

Ценопопуляции растений

РАЗВИТИЕ
И ВЗАИМООТНОШЕНИЯ



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
МОСКОВСКОЕ ОБЩЕСТВО ИСПЫТАТЕЛЕЙ ПРИРОДЫ



ЦЕНОПОПУЛЯЦИИ РАСТЕНИЙ

РАЗВИТИЕ И ВЗАИМООТНОШЕНИЯ



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»

Москва 1977

Авторы

А. Г. БОГДАНОВА, Н. М. ГРИГОРЬЕВА, В. Н. ЕГОРОВА,
И. М. ЕРМАКОВА, Л. А. ЖУКОВА, Л. Б. ЗАУГОЛЬНОВА,
А. Р. МАТВЕЕВ, Н. Ф. МИХАЙЛОВА, О. В. СМЕРНОВА,
Н. С. СУГОРКИНА, А. А. УРАНОВ, А. Н. ЧЕБУРАЕВА

Ценопопуляции растений (развитие и взаимоотношения). М., «Наука», 1977. 131 с. Авт.: А. А. Уранов, Л. Б. Заугольнова, О. В. Смирнова и др.

Настоящая монография является логическим продолжением коллективного труда «Ценопопуляции растений», опубликованного в 1976 г. издательством «Наука». Как и предыдущая, она подготовлена сотрудниками ботанического отдела Проблемной биологической лаборатории и кафедры ботаники МГПИ имени В. И. Ленина.

Здесь рассмотрены вопросы пространственной структуры, динамики, взаимоотношений ценопопуляций в фитоценозе. Предложены новые методы изучения пространственной структуры и взаимоотношений ценопопуляций.

Наиболее существенные итоги этой работы сообщены в 1975 г. на XII Международном ботаническом конгрессе.

Полученные результаты необходимы для прогнозирования поведения фитоценопопуляций и фитоценоза в целом.

Табл. 24, ил. 32, список лит. на 8 с.

Ответственный редактор
профессор Т. И. СЕРЕБРЯКОВА

Редакционная коллегия
Л. И. ВОРОНЦОВА, Л. А. ЖУКОВА, Л. Б. ЗАУГОЛЬНОВА,
Л. Д. ФАЛИКОВ, Н. И. ШОРИНА

ную зависимость между количеством действующего и подчиненного вида (см. глава II, раздел 5), но и дает возможность определить степень влияния различных экологических факторов.

В этой части монографии представлены материалы по изучению сопряженности ряда доминирующих видов луговых ценозов в различных экологических и географических условиях. В данном коллективном исследовании, выполненном под руководством А. А. Уранова и при его непосредственном участии, впервые сделана попытка изучить влияние группы видов на один из доминирующих видов ценоза. В разделе 6 излагаются данные о взаимоотношении доминант степей Наурзумского заповедника, полученные методом фитометра. Этот новый метод, также разработанный А. А. Урановым, дает более наглядное представление о влиянии действующего вида на подчиненные виды, а также позволяет определить величину фитогенного поля особи.

Под фитогенным полем А. А. Уранов (1965) предложил понимать «часть пространства, в пределах которой среда приобретает новые свойства, определяемые присутствием в ней данной особи растения» (с. 251). Он подчеркивал, что неоднородность, мозаичность фитогенных полей связаны с автономностью отдельных частей растения и ограниченностью действия его активных органов. Основными причинами, вызывающими изменение напряженности фитогенных полей, можно считать следующие: 1) изменение внешних условий существования; 2) внутренний наследственно закрепленный ритм развития растения; 3) возрастные изменения растений.

В 7-м разделе рассматривается в качестве одного из возможных механизмов воздействия фитогенного поля одного вида на другие аллелопатическое влияние вида и изменение этого влияния в онтогенезе.

«Проникновение в сущность внутренней среды сообщества через изучение фитогенных полей должно дать в руки биолога важные сведения, необходимые как в целях прогноза, так и планирования направленного вмешательства человека в структуру и жизнь сообщества» (Уранов, 1965, с. 251).

5. ВЗАИМООТНОШЕНИЯ НЕКОТОРЫХ ЛУГОВЫХ РАСТЕНИЙ

Изучение взаимоотношений ценопопуляций растений разных жизненных форм возможно методом сопряженности, предложенным А. А. Урановым (1935б). Исследования Ю. А. Злобина (1960), В. Н. Егоровой (1966), Л. А. Жуковой (1967), Е. И. Курченко (1967, 1972), Л. И. Воронцовой (1968, 1971) показали, что в резко отличных экологических условиях и при разном хозяйственном использовании тип взаимоотношений

видов может оставаться постоянным или меняться как по силе влияния, так и по его характеру.

При изучении взаимного влияния некоторых луговых растений методом сопряженности нами были поставлены следующие задачи: выяснить, как один вид влияет на ряд видов в одном ценозе и какое воздействие он испытывает с их стороны; определить совокупное влияние группы видов на изучаемый вид; установить характер взаимовлияния отдельных пар видов в сходных и различных экологических условиях, а также в разных точках ареала.

В статье используются материалы, собранные Л. А. Жуковой на пойменных лугах р. Северной Двины (с. Холмогоры Архангельской обл.), Н. М. Григорьевой, Л. А. Жуковой — на пойменных лугах р. Оки (с. Дединово Московской обл.), Н. М. Григорьевой, В. Н. Егоровой, И. М. Ермаковой, А. Р. Матвеевым, Н. С. Сугоркиной — на пойменных лугах р. Угры (с. Дворцы Калужской обл.). Всего было изучено более 50 видов луговых растений. В настоящей статье не представляется возможным обсудить весь фактический материал по каждому виду. Более детально авторы анализируют его в отдельных сообщениях и статьях, подготовленных к печати и опубликованных (Ермакова, Сугоркина, 1974).

Сопряженность изучалась методом микровстречаемости (Уранов, 1968). На площадку размером $0,5 \times 0,5$ м² накладывалась сетка, состоящая из 100 квадратов, размером 5×5 см, затем подсчитывалось число квадратов, в которых встретились укоренившиеся побеги интересующих нас видов. Полученная величина составляла сумму баллов микровстречаемости или процент микровстречаемости (вся площадка — 100 квадратов — принималась за 100%). Она использовалась в качестве меры обилия вида и являлась показателем участия его в той части ценоза, которая представлена на данной площадке. Получив таким путем показатели с большого числа площадок (100—400), мы располагали их в порядке возрастания микровстречаемости одного вида (действующий вид — ДВ) и рассматривали, как изменяется при этом микровстречаемость другого вида (подчиненный вид — ПВ). «Графическое изображение связи двух величин — кривые сопряженности — представляют эмпирические линии регрессии обилия ПВ и ДВ» (Уранов, 1968б, с. 189).

А. А. Урановым (1935б) было установлено существование пяти типов сопряженности: 1 — положительный: увеличение количества ДВ приводит к увеличению количества ПВ, на графике эта зависимость выражается восходящей кривой;

¹⁴ В 1967 г. на пойменных лугах р. Угры Н. М. Григорьева для изучения сопряженности люцерны серповидной с другими видами использовала площадку в $0,1$ м² ($0,35 \times 0,35$ м).

2—отрицательный: увеличение количества ДВ приводит к уменьшению количества ПВ, на графике эта зависимость выражается нисходящей кривой; 3—двузначный: увеличение ДВ сначала приводит к увеличению ПВ, затем по достижении максимума — к его убыванию, кривая имеет максимум; 4—сложный: увеличение ДВ сначала ведет к убыванию ПВ, затем к увеличению его количества, кривая имеет минимум; 5—индифферентный: количество ПВ остается постоянным при увеличении количества ДВ.

Все типы сопряженности могут быть описаны с помощью теоретически обоснованного уравнения¹⁵, предложенного А. А. Урановым (1968б):

$$y = y_0 e^{ax^2 + cx}, \quad (1)$$

где y — среднее количество ПВ; y_0 — количество ПВ при отсутствии ДВ; x — количество ДВ; e — основание натурального логарифма, a и c — постоянные величины для данной пары видов в данных условиях. «Коэффициент a отражает уровень возможности влияния отдельной особи ДВ на особь ПВ по первой составляющей экологического потенциала». К первой составляющей относятся факторы, «местные изменения напряженности которых, вызываемые влиянием растений на среду, практически не выравниваются: элементы минерального питания, почвенная вода и т. д.». Коэффициент c определяет возможность восприятия особью ПВ влияния ДВ по второй составляющей экологического потенциала, которая включает «условия (пары, газообразные вещества, свет), концентрация которых, вследствие турбулентности, быстро выравнивается при возмущениях» (Уранов, 1968, с. 191).

В настоящей статье при сравнении полученных результатов впервые использовались некоторые новые приемы и коэффициенты, предложенные А. А. Урановым (устное сообщение).

1. Для характеристики силы влияния ДВ на ПВ подсчитывалась величина y удельное (y_v), равная среднему значению изменения количества ПВ при увеличении ДВ на 1% микровстречаемости. Этот показатель вычисляется для участка кривой сопряженности до и после достижения ею экстремума, т. е. точки перегиба, по формулам:

$$y_{v1} = (y_E - y_0) / x_E, \quad (2)$$

$$y_{v2} = (y_n - y_E) / (x_n - x_E), \quad (3)$$

¹⁵ Теоретически формула (1) определяет наличие только двух кривых — линий регрессий, имеющих максимум и минимум. Все типы сопряженности могут быть описаны этими двумя кривыми. Линии регрессии при положительной и отрицательной сопряженности представляют собой соответственно восходящие или нисходящие части названных кривых.

Рис. 21. Влияние группы видов (обобщенные кривые) в одном ценозе пойменного луга р. Угры (с. Дворцы, 1965) на

1 — овсяницу луговую; 2 — костер безостый; 3 — ежу сборную; 4 — тимopheевку луговую; 5 — люцерну желтую; x , y — см. объяснения в тексте

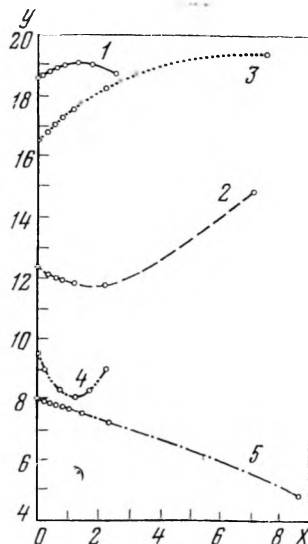
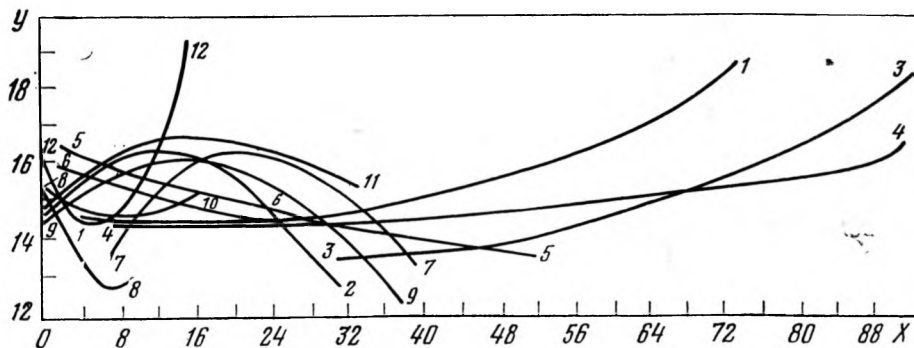


Рис. 22. Действие группы видов на овсяницу луговую в одном ценозе пойменного луга р. Угры

x — микровстречаемость действующего вида: 1 — овсяница красная; 2 — люцерна желтая; 3 — будра плющевидная; 4 — вербейник монетчатый; 5 — свербига восточная; 6 — тысячелистник обыкновенный; 7 — ежа сборная; 8 — лисохвост луговой; 9 — клевер ползучий; 10 — клевер луговой; 11 — горошек мышиный; 12 — тимopheевка луговая, y — микровстречаемость подчиненного вида: овсяницы луговой



где x_E — обилие ДВ, а y_E — обилие ПВ в экстремальной точке, x_n — максимальное значение x , y_n — значение y при x_n . Чем больше абсолютная величина y_v , тем влияние ДВ на ПВ сильнее. Знак при y_v показывает положительный или отрицательный характер этого влияния.

2. Для перехода от изучения взаимовлияния отдельных пар видов к исследованию сложных взаимоотношений между видами в ценозе впервые была сделана попытка определить совокупное влияние целого ряда видов ценоза на один. При этом под действующим видом понимали совместное влияние группы видов на один, и это влияние выражали в «обобщенной» кривой.

Для того чтобы иметь возможность сравнивать суммарное влияние разных видов на один подчиненный¹⁶, необходимо значения микровстречаемостей ДВ видов выразить в одной общей сравнимой шкале, т. е. соотносить количество x_i со средним количеством x_{0i} , освобожденным от обратного влияния подчиненного вида y на действующие виды. Иными словами, суммировать следует доли (нормированные количества) x_i/x_{0i} , а не сами x_i .

С этой целью с каждым действующим видом в отдельности производили следующую операцию: значение количества действующего вида делили на среднее количество его, которое было бы в ценозе, если бы отсутствовал подчиненный вид.

Количество ДВ при отсутствии подчиненного можно определить по формуле (1), но уже для обратной зависимости, когда действующий вид становится подчиненным, эта величина представляет собой x_0 . Другими словами, все значения x делили на x_0 , и тем самым все значения x приводили к одной шкале.

Полученные относительные величины (x_i/x_{0i}) по всем действующим видам располагали в один общий вариационный ряд и строили «обобщенную» кривую зависимости подчиненности вида от совокупного влияния действующих видов.

Рассмотрим некоторые обобщенные кривые, которые были получены при обработке материала по сопряженности группы видов луговых растений в пойме р. Угры. Обобщенная кривая влияния 12 видов на луговую овсяницу, выступающую в данном ценозе в роли кодоминанта, оказалась очень слабой двузначной, близкой к нейтральной кривой (рис. 21, 1). Из чего же сложился такой тип сопряженности, или, иными словами, как действовали отдельно виды, входящие в эту группу, на овсяницу луговую? Оказалось, что их влияние было различным (рис. 22): сложным, двузначным, положительным, отрицательным. Но если попытаться отложить все кривые на одном графике, то они сгруппируются в одну зону, положение которой по отношению к оси абсцисс определяет характер обобщенной кривой сопряженности. В рассматриваемом случае эта зона располагается почти параллельно оси абсцисс, лишь слегка отклоняясь вверх. И обобщенная кривая оказывается очень слабо положительной, почти нейтральной.

Действие этих же видов в том же ценозе на люцерну желтую выражается отрицательным типом сопряженности (теоретиче-

¹⁶ Строго говоря, суммарное влияние группы видов на один вид надо определить по формуле, предложенной Т. А. Урановой:

$$y = y_0 e^{\sum_{i=1}^n a_i x_i^2 + c_i x_i},$$

но пока не представилось возможности осуществить эту работу, поэтому описанный метод рассматривается как первое приближение к решению поставленной задачи.

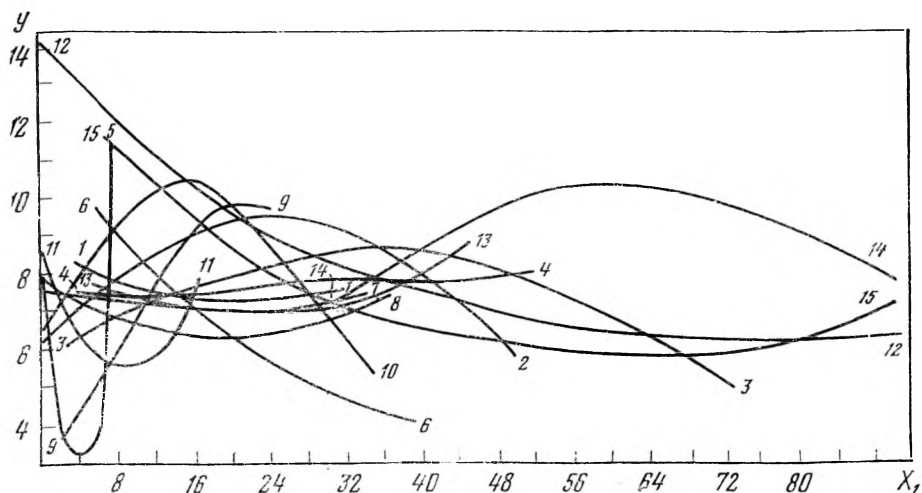


Рис. 23. Действующие группы видов на люцерну желтую в одном ценозе пойменного луга р. Угры

x — микровстречаемость действующего вида: 1 — овсяница луговая; 2 — тимopheевка луговая; 3 — овсяница красная; 4 — свербига восточная; 5 — лисохвост луговой; 6 — ежа сборная; 7 — костер безостый; 8 — клевер ползучий; 9 — тысячелистник; 10 — горошек мышиный; 11 — клевер луговой; 12 — мятлик луговой; 13 — одуванчик лекарственный; 14 — будра плющевидная; 15 — вербейник монетчатый; y — микровстречаемость подчиненного вида люцерны желтой

ская кривая — двузначная). Это так же, как и в первом примере, является отражением направленности пораздельного влияния видов.

Однако в этом случае (рис. 21, 5, 23) видно, что характер обобщенной кривой в основном определяется наиболее массовыми видами, особенно такими злаками, как овсяница красная или ежа сборная.

Описанный метод в дальнейшем был использован при анализе сопряженности группы видов в одном ценозе и в разных экологических условиях.

Взаимные отношения ценопопуляций ряда луговых растений в одном ценозе

В 1965 г. была изучена сопряженность рыхлокустовых злаков овсяницы луговой (*Festuca pratensis* Huds.), тимopheевки луговой¹⁷ (*Phleum pratense* L.), ежи сборной¹⁷ (*Dacty-*

¹⁷ В дальнейшем в тексте для данного вида будет употребляться только родовое название, так как других видов в исследованных ценозах не встречалось.

Действующие виды Виды подчиненные	Овсяница луговая	Костер безостый	Ежа сборная	Тимофеевка луговая	Овсяница красная	Лисохвост луговой	Мятлик луговой	Люцерна желтая	Клевер луговой	Клевер ползучий	Горюшек мышинный	Свербига восточная	Гусиный обыкновенный	Обданный лекарственный	Будра птичьеядная	Чай луговой
Овсяница луговая		)	)	(		(		)	(	)	)	(	)		(	(
Костер безостый	(				(	(		)	(	)	)	(	)	)	(	(
Ежа сборная	)			(	)		)	(	)	)		)	)	)		)
Тимофеевка луговая		(	(		(		)		(	)	(	(	(	(	(	(
Овсяница красная	)	)	)	(				(								
Лисохвост луговой		(	)					)								
Мятлик луговой	)	)	)	(												
Люцерна желтая	(	(	(	)	)	(	(		(	(	)		)	(	)	(
Клевер луговой	(			(				(								

<i>Клевер ползучий</i>	—	—	—	—				—								
<i>Горшек мышиный</i>	—	—	—					—								
<i>Свербига восточная</i>	—	—	—	—				—								
<i>Тысячелистник обыкновенный</i>	—	—	—	—				—								
<i>Одуванчик лекарственный</i>	—	—	—					—								
<i>Будра плющевидная</i>	—	—	—	—				—								
<i>Чай луговой</i>	—	—	—	—				—								

Рис. 24. Кривые сопряженности некоторых видов луговых растений в разнотравно-луговой и красноовсяницево-мятличной ассоциации в пойме р. Угры (с. Дворцы, 1965)

lis glomerata L.), корневищного злака костра безостого¹⁷ (*Zerna inermis* (Leys.) Lindm.), корневищно-стержнекорневой и стержнекорневой формы люцерны желтой¹⁷ (*Medicago falcata* L.) как друг с другом, так и с другими 15 видами. Среди них были выбраны из злаков: мятлик луговой (*Poa pratensis* L.), овсяница красная (*Festuca rubra* L.), лисохвост луговой¹⁷ (*Alopecurus pratensis* L.); из бобовых: мышиный горошек¹⁷ (*Vicia cracca* L.), клевер луговой (*Trifolium pratense* L.) и ползучий (*T. repens* L.); из разнотравья: будра плющевидная¹⁷ (*Glechoma hederacea* L.), вербейник монетчатый¹⁷ (*Lysimachia nummularia* L.), свербига восточная¹⁷ (*Bunias orientalis* L.), одуванчик лекарственный¹⁷ (*Tagetes officinale* L.), тысячелистник обыкновенный¹⁷ (*Achillea millefolium* L.). Материал собирався на участке полидоминантного кустово-овсянно-разнотравного луга среднего уровня, сильно засоренного свербигой восточной (табл. 18). Этот участок находился на вершине гривы в центральной пойме правого берега реки Угры в Калужской области.

В изученном ценозе были обильными (сор_2)¹⁸: костер, овсяницы луговая и красная, вербейник; довольно обильными (сор_1): ежа и мятлик луговой; встретились рассеянно (sp): тимopheевка и одуванчик; остальные виды были единичны (sol). Судя по шкалам Л. Г. Раменского и др. (1956), тимopheевка, лисохвост, клевер ползучий и луговой, люцерна, горошек, одуванчик, тысячелистник и будра не достигли в 1965 г. в данном ценозе того обилия, которое они могли бы иметь в данных экологических условиях.

Луговая овсяница выступала в роли кодоминанта (обилие ее сор_2 , процент микровстречаемости¹⁹ в среднем 20,2%). Действие овсяницы на 15 видов этого ценоза оказалось различным (рис. 24).

Теоретические кривые сопряженности ее с пятью видами (костром, лисохвостом, клевером луговым, люцерной, будрой) были сложные, с остальными двузначные. Точка перегиба всех кривых сопряженности лежит в области обилия овсяницы, равном 15—25% микровстречаемости. Овсяница луговая в данном ценозе оказывает отрицательное влияние на свербигу и одуванчик. Линии регрессии представлены нисходящей частью двузначной кривой, значения «х» отрицательные. Положительный тип сопряженности обнаружен при действии луговой овсяницы на вербейник (восходящая часть двузначной кривой). Так как, согласно А. А. Уранову (1968б), при сложной кривой сопряжен-

¹⁸ Обилие видов определялось по методу Друэ — Уранова (Уранов, 1935а, 1964). Названия категорий обилия приводятся по А. А. Уранову (1935а).

¹⁹ Средний процент микровстречаемости рассчитывали как среднюю величину показателей микровстречаемости данного вида на всех площадках и использовали в качестве меры обилия вида в ценозе.

Таблица 18. Характеристика участков луга в центральной части поймы р. Угры Калужской области

Номер участка	Год исследования	Местоположение		Ступени по шкалам Раменского				Почвы	Ассоциация	Хозяйственное использование	Проективное покрытие, %
		берег	элемент мезорельефа	увлажнение*	богатство почв**	переменность увлажнения***	аллювиальность****				
II а	1967	Правый	Вершина гривы	63,5	11,9	9,5	7	Пойменные дерновые, слабо дернистые на гумифицированном мелко-слоистом аллювиальном наносе, подстилаемые песком. Признаков оглеения нет	Бобово - разнотравно-ежово-овсянищевая Бобово - разнотравно-лугово-овсянищевая Разнотравно - бобово-лугово - овсянищеволисохвостная	Двух-укосный сенокос	76
II б		»	Склон гривы	63,5	12,1	10,8	7				95
II в		»	Межгрядное понижение	63,8	11,6	11,8	7				86
V	1965	»	Вершина гривы	62,2	12,6	—	—	Дерновые, зернистые, среднесуглинистые, слабо глееватые на более тяжелом гумифицированном аллювии	Разнотравно- лугово- и красно - овсянищевомятличная	»	80
VI	1966	Левый	»	65,3	12,6	10,4	7	Дерновые, зернистые, среднесуглинистые на оглеенном тяжелосуглинистом наносе	Полидоминантная мятлично - тимopheевично - лугово - овсянично - разнотравная	Сенокоснопастибищное	80

* По шкале увлажнения ступени 53—63—увлажнение сухих и свежих лугов. Почвы дерновинные, подзолистые. Соответствуют дренированным местообитаниям лесной зоны. В сухие годы травостой здесь страдает от недостатка влаги. Ступени 64—76—влажнотравное увлажнение. Почвы без признаков оглеения. Преобладает на достаточно дренированных и повышенных частях пойм.

** По шкале активного богатства и засоленности почвы все участки относятся к ступени 10—13 — довольно богатые почвы; рН—6,0—7,5.

*** По шкале переменности увлажнения ступени 9—11 соответствуют умеренно переменному увлажнению. Лучшие луговые залежи, омохование в этих условиях мало развито. Местообитания такой переменности увлажнения благоприятны для растений.

**** По шкале аллювиальности ступени — 5—7—умеренно аллювиальные местообитания. Отложение наилка: около 0,5 см—для 5 ступени, около 1 см — для 6 и около 2 см — для 7.

ности коэффициент a всегда является величиной положительной, то можно предположить, что у овсяницы луговой с выше перечисленными шестью видами нет конкурентных отношений по первой составляющей экологического потенциала. Конкурентные отношения овсяницы луговой с этими видами, видимо, определяются по второй составляющей экологического потенциала (коэффициент c отрицательный).

С другой группой видов (мятликом луговым²⁰, овсяницей красной²⁰, ежой, мышиным горошком²⁰, клевером ползучим, вербейником²⁰) овсяница луговая связана двузначной сопряженностью, и конкуренция, вероятно, происходит из-за факторов, входящих в первую составляющую экологического потенциала (коэффициент a отрицательный). Влияние ДВ на свербигу и одуванчик по первой и второй составляющей экологического потенциала отрицательное. Отсутствие конкуренции за свет (коэффициент c положительный) между овсяницей луговой и красной, мятликом луговым, ежой, клевером ползучим, по-видимому, объясняется тем, что у всех этих видов листья расположены в приповерхностном слое и не очень затевают друг друга. В связи с тем, что будра и вербейник достаточно теневыносливы, конкуренция за свет между ними и овсяницей луговой не играет существенной роли. Наиболее сильное влияние овсяница луговая оказывает на злаки (максимальные абсолютные величины коэффициентов). Сравнение y_v (изменение количеств ПВ при увеличении ДВ на 1%) показало, что среди злаков наиболее сильному, но не однонаправленному влиянию (коэффициенты положительные и отрицательные) подвержены костер и овсяница красная, наиболее слабому — ежа, тимopheевка и лисохвост. Так, увеличение количества ДВ на каждый 1% микровстречаемости приводит сначала (до достижения x_E) к возрастанию овсяницы красной в среднем на 1,24%, мятлика лугового — на 0,74, а ежи только на 0,17, тимopheевки на 0,11%. Одновременно происходит уменьшение количества лисохвоста — на 0,05%. Затем, после прохождения через экстремум, при увеличении ДВ на 1% падение обилия (y_v) ПВ составляло у овсяницы красной 1,05%, у мятлика лугового — 0,40, у тимopheевки — 0,14, у лисохвоста — 0,04%. Среди бобовых более сильному влиянию подвержен клевер луговой ($y_{v1} = 0,51$, $y_{v2} = -0,14$). Из разнотравья наиболее чутко реагируют на изменение обилия овсяницы луговой ползучие растения: луговой чай и будра плющевидная (соответственно y_{v1} и y_{v2} составляют +0,31 и —0,08; —0,10 и +0,49). Положительные и отрицательные значения этих величин указывают, какое влияние, положительное или отрицательное, преобладает.

Приведенные выше количественные характеристики взаимного влияния видов могут быть в ряде случаев объяснены

²⁰ Отмеченные виды являются характерными видами луговоовсянников (Eilenberg, 1952; Быков, 1962).

наблюдениями других исследователей за поведением этих растений при совместном произрастании. Так, известно, что овсяница луговая сильно затеняет костер в смешанных посевах (Маркова, 1956) и тем самым мешает интенсивному кущению и росту побегов в длину. Следовательно, отрицательная величина коэффициента c в уравнении для этой пары видов зависит в первую очередь от фактора освещенности, который определяет отрицательное воздействие на костер.

Обратное влияние ряда растений на луговую овсяницу в этом ценозе также оказалось различным. Сложный тип сопряженности обнаружен с такими видами, как тимopheевка, лисохвост, клевер луговой. По-видимому, между этими видами существует конкуренция за легко выравниваемые факторы среды, в том числе за освещенность (коэффициент c отрицательный). Растения тимopheевки, лисохвоста и клевера лугового располагают большую часть своих листьев выше листового аппарата овсяницы луговой (Алексеевко, 1967), затеняют ее и тем самым (по Рытовой, 1969) препятствуют кущению. При двузначной сопряженности (коэффициент a отрицательный) с костром, ежой, люцерной, клевером ползучим, горошком, по-видимому, виды конкурируют за факторы, относящиеся к первой составляющей экологического потенциала (вода, минеральное питание и т. п.), причем наиболее сильное отрицательное влияние на овсяницу луговую оказывает костер, меньшее — мышинный горошек. У ряда видов при действии на овсяницу линия регрессии представлена только одной частью сложной теоретической кривой: при действии свербиги и тысячелистника — нисходящей, а при действии будры, вербейника — восходящей. Сравнение y_v каждой пары видов в случае, когда овсяница луговая выступает как подчиненный вид, показывает, что в ценозе нет видов, сильно изменяющих обилие овсяницы. Наиболее резко влияет на нее люцерна ($y_v = +0,69$ и $-0,13$) и тимopheевка ($y_v = -0,26$ и $+0,49$). Остальные виды (ДВ) действуют слабо: при увеличении их микровстречаемости на 1% количество ПВ изменяется лишь на 0,1—0,01%.

Разностороннее и не очень сильное влияние разных видов на луговую овсяницу приводит в целом к почти полному уравниванию их действия, что и отражает обобщенная кривая (см. рис. 21, 1). Такая способность этого вида противостоять действию других видов, по-видимому, и дает ему возможность занимать доминирующее положение в ценозе.

Другой доминант — **костер безостый** (обилие его в среднем — 19,2% микровстречаемости или сор₂ по Друэ — Уранову) — также по-разному действовал на произрастающие с ним в одном ценозе виды (рис. 24). Сложная сопряженность наблюдалась у него со свербигой, тысячелистником, со всеми бобовыми, с такими верховыми злаками, как лисохвост и тимopheевка, двузначная — с овсяницей красной и луговой, мятликом, будрой,

вербейником и одуванчиком. С первой группой видов у костра, располагающего свои надземные органы в одном с ними ярусе, конкурентные отношения определяются в основном взаимным затенением и недостатком света (коэффициент с отрицательный). Со второй группой видов возникает конкуренция скорее всего за источники минерального питания (коэффициент α отрицательный). Сравнение всех пар видов (костер — ДВ) показало, что костер сильнее всего воздействовал на свербигу ($y_v = -0,82$ и $+0,34$), луговой чай ($+0,82$ и $-1,7$), мятлик луговой ($+0,8$ и $-0,69$), овсяницу красную ($+0,36$ и $-0,47$).

Отрицательное влияние костра на тимopheевку и овсяницу красную на пойменных лугах Татарии отмечали Е. Л. Любарский (1960) и И. К. Киршин (1962). Сильная конкурентная способность костра обусловлена быстрым ростом его побегов, вызывающих затенение других растений, а также отрицательным аллелопатическим влиянием его на семена и проростки, что выяснено многими исследователями (Лебедев, 1959; Лебедев и др., 1962; Киршин, 1962; Овеснов, 1962) в лабораторных условиях. Два кодоминанта — овсяница луговая и костер — влияют друг на друга в основном отрицательно. По данным С. А. Марковой (1956), костер действует благоприятно на общее число побегов овсяницы, их высоту, вес, но при этом уменьшается число генеративных побегов и вес зерновок овсяницы с единицы площади. При действии овсяницы луговой у костра снижается общее число побегов, длина корневищ, высота побегов. Механизм действия овсяницы на костер заключается, возможно, в затенении, а также в задернении луга, которое приводит к увеличению плотности почвы, уменьшению аэрации (коэффициент с отрицательный).

Менее сильное воздействие на костер, меняющее характер по мере увеличения количества ДВ, оказывают лисохвост (возрастание его обилия на 1% уменьшает количество костра на 0,85, а затем увеличивает на 0,61), клевер луговой ($-0,62$ и $+0,64$), люцерна ($-0,54$ и $+0,61$), мышиный горошек ($+0,15$ и $-0,58$), вербейник ($+0,44$ и $+0,05$). Большинство видов, оказывающие существенное влияние на костер, действуют отрицательно по второй составляющей экологического потенциала; тип сопряженности сложный. Поэтому кривая, выражающая обобщенное действие всех видов на костер, тоже сложная (рис. 21, 2).

Следующий изученный вид — ежа сборная — был менее обилен (сор.), чем два первых. Среди видов, связанных с ежой сложной сопряженностью, наиболее сильному влиянию, но более слабому, чем у предыдущих видов, были подвержены вербейник ($y_v = -0,33$ и $+0,23$), мышиный горошек ($y_v = -0,21$ и $+0,04$). На будру и тимopheевку ($y = -0,15$ и $+0,54$) ежа действовала отрицательно (нисходящая часть сложной кривой; рис. 24). Отрицательное влияние на эти виды осуществлялось по второй

составляющей экологического потенциала. С клевером ползучим, костром и свербигой ежа связана в данном сообществе положительной связью (линия регрессии выражается восходящей частью сложной теоретической кривой, x лежит в отрицательной части системы координат, коэффициенты a и c положительные). Для каждой пары видов, связанных двузначной сопряженностью, увеличение количества действующего вида влекло за собой в основном более сильное увеличение обилия подчиненных видов, по сравнению с уменьшением последних после достижения экстремума.

Интересно, что совокупное действие видов на ежу в основном благоприятно для нее (рис. 24); если оно и ведет к уменьшению количества ежи, то лишь незначительно. При увеличении ДВ на 1% количество ПВ уменьшается не более чем на 0,15, в то время как увеличение ПВ происходит на гораздо более ощутимую величину: на 2,8—4,6 у овсяницы красной, на 0,49 у свербиги, на 0,32 у лисохвоста и т. д. Клевер луговой действует на ежу положительно (0,75 и 0,01; восходящая часть теоретической сложной кривой).

Таким образом, в данном сообществе отношения ежи сборной с другими видами складываются так, что позволяют ей достигать максимально возможного в данных экологических условиях (судя по экологической шкале Раменского, 1956) обилия.

Тимофеевка луговая имела в изучаемом ценозе еще меньшее обилие, чем ежа (сп или в среднем 77% микровстречаемости). Она сопряжена с большинством видов сложной связью (рис. 24). Наиболее сильное влияние она оказывает на свербигу ($y_v = -0,77$ и $+0,88$), одуванчик ($-0,44$ и $+0,21$), клевер ползучий ($-0,39$ и $+0,21$), мятлик луговой ($-0,29$ и $+0,09$)²¹. Двузначно сопряжена тимopheевка с ползуче-корневищными растениями: вербейником, будрой, люцерной и горошком. Наиболее сильное влияние она оказывает на первые два вида ($y_v = +0,93$ и $-0,92$; $+0,66$ и $-0,77$). На тысячелистник и красную овсяницу она действует в данном ценозе отрицательно (в первом случае это отображается нисходящей частью двузначной кривой, во втором — сложной кривой).

По-видимому, тимopheевка на большинство видов действует угнетающе по второй составляющей экологического потенциала, затеняя их. Действие тимopheевки на другие виды оказалось несколько сильнее, чем влияние ежи, но слабее, чем овсяницы луговой и костра.

Влияние большинства видов (9 из 15) на тимopheевку луговую происходило тоже по сложному типу сопряженности, и обобщенная кривая влияния всех видов на нее слабовыражен-

²¹ По С. А. Марковой (1956), тимopheевка отрицательно влияет на число побегов, их высоту и семенную продуктивность мятлика.

ная, сложная (рис. 21, 4). Наиболее сильно действовали горошек ($y_{\text{г}} = -0,52$ и $+0,37$), ежа ($-0,17$ и $+0,56$), лисохвост ($+0,20$ и $-0,29$). Люцерна влияла на тимopheевку отрицательно (проявлялась нисходящая часть сложной кривой). При сложном типе сопряженности коэффициент s отрицательный. Следовательно, отрицательное влияние на тимopheевку осуществлялось в основном посредством изменения факторов, входящих во вторую составляющую экологического потенциала.

Участие люцерны желтой в изучаемом сообществе было невелико (sol или 8,2% микровстречаемости), однако действие ее на остальные виды весьма существенно. Увеличение обилия люцерны на 1% ведет к значительному изменению обилия ПВ. В большинстве случаев отрицательное влияние (как при сложной, так и при двузначной сопряженности) сильнее, чем положительное. По первой составляющей экологического потенциала люцерна отрицательно действует (двузначная сопряженность) на такие верховые злаки, как овсяница луговая, костер, ежа, лисохвост, на бобовые — клевер луговой и мышиный горошек и представителей разнотравья — будру и тысячелистник. Ход кривой сопряженности люцерны (ДВ) и овсяницы луговой показывает, что при действии небольшого (до 2,4%) количества люцерны увеличение количества овсяницы более значительно, чем уменьшение ее после достижения экстремума ($[+0,69] > [-0,13]$). Это согласуется с опытными данными П. В. Лебедева с соавт. (1962), показавшими, что люцерна способствует увеличению кустистости и приживаемости проростков овсяницы луговой. Положительное влияние на овсяницу луговую по первой составляющей экологического потенциала связано, по-видимому, со способностью люцерны обогащать почву азотом. По второй составляющей экологического потенциала люцерна отрицательно действует как на низкорослые травы, которые она затеняет (чай луговой, одуванчик, клевер ползучий, овсяницу красную), так и на виды, произрастающие с ней в одном ярусе, или даже более высокие (свербигу, тимopheевку). Наиболее сильно влияет она на вербейник ($-2,32$ и $+0,78$), овсяницу красную ($-1,68$ и $+0,89$) (сложная сопряженность). Обратное действие на люцерну группы видов в целом выражается как сложной, так и двузначной сопряженностью. Линии регрессии состояли только из восходящей части при действии свербики и тысячелистника (в первом случае сложной кривой, во втором — двузначной кривой) и только из нисходящей части сложной теоретической кривой при действии ежи.

Действие на люцерну осуществляется в основном по второй составляющей потенциала. Связано это во многих случаях, по-видимому, со светолюбием люцерны, не выносящей затенения (Культиасов, 1967). Наибольшее воздействие на люцерну оказывают из злаков лисохвост ($-1,32$ и $+1,77$) и из бобовых —

клевер луговой ($-0,36$ и $+0,28$). Общее влияние всех изученных видов было отрицательным (рис. 22, 5). Так, возможно, объясняется малое обилие люцерны в этом ценозе.

Таким образом, изучение сопряженности видов в одном ценозе Угринских лугов показало чрезвычайно сложную картину взаимозависимостей. Наиболее распространенными типами сопряженности рассмотренных пар видов оказалась сложная и двузначная.

Таким же способом было проведено изучение воздействия луговика дернистого на некоторые луговые растения, произрастающие совместно с ним в красноовсяницево-полевицево-щучковой ассоциации сенокосных лугов Оки и Северной Двины. Вычисленные кривые сопряженности луговика дернистого (действующий вид) с полевицей побегообразующей (*Agrostis stolonifera* L.), овсяницей красной и будрой плющевидной (*Glechoma hederacea* L.) имеют в обследованном фитоценозе окских лугов двузначный характер, в то же время для полевицы побегообразующей здесь проявляется лишь отрицательное воздействие в виде нисходящей части теоретической кривой. Отрицательная сопряженность в данных условиях выявлена для луговика дернистого с мятликом обыкновенным (*Poa trivialis* L.), двукисточником обыкновенным (*Digraphis arundinacea* Trin.) и вербейником монетчатым (*Lysimachia nummularia* L.). Она отражает только нисходящую часть сложной теоретической кривой, в то время как положительная сопряженность с клевером ползучим (*Trifolium repens* L.) выражена восходящей частью такой же сложной теоретической кривой. И лишь для луговика дернистого и лютика ползучего (*Ranunculus repens* L.) полностью совпадают эмпирическая и теоретическая кривая, выявляя сложную сопряженность этой пары видов.

На северодвинских лугах взаимодействие щучки дернистой с 5 видами: тимopheевки луговой, овсяницей красной, чинией луговой (*Lathyrus pratensis* L.), погремком большим (*Rhinanthus major* Ehrh.), лютиком золотистым (*Ranunculus auricomus* L.) носит двузначный характер, о чем свидетельствует как теоретическая, так и эмпирическая кривая. В этом же ценозе сопряженность луговика дернистого с пятью другими видами: овсяницей луговой, мятликом луговым, полевицей побегообразующей, лютиком ползучим и подмаренником северным (*Galium boreale* L.) — описывается сложной теоретической кривой. Нисходящая часть этой кривой отражает отрицательный тип сопряженности щучки и овсяницы луговой, для остальных видов теоретическая и эмпирическая кривые одинаковы.

Таким образом, в каждом конкретном фитоценозе даже виды-эдификаторы, в том числе и луговик дернистый, проявляют в зависимости от условий различные стороны теоретически возможного разнообразия взаимодействий. Изменение одного из факторов внешней среды может изменить отношение вида к

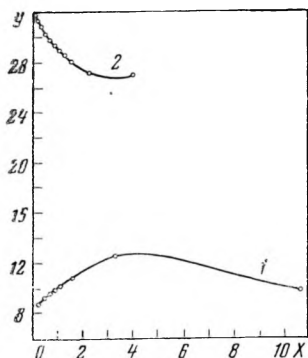


Рис. 25. Влияние группы видов на луговик дернистый

1 — на пойменном лугу р. Оки (с. Дединово); 2 — на пойменном лугу р. Северной Двины (с. Холмогоры)

другим факторам, в том числе и к другим видам. Этим обеспечивается динамичность фитоценоза как системы.

Кроме изучения сопряженного влияния модельных пар видов в одном ценозе также была сделана попытка построить по описанной выше методике обобщенную кривую, показывающую обратное влияние наиболее обильных видов этих ценозов на луговик дернистый. На р. Оке действие перечисленных выше 8 видов на щучку — доминант сенокосных лугов выражается двузначной теоретической кривой, нисходящая и восходящая части которой взаимно уравниваются (рис. 25, 1). Таким образом, совокупное влияние изученных видов на луговик дернистый остается почти нейтральным.

Обобщенная теоретическая кривая сопряженности группы 10 видов (доминант, субдоминант и ассектаторы изученного фитоценоза северодвинских лугов) с луговиком дернистым может быть описана как сложная с более выраженной нисходящей частью кривой (рис. 25, 2). Тем не менее можно считать, что она сохраняет почти нейтральный характер, так как увеличение относительной доли участия группы действующих видов более чем в 200 раз приводит к уменьшению подчиненного вида (щучки) на 5% микровстречаемости.

Следовательно, луговик дернистый при всей динамичности взаимоотношений с другими видами проявляет достаточную устойчивость к их воздействию и может являться, по выражению С. С. Шварца (1971), ценотическим ядром, определяющим положение ценоза в биосфере.

Анализируя обобщенные кривые действия группы видов на овсяницу луговую, костер безостый, ежу сборную, тимopheевку луговую и люцерну желтую в ценозе пойменного луга р. Угры и ряда видов на луговик дернистый на окских и северодвинских лугах, мы приходим к выводу, что положение вида в ценозе обуславливается, во-первых, позицией самого вида в данных условиях, реализацией его биологических возможностей, во-вторых, действием других видов. Так, на субдоминанты и ассектаторы общее действие оказалось четко выраженным: положительным на ежу (рис. 21, 3) и отрицательным на люцерну (рис. 21, 5). Следовательно, субдоминанты и ассектаторы (ежа сборная, люцерна желтая) испытывают более сильное воздействие и поэтому динамичны. На эдификатор данного ценоза — луговую овся-

ницу другие виды почти не влияют (рис. 21, 1, 2): отрицательное влияние одних уравнивается положительным воздействием других.

Таким образом, виды, являющиеся в данных условиях доминирующими (овсяница луговая, костер безостый, луговик дернистый), менее подвержены совокупному влиянию других видов. Это, по-видимому, является одним из факторов устойчивости фитоценозов, сложившихся в ходе эволюции растительного покрова.

Взаимоотношения некоторых луговых растений в разных условиях

Изучение сопряженности отдельных пар видов проводилось в разных географических (Архангельская и Московская обл., Архангельская и Калужская обл.), в резко отличных экологических условиях поймы рек Оки и Угры, при разном сельскохозяйственном использовании угодий, в сходных эколого-ценотических условиях (разные части очень пологого склона гривы в центральной пойме Угры). Оно выявило два типа взаимоотношений: стабильный и изменчивый. Каждый из них проявляется во всем диапазоне изученных условий. Для большинства изученных пар видов свойствен изменчивый тип. Наиболее наглядно это можно проследить на взаимоотношениях модельных пар видов в пойме р. Угры.

На р. Угре участки IIa, IIб и IIв расположены на вершине гривы, на ее склоне и в межгрядном понижении, разница по высоте верхнего и нижнего участка 58 см. Они очень сходны по экологическим условиям и характеру растительности, одинаково используются. И овсяница луговая, и тимopheевка представлены на них весьма сходными по составу и численности старыми нормальными ценопопуляциями, в которых максимум приходится на субсенильные особи.

V участок (1965) на вершине гривы в центральной пойме правого берега сходен по характеру растительности, экологическим условиям и использованию с участками IIa, б, в, особенно с IIб и IIв. Ценопопуляция луговой овсяницы здесь более молодая (стареющая нормальная).

VIa участок (наблюдения производились в 1966 г.) отличается большой влажностью и богатством почв, большей численностью овсяницы, иным режимом использования (сенокосно-пастбищный в отличие от двухукосного сенокоса).

Все участки, кроме V, находятся в зоне оптимальных режимов увлажнения и богатства почвы, соответствующих высокому обилию (сор_1 — сор_2) этих видов. На V участке в год изучения (1965) были несколько худшие условия увлажнения, чем в 1966 г. на VI и в 1967 г. на IIa, б, в участках. Овсяница на всех участках была кодоминантом и имела обилие сор_1 — сор_2 , тимо-

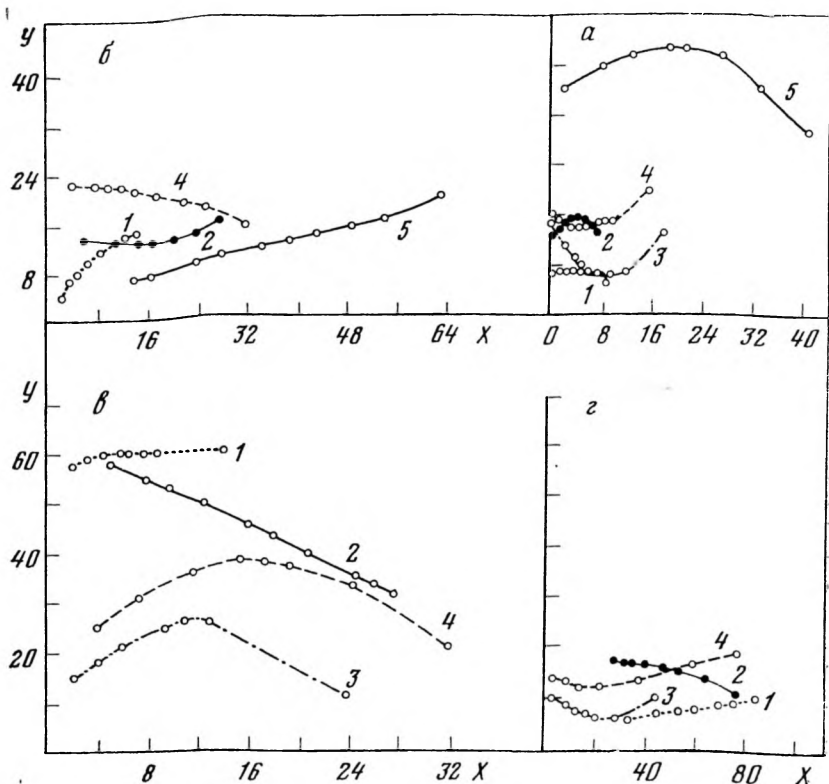


Рис. 26. Сопряженность пар видов луговых растений в разных эколого-цено-
тических условиях центральной поймы р. Угры

а — тимopheевка луговая (ДВ), овсяница луговая (ПВ), б — овсяница луговая (ДВ), свер-
бига восточная (ПВ); в — овсяница луговая (ДВ), овсяница красная (ПВ); г — овсяница
красная (ДВ), овсяница луговая (ПВ); 1 — вершина гривы; 2 — склон гривы; 3 — межгрив-
ное понижение; 4, 5 — участки V и VI

феевка же нигде не превышала обилия сор., на V и VI участке —
sp, IIб — sol.

В качестве примера изменчивого поведения видов как в
сходных, так и в отличных экологических условиях рассмотрим
действие тимopheевки луговой на овсяницу луговую (табл. 19).
Оба эти вида принадлежат к одной жизненной форме — рыхло-
кустовым злакам.

Требования к среде обитания у них весьма сходны. Корне-
вая система расположена в одних почвенных горизонтах. Раз-
лично у них расположение листьев: у овсяницы они образуют
прикорневую розетку, у тимopheевки кроме розеточных вегета-
тивных есть удлиненные вегетативные побеги, на которых листья
расположены более равномерно по стеблю. По данным

Таблица 19

Параметры сопряженности овсяницы луговой и тимopheевки луговой

Участок	$a \cdot 10^5$	$c \cdot 10^{-4}$	y_0	y_E	x_E	y_{y_1}	y_{y_2}
Овсяница (ДВ) — тимopheевка (ПВ)							
II а	+31,5	-297,4	4,35	2,16	47,18	-0,05	-0,03
II в	-620,3	+1034,4	4,36	6,72	8,34	+0,28	-5,43
V	-103,2	+280,2	7,33	13,58	8,86	+0,71	+0,11
VI а	-0,29	-86,9	30,44	0,05	1490,26	-0,02	-0,01
Тимopheевка (ДВ) — овсяница (ПВ)							
II а	-890,5	+564,7	6,01	6,57	3,17	+0,18	-0,009
II б	-1081,5	+969,4	12,85	15,30	4,02	+0,61	-1,34
II в	+1416,0	-2425,8	15,52	5,49	8,57	-0,31	+1,00
V	-10,92	+15,29	15,12	15,20	7,00	+0,01	-0,08
VI	-77,1	+288,78	33,26	43,60	18,73	+0,55	-0,65

Л. Н. Алексеевко (1967), растения с таким листорасположением хорошо дополняют друг друга в ценозе.

Действие тимopheевки на овсяницу луговую показано на рис. 26, а. На вершине гряды, где количество ДВ колеблется от 0 до 9,9%, а количество ПВ — от 4,9 до 6,7%, сопряженность слабо выраженная двузначная, близка к отрицательной. С увеличением количества тимopheевки количество овсяницы луговой слегка растет, затем при достижении ДВ количества, равного 5%, падает.

На склоне гряды, где микровстречаемость тимopheевки изменяется от 0 до 7% (средняя — 3,1%), а количество овсяницы луговой сначала увеличивается от 13 до 15,3% и затем уменьшается до 14% (в среднем 14,7%), тип теоретической кривой сопряженности тот же, но более ярко выражен (сопряженность двузначная), причем уменьшение количества овсяницы после достижения максимума начинается при микровстречаемости тимopheевки около 5% в том и другом случаях.

На участке в основании гряды тип сопряженности этих видов сложный. С возрастанием количества тимopheевки (в среднем микровстречаемость ее 5,6%) количество овсяницы луговой резко уменьшается (от 14,3 до 5,6% при среднем количестве 8%), достигая минимума в той же точке кривой, в которой на двух других кривых достигается максимум (5%). Затем количество овсяницы луговой растет до 8,4% при микровстречаемости тимopheевки 16,5%. Общая заселенность двумя видами во всех трех ценозах возрастает с увеличением микровстречаемости

тимофеевки (ДВ) в основном за счет последней, но увеличение ДВ не приводит к пропорциональному уменьшению ПВ.

На V и VI участках наблюдается тот же двузначный тип сопряженности, что и на вершине, и склоне гривы. Особенно ярко выраженным он был на VI участке, где оба вида встречались в наибольших количествах, причем экстремум для обеих кривых сопряженности приходится на количество действующего вида, равное 17—20%. Однако на V участке наблюдалось только уменьшение подчиненного вида (нисходящая часть двузначной кривой). Отсутствие ДВ во всех случаях не привело бы к увеличению подчиненного вида более чем на 25%.

Таким образом, при рассмотрении взаимоотношений тимофеевки луговой и овсяницы луговой в разных экологических условиях была обнаружена их изменчивость. Аналогичные явления встречены еще в ряде случаев.

Так, взаимоотношения овсяницы луговой с другим луговым злаком — овсяницей красной — отражены в табл. 20 и на рис. 26, в, г. Овсяница красная — корневищно-рыхлокустовый мелкоукореняющийся низовой злак (Дмитриев, 1948), светолюбивый, засухоустойчивый, но в то же время с высокой продуктивностью на влажных низинных местообитаниях. Экологические условия всех 5 участков потенциально обеспечивают (Раменский и др., 1956) этому виду возможность быть очень обильным. Однако лишь на участке VI он достигает максимального обилия (сор_3), на участке IIa обилие его сор_{1-2} , на V участке овсяница красная обильна (сор_1); на склоне рассеяна (sp), в понижениях единична (sol).

В более сухих условиях существования на вершине гривы оба вида овсяницы в разные годы вели себя по-разному: в более влажные годы доминировала овсяница луговая (1967 г.), в более сухие (1969 г.) — овсяница красная.

В 1967 г. сопряженность овсяниц луговой и красной на этом участке была двузначной. При этом типе сопряженности коэффициент s положительный, что означает, по-видимому, отсутствие конкуренции за свет (листья уданных видов располагаются на одном уровне) и другие перераспределяющие факторы. При небольшом обилии овсяницы луговой на вершине гривы, частично в межгрядном понижении и на V участке возрастало по мере увеличения ДВ количество овсяницы красной (восходящая часть кривой сопряженности). При значительном обилии овсяницы луговой на первое место выступала борьба за влагу (отрицательный коэффициент a) на участках IIв и V (нисходящая часть кривой сопряженности — рис. 26, б). При усилении роста овсяницы луговой за счет некоторого увеличения влажности на склоне гривы она оказывала подавляющее воздействие на овсяницу красную.

Таким образом, на всех участках при воздействии овсяницы луговой на овсяницу красную теоретическая зависимость выра-

Таблица 20

Параметры кривых сопряженности овсяницы луговой и красной

Участок	$a \cdot 10^{-4}$	$c \cdot 10^{-4}$	y_0	y_E	x_E	y_{y_1}	y_{y_2}
Овсяница луговая (ДВ) — овсяница красная (ПВ)							
II а	-13,1	+82,6	58,33	64,16	31,47	+0,19	+0,16
II б	-28,02	-147,5	61,94	75,2	-26,31	-0,50	-0,78
II в	-460,7	+1071,1	13,15	24,51	11,63	+0,98	-1,02
V	-237,5	+778,8	19,48	36,88	16,40	+1,06	-1,05
Овсяница красная (ДВ) — овсяница луговая (ПВ)							
II а	+9,9	-91,6	7,31	5,91	46,17	-0,03	+0,02
II б	-25,04	+125,8	14,84	17,38	25,11	+0,10	-0,17
II в	+87,5	-471,5	12,21	6,47	26,93	-0,21	+0,12
V	+7,4	-25,2	14,71	14,40	16,98	-0,02	+1,24

Таблица 21

Параметры сопряженности овсяницы луговой и свербиги восточной

Участок	$a \cdot 10^{-4}$	$c \cdot 10^{-4}$	y_0	y_E	x_E	y_{y_1}	y_{y_2}
Овсяница луговая (ДВ) — свербига восточная (ПВ)							
II а	-941,9	+2057,0	4,29	13,20	10,92	+0,82	-0,05
II б	+114,19	-314,3	15,89	12,80	13,76	-0,22	+0,22
V	-37,3	-3,9	22,88	22,88	-0,52	0	-0,23
VI	+2,8	+152,0	6,46	0,84	-268,9	+0,02	+0,05
Свербига (ДВ) — овсяница (ПВ)							
II а	+111,6	-204,5	6,32	5,75	9,16	-0,06	+0,12
II б	-14,6	+102,3	13,23	15,84	35,07	+0,07	+0,02
II в	+13579,3	-2178,4	7,87	7,21	0,80	-0,82	+2,60
V	+4,0	-61,7	16,76	13,21	77,08	-0,05	-0,01
VI	-18,31	+165,0	33,01	47,92	45,11	+0,33	+0,09

жается однотипно (теоретическая кривая двузначная), а эмпирическая зависимость оказывается различной (на вершине — положительная, на склоне — отрицательная, а в понижении и на V участке — двузначная).

Следовательно, конкретные экологические и фитоценоотические условия определяют в каждом случае проявление одной из возможных сторон взаимоотношений видов.

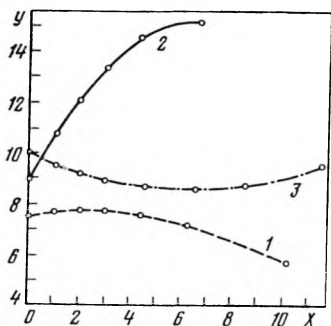


Рис. 27. Сопряженность борщевика сибирского (ДВ) и люцерны желтой (ПВ)

1, 2, 3 — то же, что на рис. 26

Другая пара видов — овсяница луговая (ДВ) и свербига восточная (ПВ), принадлежащие к совершенно различным жизненным формам, — были сопряжены также по-разному в разных ценозах: двузначно на вершине гряды, сложно — на склоне, положительно (восходящая часть сложной кривой сопряженности) на VI участке и отрицательно (нисходящая часть теоретической кривой, выражающей сложную сопряженность) на V участке (рис. 26, б, табл. 21).

Аналогичный пример — действие борщевика сибирского на люцерну желтую. В трех сообществах на вершине, склоне и межгрядном понижении тип сопряженности различен:

на вершине — двузначный, на склоне — положительный (восходящая часть двузначной теоретической кривой), в понижении — сложный (рис. 27).

Ежа действовала на люцерну в трех сообществах при сходных обилиях того и другого вида по двузначному типу, обнаруженному на участке в межгрядном понижении, но на вершине и склоне взаимоотношения этих видов выражались только нисходящей частью кривой сопряженности.

Таким образом, анализ взаимоотношений ряда видов луговых растений в различных экологических условиях позволяет выделить следующие типы взаимоотношений.

I. Лабильный тип:

А) виды с меняющимся характером теоретической кривой сопряженности;

В) виды со стабильным характером теоретической кривой сопряженности, но различным проявлением типа сопряженности.

II. Стабильный тип:

С) виды со стабильной теоретической кривой сопряженности и стабильным типом сопряженности.

К группе А относятся: тимopheевка (ДВ) и овсяница луговая; овсяница луговая (ДВ) и свербига, борщевик сибирский (ДВ) и люцерна. В группу В входят такие пары видов, как овсяница луговая (ДВ) и красная, ежа (ДВ) и люцерна. Видов, взаимоотношения которых были стабильны (группа С), даже в сходных экологических условиях очень немного. Это люцерна желтая (ДВ) и клевер ползучий, связанные отрицательной связью (теоретическая кривая двузначная); люцерна желтая (ДВ) и ежа сборная (сложная сопряженность). Отношения этих видов ока-

зались стабильными на вершине, склоне гряды и в межгрядном понижении.

Такое же подразделение можно провести и для видов, у которых взаимоотношения изучались в различных географических условиях. Большинство исследованных пар, сопряженность которых изучалась в Калужской и Архангельской областях, относятся к группе А. В группу В входят только: полевица белая (ДВ) и щучка дернистая, овсяница красная (ДВ) и щучка, овсяница луговая (ДВ) и красная.

Пар видов, относящихся к группе С, при изучении сопряженности в разных географических пунктах не было обнаружено. Можно предположить, что потенциально взаимоотношения между парами видов могут быть как угодно разнообразны, что обеспечивает для видов в ценозе огромное число взаимных сочетаний и тем самым позволяет сохранить устойчивость в меняющихся условиях среды. Конкретные экологические и фитоценотические условия определяют в каждом конкретном случае проявление одной из возможных сторон взаимоотношения видов.

Сравнение обобщенных кривых сопряженности в разных условиях показало, что не только меняется взаимоотношение пар видов, но и отношение группы видов к одному виду. Так, в условиях Калужской области, как было показано выше, группа видов почти не влияла на изменение количества овсяницы луговой, а в Архангельской области на пойменном лугу, где овсяница не занимала господствующего положения, воздействие на нее группы видов было положительным (рис. 28). На люцерну желтую группа видов на V участке действовала, как было показано выше, слабоотрицательно, а на склоне гряды отрицательно.

Таким образом, в изученных ценозах наиболее распространенными типами сопряженности рассмотренных пар видов оказались сложная и двузначная.

Тип взаимоотношений видов может быть стабильным и динамичным. Наиболее распространенным оказался второй, при котором характер взаимоотношений меняется не только в разных географических пунктах, не только при сильно отличных экологических условиях, но и при незначительном их изменении. Встречен как бы промежуточный тип взаимоотношений, когда теоретическая кривая остается постоянной в разных условиях, а тип сопряженности различен. Изменению подвержены не только взаимоотношения пары видов, но и характер влияния группы видов на один вид.

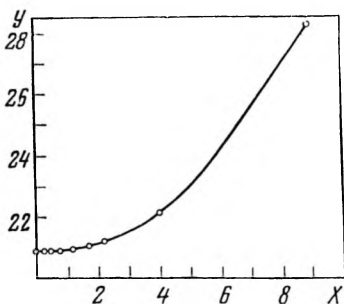


Рис. 28. Влияние группы видов на овсяницу луговую в ценозе пойменного луга р. Северной Двины (с. Холмогоры, 1968)

Характер и сила влияния не всегда могут быть связаны с экологическими факторами и с непосредственным воздействием одного вида на другой. Чаше взаимовлияния видов осуществляются косвенно через изменение среды обитания. Достаточно, вероятно, небольшой разницы в условиях, чтобы вызвать изменения в системе биоценоза. Мы наблюдали лишь конечный результат сложных взаимоотношений.

6. О ХАРАКТЕРЕ ВЗАИМООТНОШЕНИЙ НЕКОТОРЫХ ПЛОТНОДЕРНОВИННЫХ ЗЛАКОВ

Мнение о том, что отдельные растения и ценопопуляции в процессе жизнедеятельности изменяют условия среды и тем самым оказывают влияние друг на друга, общепринято.

Каждое растение преобразует условия среды в своих окрестностях, что не может не отразиться на растениях, произрастающих по соседству, в частности на их численности, мощности развития (биомассе растений), размещении.

Ведущая роль в создании особых условий среды вокруг отдельных особей и во всем ценозе принадлежит видам — эдификаторам, средообразующим действием которых в значительной степени определяется облик ценоза. В связи с этим изучение средообразующей роли эдификаторных видов, каковыми в степях являются плотнoderновинные злаки, приобретает особо важное значение.

Многие исследователи (Савич, 1914; Высопкий, 1915; Пачоский, 1921; Коровин, 1934; Лавренко, 1940; и др.) в своих работах указали на тот факт, что в зоне степей злаковый дерн определяет развитие всех других компонентов ценоза. Однако количественные данные о средообразующем влиянии отдельных особей и популяций плотнoderновинных злаков на другие растения степных ценозов и друг на друга в литературе практически отсутствуют.

В степных травостоях Наурзумского заповедника (Кустанайская область), эдификаторами являются дерновинные злаки — ковыль перистый (*Stipa pennata* L.) и овсяница Беккера (*Festuca beckeri* Hack.). Учитывая важную роль ковыля перистого и овсяницы Беккера в сложении растительных сообществ на песчаных почвах, мы, исследуя взаимное размещение особей этих злаков, попытались определить характер связи и количественные взаимоотношения между ними.

Одним из способов количественной характеристики влияния одних растений на другие через изменения условий среды может служить поведение растений вида, выполняющего роль фитометра.

При этом растение, влияние которого изучается, принимается за действующий вид — ДВ, а фитометр — за подчиненный вид — ПВ (Уранов, 1935б, 1968б).