печать офсетная. Гарнитура литературная.
Усл.-кр. отт. 8,1. Уч.-изд. л. 9,67. Усл. печ. л. 7,9. Тираж 600 экз. Заказ 391 Цена 1 р. 50 к.

Издательство Уральского университета, 620219, ГСП-830
Свердловск, просп. Ленина, 13б.
г. Каменск-Уральский, тип.