

УДК 582.542.1

## ИЗ ОПЫТА ИЗУЧЕНИЯ ФИТОГЕННОГО ПОЛЯ

### *STIPA PENNATA* L.

А. А. Уранов, Н. Ф. Михайлова

Все живое образует вокруг себя род атмосферы.

И. В. Гёте

Воздействие одних растений на среду, а через нее и на другие растения проявляется в пределах некоторого пространства — «фитосферы» (Быков, 1957), «фитогенного поля» (Уранов, 1965), «эдасферы» (Быков, 1973).

Фитогенное поле (ФП), по А. А. Уранову (1965), состоит из двух несходных частей: внутренней и внешней. Внешняя часть в принципе не имеет границ, размеры же внутренней определяются в первом приближении внешним контуром растения.

Влияние отдельной особи на среду легче обнаруживается в пределах внутренней части ФП, где напряженность воздействия наибольшая.

Одним из средств количественной характеристики напряженности ФП, создаваемой в разных его точках особью какого-нибудь вида, может служить поведение другого или других видов, избираемых в качестве фитометров — метод фитометра (Clements a. Goldsmith, 1924; Walter, 1960).

Работа выполнена в 1971—1972 гг. на степных участках северо-западной части Наурзумского заповедника (Кустанайская обл.) в ассоциации разнотравно-овсяничево-перистоковывальной степи на равных супесчаных участках. Проективная полнота травостоя составляла 50%. В качестве фитометров были использованы плотнoderновинный многолетний злак — овсяница Беккера (*Festuca beckeri* Hack.) и однолетник — бассия очитковидная (*Bassia sedoides*).

Задача исследования состояла в том, чтобы определить влияние на среду дерновин ковыля. Показателем изменения напряженности ФП служила численность вида-фитометра, но, принимая во внимание, что реакция многолетнего фитометра на напряженность поля ДВ может быть различной в зависимости от возрастного состояния, учет численности овсяницы производился дифференцированно, по этапам большого жизненного цикла.

С другой стороны, несомненно, что и влияние ДВ на ПВ может изменяться от одного этапа онтогенеза к другому. Поэтому при взятии проб учитывали возрастное состояние и дерновин ковыля (Беданоква, Воронцова, Михайлова, 1974). Большой жизненный цикл овсяницы Беккера выяснен Н. Ф. Михайловой.

Для изучения изменения напряженности ФП у разновозрастных особей ковыля перистого в ассоциации была выделена площадь в 2,5 га в виде прямоугольника со сторонами в 500 и 50 м. Она была разбита на пять следующих друг за другом отрезков-трансект (100×50 м). Пробы отбирали вдоль стороны и диагоналей трансект в удалении друг от друга на число сантиметров, определяемое первыми двумя цифрами таблицы случайных чисел. Каждая проба представляла собой серию площадок, первая из которых соответствовала площади основания дерновин ковыля. Следующие площадки серии были кольцевидной формы с поперечником по радиусу, равным 3 см. Таким образом, вся проба состояла из серии кольцевых и одной круглой площадок, удаленных на разное расстояние от центра дерновин ковыля. Такое строение пробы соответствует представлению о радиально-поисной структуре области влияния расте-

ния на среду (Мазинг, 1965), что, впрочем, относится в основном к внешней части ФП стержнекорневых и дерновинных растений (Уранов, 1965).

Трехсантиметровый поперечник кольцевых площадок избран с учетом, что средний диаметр дерновин основного фитометра (овсяницы Беккера) на изучаемом участке степи был равен 6 см. Следовательно, в подавляющем большинстве случаев на очередь, кольцевую площадку попадало или больше или меньше половины особи фитометра. В первом случае дерновина овсяницы относилась к данному кольцу, во втором — к соседнему.

Принятый в исследовании размер шага (3 см) оказался достаточно малым, чтобы можно было уловить постепенность изменения условий среды в сфере влияния дерновины ковыля. Число кольцевых площадок в каждой пробе наращивали до тех пор, пока внешняя граница последнего кольца серии не сталкивалась с соседней дерновиной ковыля (рис. 1).

Количество кольцевых площадок в отдельных сериях было разным, в зависимости от расстояния между дерновинами. Среднее количество площадок в серии — пять; средняя площадь всей серии — 0,152 м<sup>2</sup>; площадь же отдельных кольцевых площадок возрастала по мере удаления от дерновины ковыля. Всего было заложено 1000 таких серий с общим числом площадок 5500. Влияние прочих растений, находящихся вне проб-серий, было принято за общий фон, на котором раскрывается воздействие двух особей ковыля на вид-фитометр. Полученные результаты представлены в табл. 1.

Хотя преобладающее воздействие ДВ на среду, несомненно, зависит от размера дерновины особи, мы, имея в виду большое количество (1000) дерновин, принятых за центры серий, сочли возможным отнести его к дерновине со средним диаметром 8,0 см. Средний диаметр дерновин, соседних с теми, которые оказались центрами проб, был близким (7,5 см). Разница диаметров статистически недостоверна.

Таким образом, вид-фитометр занимает промежуток между двумя дерновинами ковыля, практически равными по диаметрам и, вероятно, по средноразмерному действию. Поэтому можно было ожидать, что если ковыль действует на вид-фитометр отрицательно, то численность последнего должна оказаться наибольшей на середине расстояния между центрами двух дерновин.

Рассмотрим изменение численности бассии на площади, занятой дерновиной ковыля, а также в первом и втором кольцевых приростах. Разница в численности бассии невелика и статистически недостоверна. В остальных случаях доверительный уровень разницы соседних средних величин не менее 95% (по критерию Стьюдента). В целом на всем пространстве между двумя дерновинами ковыля численность бассии убывает от центральной дерновины к соседней с нею. Первая половина кривой (рис. 2, а), отражающей изменение численности бассии, биологически объяснима. Видно явное тяготение однолетнего фитометра к дерновине ковыля. Корням совсем молодых особей бассии приходится преодолевать густое сплетение корней ковыля, и, вероятно, множество проростков при этом гибнет. Однако стержневые маловетвистые корни выживших особей бассии, по нашим наблюдениям, проникают до глубины 35—45 см, оказываясь вследствие этого достаточно обеспеченными водой. Поэтому иссушение почвы корнями ковыля в непосредственной близости от его дерновины, вероятно, не влияет отрицательно на бассию. С другой стороны, притенение и защита от ветра предохраняют это растение от избыточного нагрева и иссушения.

В итоге наиболее благоприятные условия для бассии создаются в пределах дерновины ковыля и рядом с ней. Бассия ведет себя как типичный эдификаторофил (Поплавская, 1924).

Однако в распределении численности этого растения по лучу фитогенного поля единичной особи ковыля имеется одно, на первый взгляд, непонятное обстоятельство. Численность бассии должна была бы не только убывать с удалением от дерновины, принятой за центр серии, но и возрастать по мере приближения к соседней дерновине ковыля. Однако этого нет — численность бассии на всем промежутке между двумя дерновинами монотонно убывает. Объясняется это, вероятно, следующим.

Каждая кольцевая площадка серии (рис. 1) представляет сферу воздействия сразу двух дерновин ДВ: первой — центральной, и второй — ближайшей к ней. В среднем обе дерновины равносильны. Тем не менее влияния центральной дерновины ковыля и ближайшей к ней оказались как бы различными.

Расчет показал, что кольцевые площадки, построенные вокруг первой (центральной) дерновины, находятся на 60 и более процентов вне учитываемой части фитогенного поля второй особи ковыля. Там же, где фитогенные поля двух особей налегают друг на друга, в каждом кольце вокруг первой дерновины (рис. 1) площадь наиболее сильного воздействия второй особи становится тем меньше, чем ближе данная точка к этой последней. Вследствие этого по мере приближения ко второй особи ковыля ее влияние на численность вида-фитометра должно нарастать медленнее, чем при приближении к первой. Асимметрия распределения численности вида-фитометра между двумя особями эдификатора, теоретически говоря, может быть выражена в разной степени резко. При приближении ко второй дерновине ковыля численность бассии остается прежней. Однако, по-видимому, влияние второй дерновины проявляется в скрытом виде.

Таблица 1

Изменение численности (в расчете на 1 м<sup>2</sup>) видов-фитометров при удалении от центра дерновины ковыля

Расстояние от центра дерновины ДВ, см	Площадь приростов, см <sup>2</sup>	Возрастные состояния <i>Festuca beckeri</i> *							Всего особей <i>Festuca beckeri</i>	Всего особей <i>Bassia sedoides</i>
		<i>j</i>	<i>im</i>	<i>v</i>	<i>g</i> <sub>1</sub>	<i>g</i> <sub>2</sub>	<i>g</i> <sub>3</sub> + <i>ss</i>	<i>s</i>		
4	50	9,2±1,6	9,4±1,5	2,2±0,7	0,2±0,2	0,4±0,3	1,0±0,4	0,8±0,4	23,2±2,6	262±15
7	104	12,6±1,5	11,6±1,2	4,2±0,7	2,5±0,5	2,2±0,5	4,5±0,7	5,1±0,7	42,7±2,7	252±10
10	160	15,8±1,4	8,6±0,7	5,1±0,6	3,3±0,5	2,7±0,4	7,6±0,7	6,5±0,7	49,6±1,9	261±9
13	217	12,5±1,1	6,7±0,7	4,8±0,5	3,2±0,4	2,7±0,3	6,6±0,5	4,5±0,7	41,0±2,1	202±8
16	273	8,0±0,8	6,0±0,6	2,8±0,4	2,4±0,3	1,6±0,3	5,3±0,4	5,4±0,5	30,5±1,3	138±8
19	330	5,0±0,8	5,0±0,8	2,8±0,5	2,2±0,3	1,4±0,4	3,5±0,5	3,8±0,5	23,7±1,7	145±8
22	386	5,0±1,1	4,0±1,2	2,1±0,6	2,1±0,1	2,1±0,4	3,4±0,7	4,2±0,8	22,9±2,4	123±13

\* Здесь *j* в табл. 2, 3; *j* — ювенильное; *im* — имматурное; *v* — вегетативное или виргинильное в узком смысле; *g*<sub>1</sub> — молодое генеративное; *g*<sub>2</sub> — зрелое (среднее) генеративное; *g*<sub>3</sub> — позднее (старое) генеративное; *ss* — субсенильное (старое вегетативное); *s* — сенильное.

Распределение численности бациии между двумя дерновинами ковыля (рис. 2, а) приближается к логистической кривой, а для нее, как известно, характерно наличие точки перегиба, до которой возрастание (убывание) функции сначала ускоряется, а потом, наоборот, замедляется. Точка перегиба в нашем случае находится где-то около 13 см, считая от центра первой дерновины, т. е. в середине между центрами двух дерновины. Влияние второй дерновины ковыля на бациию проявляется, следовательно, в изменении формы выпуклости кривой, изображающей зависимость численности ПВ от расстояния от центра дерновины ДВ.

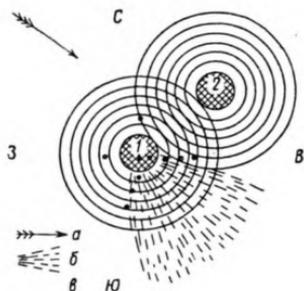


Рис. 1. Схема построения серии кольцевых площадок около дерновины *Stipa pennata* 1, 2 — дерновины ковыля с серией кольцевых площадок; а — направление преобладающих ветров; б — отмершие остатки растений; в — почвенные термометры

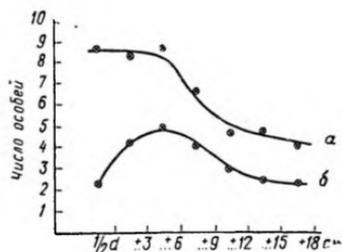


Рис. 2. Кривые распределения особей *Bassia sedoides* (а) и *Festuca beckeri* (б) по приростам площади: на абсциссе — расстояние от центра дерновины; на ординате — число особей (%)

Итак, ковыль перистый, действительно, создает фитогенное поле, напряженность которого убывает с удалением от дерновины. Влияние этого поля на бациию прослеживается на всем промежутке между двумя дерновинами ковыля.

Анализируя реакцию второго фитометра на удаленность от центра фитогенного поля центральной дерновины ДВ, отметим закономерное изменение численности овсяницы (рис. 2, б). Эта величина сначала возрастает с удалением от центральной дерновины, а затем, достигнув максимума на расстоянии от 7 до 10 см от центра дерновины ковыля, т. е. во второй кольцевой площадке, вновь убывает с приближением ко второй дерновине ДВ и вблизи нее достигает уровня, близкого к таковому в центре первой дерновины.

Неслучайность положения максимума численности подтверждается тем, что такое же его положение обнаружено и в каждой из возрастных групп овсяницы. Несколько уклоняются только имматурные особи, максимум численности которых находится в кольцевой площадке от 4 до 7 см от центра дерновины ковыля.

Влияние ковыля на овсяницу носит, очевидно, иной характер. Если численность бациии в непосредственной близости к дерновине ДВ велика и убывает с удалением от нее, то численность овсяницы, наоборот, при удалении и от центральной и от ближайшей к первой дерновине ковыля возрастает. Очевидно, овсяница отрицательно сопряжена с ковылем. Удаляясь от дерновины ковыля, овсяница частично освобождается от его неблагоприятного влияния. Табличные данные и графическое изображение изменения численности овсяницы показывают, что и этот вид-фитометр распределен асимметрично: максимум численности находится не в середине расстояния между центрами двух дерновины, а приближен к центральной (первой) дерновине. Расчеты показали, что асимметрия распределения фитометра и в этом случае должна быть отнесена за счет неполного учета воздействия второй дерновины. В кольцевых площадках влияние центральной дерновины учтено полностью, влияние же второй дерновины отражено лишь в той степени, в которой кольцевые площадки, построенные вокруг нее, перекрывают площадь действительно взятых проб. Площадь налегания площадок, построенных вокруг центра второй дерновины, совпадает с площадками первой не более чем на 40%.

Асимметрия распределения численности овсяницы между двумя дерновинами ковыля, кроме получения максимума, проявляется и в том, что численность между ее максимумом и второй дерновинкой ковыля изменялась медленнее, чем подъем от первой дерновины до максимума (рис. 2, б). В непосредственном же соседстве с максимумом

падение от него в обе стороны имеет практически одинаковую крутизну. Асимметрия кривой становится особенно ясной при сравнении численности в кольцевых площадках, ближайших к дерновинам. В кольце, непосредственно окружающем первую дернину (4—7 см), численность овсяницы на единицу площади составляет 42,7, а в самом большом кольце, которое примыкает к границе второй дернины (19—22 см), она почти такая же, как внутри первой дернины (23, 2).

Итак, между двумя дерновинами ковыля имеет место ясно выраженная закономерность распределения особей ПВ. Сущность ее заключается в том, что две любые, не слишком удаленные дернины обыкновенного перистого ковыля, создавая фитогенные поля, регулируют колебания численности подчиненных видов, сопряженных с ковылем как положительно, так и отрицательно. Такая тонкая регулировка численности ПВ в фитогенном поле ДВ, обнаруженная нами в пределах ничтожно малых площадей и расстояний, ранее не была указана и даже, насколько известно, не предполагалась. Следовательно, наряду с расчленением фитоценоза на взаимообуславливающие крупные и сложные части (ярусность, мозаичность), по крайней мере в некоторых случаях, может иметь место тончайшая структура, обнаруживаемая в средних статистических показателях и отражающая зависимость размещения особей одних видов от близости и удаленности других. В связи с этим, естественно, возник вопрос, не изменяется ли в зависимости от напряженности фитогенного поля и возрастная структура популяции ПВ.

Возрастной спектр ценопопуляции овсяницы для всего «околоковыльного» пространства показан в суммирующей строке (табл. 2). Спектр имеет следующий вид:

Таблица 2

**Возрастные спектры популяций *Festuca beckeri* на разных расстояниях от центра дернины *Stipa pennata***

Расстояние от центра дернины ДВ, см	Относительная численность особей <i>Festuca beckeri</i> , %						
	<i>j</i>	<i>im</i>	<i>v</i>	$\xi_1$	$\xi_2$	$\xi_3 + ss$	<i>s</i>
4	39,6	40,5	9,5	0,9	1,7	4,3	3,5
7	29,5	27,2	9,8	5,8	5,2	10,5	12,0
10	31,9	17,3	10,2	6,7	5,4	15,3	13,2
13	30,5	16,3	11,7	7,8	6,6	16,1	11,0
16	26,2	19,7	9,2	7,9	5,2	17,4	14,4
19	21,1	21,1	11,8	9,3	5,9	14,8	16,0
22	21,8	17,5	9,2	9,2	9,2	14,8	18,3
Состав популяции <i>Festuca beckeri</i> в целом	29,1	21,9	10,3	6,8	5,6	13,6	12,7

процентное содержание групп особей начиная с ювенильных неуклонно падает до средневозрастных генеративных включительно; доля особей стареющих (старые генеративные и субсенильные вместе) раза в 2,5 выше, чем доля средневозрастных генеративных; наконец, относительное участие в популяции сенильных особей вновь несколько убывает. Надо заметить, что небольшой максимум в группе стареющих особей обязан, вероятно, соединению (по техническим причинам) в одну категорию старых генеративных и субсенильных растений. В таком случае ценопопуляция овсяницы имеет вогнутую кривую возрастного спектра с минимумом на средневозрастных генеративных или, может быть, на старых генеративных особях.

Данные табл. 2 отражают также характер спектра субпопуляций овсяницы в пределах дернины ковыля и каждой кольцевой площадки. Совершенно неожиданным оказалось, что и на таких ничтожно малых площадях повторяются те же количественные соотношения возрастных групп, что и в «околоковыльной» популяции овсяницы в целом. Разница состоит, во-первых, в том, что максимум в группе стареющих особей в одних случаях есть (дерновина, второе и четвертое кольца), в других — отсутствует; во-вторых, субпопуляция в дерновинах ковыля имеет минимум не в группе средневозрастных генеративных, а в группе молодых генеративных особей.

Таким образом, одно из массовых растений степи — овсяница Беккера, находясь в фитогенном поле ковыля, сохраняет возрастную структуру своей популяции на площадях, измеряемых десятками и сотнями долями метра.

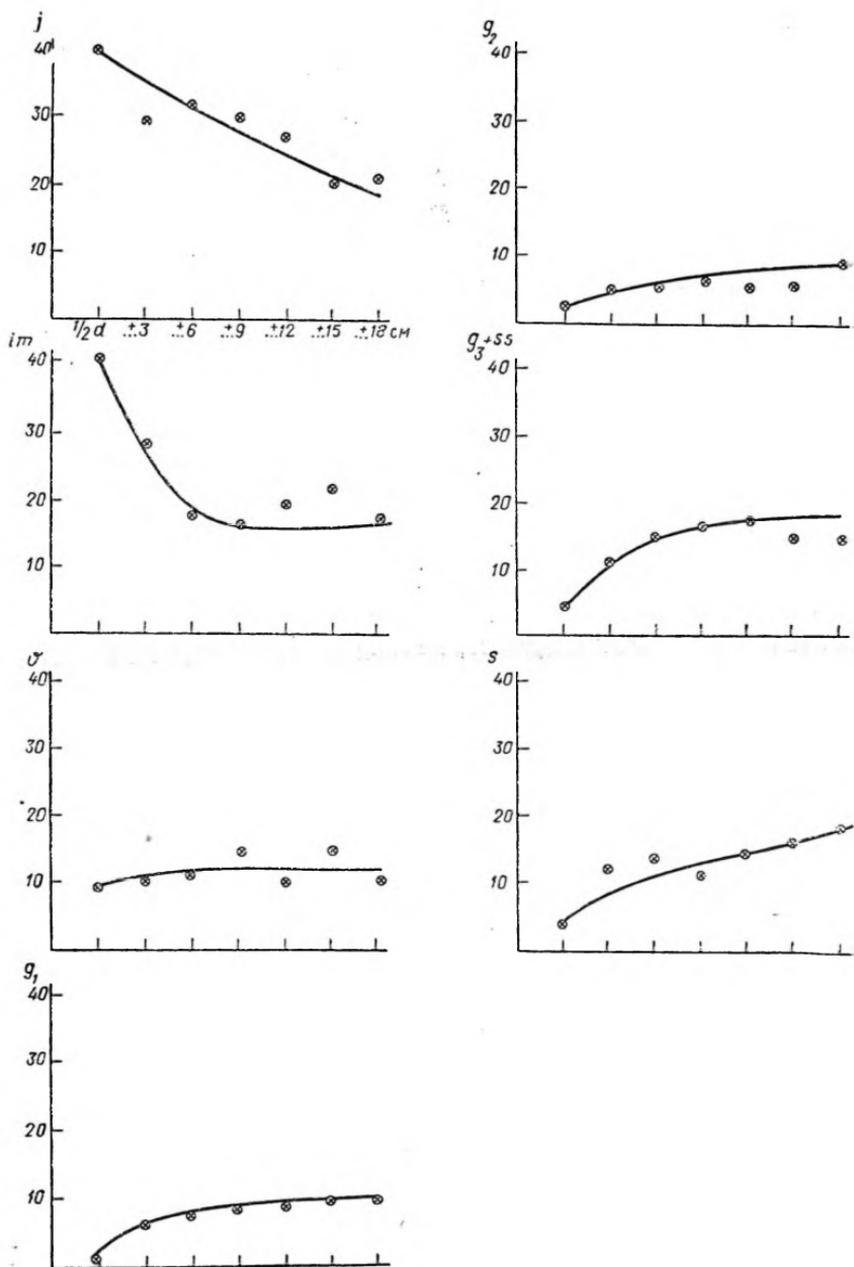


Рис. 3. Изменение численности особей *Festuca beckeri* разных возрастных состояний с удалением от центра дерновины: на абсциссе — расстояние от центра дерновины; на ординате — число особей %. Условные обозначения возрастных состояний приводятся по А. А. Уранову (устное сообщение, 1972)

Некоторые различия в возрастных спектрах отдельных колец все же есть. Они выявляются при раздельном рассмотрении относительного участия каждого возрастного состояния по мере удаления от центральной дерновины (рис. 3). Вполне согласно ведут себя особи ювенильного и имматурного состояний. Доля их в субпопуляции внутри центральной дерновины ковыля наибольшая, с удалением же от нее этот показатель убывает вплоть до шестой кольцевой площадки, граничащей со второй дерновиной ДВ. Неполный учет влияния последней (см. выше) не позволяет выявить увеличения здесь процента ювенильных и имматурных особей, чего и следовало ожидать.

Вторую группу составляют особи *v*-состояния. На всем пространстве между двумя дерновинами ковыля взрослые вегетативные особи овсяницы практически составляют около 10% субпопуляции.

Доля участия особей двух первых генеративных категорий, старых генеративных вместе с субсенильными и сенильных с удалением от центральной дерновины возрастает. Но при приближении ко второй дерновине не обнаружено уменьшения роли генеративных и старых растений, по-видимому, опять из-за неполного учета влияния второй дерновины.

На основании сказанного можно утверждать, что по крайней мере в пределах той части фитогенного поля, где преобладает средообразующая роль центральной дерновины, относительное участие отдельных возрастных групп в составе субпопуляций овсяницы может изменяться. Падение доли участия самых молодых особей ПВ по лучу фитогенного поля говорит о том, что на ранних фазах развития подобно однолетнику боснии растения овсяницы лучше выживают в непосредственной близости от дерновины ковыля.

Возрастание доли участия генеративных особей в том же направлении свидетельствует о том, что наилучшие условия для достижения генеративного состояния имеются в середине промежутка между двумя дерновинами, т. е. в достаточном удалении от ДВ. Совпадение максимума сенильных и генеративных естественно, так как сенильные могут возникнуть только из генеративных. Наконец, постоянство численности растений *v*-группы на всем протяжении от первой дерновины до второй косвенно свидетельствует о том, что условия для перехода особей овсяницы во взрослое вегетативное состояние в любой точке околоковильного пространства примерно одинаковы.

Количество подраста овсяницы велико не там, где много ее генеративных особей, а в дерновине ковыля (более 80% всего состава субпопуляции) и в первой кольцевой площадке (около 57%). На второй кольцевой площадке доля ювенильных и имматурных особей падает ниже 50% (табл. 2). Причиной этого может быть конкурентное воздействие взрослых особей овсяницы на ее подрост. Отрицать значение этого фактора нельзя, равно как было бы неосторожно отрицать конкурентное воздействие действующего вида на подчиненный вид. Можно считать непротиворечащим действительности представление о том, что элиминирующее влияние взрослых особей подчиненного и действующего видов в наибольшей степени должно отразиться на наиболее молодых — ювенильных — особях овсяницы.

Допуская, что возрастной состав субпопуляции овсяницы на каждой кольцевой площадке длительное время остается практически неизменным, следует заключить, что элиминация ювенильных особей тем больше, чем больше их приходится в момент исследования на одну особь данного возрастного состояния (табл. 3). Например, чтобы

Таблица 3

Число ювенильных особей *Festuca beckeri* на одну особь других возрастных состояний

Расстояние от центра дерновины, см	Возрастные состояния					
	<i>im</i>	<i>v</i>	$\xi_1$	$\xi_2$	$\xi_1 + ss$	<i>s</i>
4	0,98	4,19	46,00	23,00	9,20	11,50
7	1,08	3,00	5,04	5,73	2,80	2,47
10	1,83	3,10	3,79	5,85	2,09	2,43
13	1,86	2,60	3,90	4,62	1,90	2,78
16	1,34	2,86	3,34	5,00	1,51	1,82
19	1,00	1,78	2,28	3,57	1,43	1,32
22	1,25	2,38	2,38	2,38	1,47	1,19

выросла одна новая молодая генеративная особь овсяницы, внутри дерновины ковыля требуется 46 ювенильных растений, но уже в первом околодерновинном кольце для этого нужно только пять, а во втором и третьем — по четыре ювенильных особи. Аналогична картина и в отношении более поздних возрастных состояний. Очевидно, чем

меньше ювенильных растений требуется для возникновения и сохранения одной новой взрослой особи, тем меньше обострена конкуренция. В промежутках между дерновинами, где влияние ДВ снижается до минимума, в процессе формирования новой взрослой особи элиминируется три из четырех особей подроста. Этим можно характеризовать конкурентное воздействие взрослых особей овсяницы на ее подрост. В дернине ковыля, где взрослых особей овсяницы почти нет, подрост этого вида находится в основном под влиянием ковыля, поэтому высокую его гибель можно целиком отнести за счет влияния этого злака. Отсюда заключаем, что конкурентное воздействие взрослых экземпляров овсяницы на ее подрост меньше, чем со стороны ковыля.

Но тогда необходимо объяснить тяготение подроста овсяницы не к своим дерновинам, а к дернине ковыля.

Вероятно, дерновины ковыля вокруг себя создают более благоприятные условия для прорастания семян овсяницы и их дальнейшего развития на первых этапах онтогенеза. Летом в районе работы преобладают ветры северного и северо-западного направлений. Длинные листья ковыля бывают склонены на юг и юго-восток, образуя как бы веер, чего не бывает с жесткими прямостоячими листьями овсяницы. Веер по длине превышает поперечник дерновины в два-три раза (наибольшего размера он достигает у старых дерновины). Благодаря этому около дерновины выделяется небольшое подветренное пространство, где отлагается большое количество опада. С той же юго-восточной стороны дерновины ковыля из-за веерного расположения листьев создается ветровая тень, снижающая испарение, световая и тепловая тени. Отсчеты температуры поверхностного слоя почвы вокруг дерновины ковыля мы проводили в средневозрастной дернине и на открытом пространстве возле нее раз в 10 дней, с 7 до 22 час, через каждые 3 час. Термометры расставляли в двух направлениях (с востока на запад и с севера на юг) по схеме — открытое место, граница опада, опад, дерновина, открытое место (рис. 1).

Наблюдения показали: 1) в самое жаркое время дня температура поверхностного слоя почвы в пределах дерновины и опада ниже, чем на открытом месте, а утром и вечером, наоборот, выше; 2) амплитуда колебаний дневных температур поверхностного слоя почвы в пределах дерновины и опада меньше, чем на открытом месте; 3) в связи с ветровой тенью и перемещением световой тени в течение дня температура открытого пространства, непосредственно примыкающего к дернине, неодинакова.

Различия температурного режима в окружающей среде в сфере непосредственного влияния особей ковыля перистого, несомненно, создают неодинаковую влажность почвы у ее поверхности и приземного слоя воздуха. Все это способствует созданию особых микроклиматических условий вокруг дерновины ковыля.

Следовательно, благоприятные условия для подроста овсяницы около дерновины ковыля выражаются в притенении, снижении скорости и иссушающего действия ветра, создания определенного температурного режима.

Неоднородность условий вокруг дерновины подтверждается тем, что среди ювенильных и иматурных особей овсяницы можно выделить растения высокого и низкого уровней жизненности (Ермакова, 1972). Особи этих двух уровней отличаются по размерам надземных частей. Кроме того, корневая система особей высокого уровня, как показали раскопки, охватывает большее пространство в гумусовом горизонте почвы, чем корневая система особей низкого уровня.

Анализ дополнительно заложенных 550 площадок (100 серий), на которых подсчитывали все живые и засохшие особи овсяницы с учетом уровня их жизненности и возрастного состояния, показал ту же картину распределения особей овсяницы по мере удаления от центра дерновины ДВ. Однако полученные данные позволили вскрыть механизм регуляции численности ПВ: установлено, что в основном отмирают ювенильные и иматурные особи низкого уровня жизненности. В пределах первой кольцевой площадки выживает больше особей высокого уровня жизненности, именно здесь наблюдается максимум их численности; особи более слабые выживают преимущественно в пределах второй кольцевой площадки.

Как уже отмечалось, напряженность ФП ковыля обусловлена не только удаленностью от дерновины, но и возрастным его состоянием. В нашем материале в 900 пробах из 1000 в центре серий оказались взрослые вегетативные, средневозрастные генеративные, старые (генеративные и вегетативные) и сеильные особи ковыля.

Анализ распределения общего количества особей овсяницы по отношению к дерновинам ковыля разного возрастного состояния показал, что во всех случаях, когда в центре серии были средневозрастные генеративные, старые (генеративные и вегетативные) и сеильные дерновины, максимальная средняя численность овсяницы наблюдалась в пределах второго прироста площади, т. е. на расстоянии от центра дерновины ДВ от  $\frac{1}{2}D + 3$  см до  $\frac{1}{2}D + 6$  см. Только в случаях, когда серию площадок строили вокруг взрослых вегетативных особей ковыля, максимальное число особей овсяницы оказывалось на расстоянии от  $\frac{1}{2}D$  до  $\frac{1}{2}D + 3$  см от центра дерновины. Поскольку диаметр дерновины ковыля в течение большого жизненного цикла изменяется вплоть до второго генеративного и субсеильного состояний и вновь уменьшается к сеильному, то величина  $\frac{1}{2}D$  не остается постоянной в течение его онтогенеза. Так как в процессе

индивидуального развития меняется не только размер дерновин, но и их форма, целостность, число и длина листьев и т. д., можно ожидать, что особи различных возрастных состояний будут обладать различными средообразующими свойствами. Кроме того, надо сказать, что дерновина ковыля только в первом приближении может считаться круглой; в действительности, основание ее имеет, скорее, овальное очертание и уже это должно создавать неравномерное влияние ковыля на среду по разным направлениям.

Более конкретное представление о ФП и его значении для ПВ можно получить только при учете изменений, которые претерпевает особь ДВ в течение большого жизненного цикла, являясь источником фитогенного поля.

## Выводы

Метод фитометра позволяет обнаружить фитогенное поле отдельно взятой особи эдификатора и выявить закономерности распределения напряженности поля.

Напряженность ФП, создаваемого особью эдификатора, зависит от его возрастного состояния.

Реакция вида-фитометра на действие эдификатора зависит от возрастного состояния особи фитометра.

Напряженность ФП ковыля перистого быстро убывает при удалении от дерновины.

Если две соседние особи эдификатора имеют приблизительно одинаковую мощность, то преобладающее влияние одной из них сменяется влиянием соседней на расстоянии, не превышающем половины интервала между особями.

В достаточно плотных ценопопуляциях вида-эдификатора все пространство между его особями становится непрерывным фитогенным полем популяции.

Размещение общей численности и числа особей разного возрастного состояния *Festuca beckeri* в фитогенном поле *Stipa pennata* неслучайно: оно регулируется и поддерживается распределением напряженностей в ФП ценопопуляции *S. pennata*.

## ЛИТЕРАТУРА

- Беданоква О. А., Воронцова Л. И., Михайлова Н. Ф. 1974. Биологические особенности *Stipa joannis* Cel. в степях Наурзумского заповедника. М.
- Быков Б. А. 1957. Геоботаника. Алма-Ата.
- Быков Б. А. 1973. Геоботанический словарь. Алма-Ата.
- Ермакова И. М. 1972. Онтогенез и возрастной состав популяций луговой овсяницы *Festuca pratensis* Huds. Автореф. канд. дисс. М.
- Мазинг В. В. 1965. Об изучении мозаичности и комплексности растительного покрова. «Изв. АН ЭстССР», сер. биол., № 1.
- Поплавская Г. И. 1924. Опыт фитосоциологического анализа растительности целинной заповедной степи Аскании-Нова. «Журн. Русск. бот. о-ва» № 9.
- Уранов А. А. 1935. О сопряженности компонентов растительного ценоза. «Уч. зап. ф-та естествознания МГПИ им. В. И. Ленина», вып. 1.
- Уранов А. А. 1965. Фитогенное поле. В кн.: «Пробл. соврем. ботаники», т. 2. М.—Л., «Наука».
- Уранов А. А. 1968. К вопросу о сопряженности растений в фитоценозе. В сб.: «Вопр. морфогенеза цветк. растений». М., «Наука».
- Clements F. E. and Goldsmith G. W. 1924. The phytometer method in ecology. Carnegie Inst. of Washington. Publ.
- Walter H. 1960. Einführung in die Phytologie, Bd. III, Teil. 1. Standortslehre. Stuttgart.

## EXPERIENCE OF A STUDY OF THE PHYTOGENIC FIELD OF *STIPA PENNATA* L.

A. A. Uranov, N. F. Mikhailova

### Summary

The fact that sods of *Stipa pennata* affect environmental conditions within a certain space, a phytogenic field, was established from changes in the abundance and distribution of *Festuca beckeri* and *Bassia sedoides*, plants of a natural cenosis, playing the part of phytomeres. The area of the phytogenic field varies depending on the age state of individuals of *Stipa pennata*.

*Stipa pennata* was found to be positively conjugated with *Bassia sedoides* and negatively with *Festuca beckeri*. The entire space between two sods of *Stipa pennata* constitutes their phytogenic field which controls the positioning and abundance of the near-by population of *Festuca beckeri*.