

ГОСУДАРСТВЕННЫЙ
КОМИТЕТ СССР
ПО НАРОДНОМУ
ОБРАЗОВАНИЮ

НАУЧНЫЕ
ДОКЛАДЫ
ВЫСШЕЙ
ШКОЛЫ

**Биологические
науки
11 (311)
1989**

ЖУРНАЛ
ЕЖЕМЕСЯЧНЫЙ,
ИЗДАЕТСЯ
с 1958 г.



МОСКВА
«ВЫСШАЯ ШКОЛА»

23. Timan D. Resource Competition and Community Structure. Princeton: Princeton Univ. Press, 1982.
24. Zaret T. Predation and Freshwater Communities. New Haven: Yale Univ. Press, 1980.

Рекомендована кафедрой зоологии позвоночных и общей экологии Московского государственного университета им. М. В. Ломоносова. Поступила 1 марта 1989 г.

УДК 581.55:

633.2.03

ТЕОРЕТИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ ФИТОЦЕНОЛОГИИ

ПОПУЛЯЦИОННЫЕ АСПЕКТЫ СТРУКТУРЫ И ДИНАМИКИ ЛУГОВЫХ АГРОЦЕНОЗОВ

*Л. Б. Заугольнова, В. Л. Бологова, И. М. Ермакова, Л. А. Жукова,
А. Р. Матвеев, Н. С. Сугоркина*

Рассматриваются свойства и параметры биологических систем разного уровня (организм, популяция), определяющие продуктивность и устойчивость агроценозов на примере многолетних луговых трав. Дан анализ тех свойств организма, которые определяют продуктивность и устойчивость агроценопопуляции: жизненная форма, онтогенетическая кривая продуктивности, продолжительность жизни, вариантность роста и развития. Саморегуляция на популяционном уровне осуществляется за счет обратной отрицательной связи между плотностью и мощностью растений, между плотностью и смертностью. Рассмотрены основные свойства и параметры агроценопопуляции, определяющие продуктивность и устойчивость агроценоза: способ самоподдержания, смертность, плотность, размерная и возрастная дифференциация, пространственная структура. На примере луговых трав в посевах показана связь между свойствами агроценопопуляции и ролью вида в ценозе.

The parameters and properties of some biological systems (organism, population) determining the productivity and stability of agrocenosis using perennial meadow herbs as an example are considered. The properties that determine the agropopulation productivity and stability: the life form, ontogenetic curve of productivity, life duration, variability of growth and development are analysed. The self-regulation occurs by the negative feedback between density and plant power, between density and mortality. The main agropopulation parameters and properties that determine the productivity and stability of agrocenosis are considered: the way of maintenance, mortality, density, the size and age differentiation, the space distribution. The connection between the agropopulation properties and the role of species in cenosis is demonstrated on the example of meadow herbs.

Наиболее существенными свойствами растительного сообщества как автотрофного элемента экосистемы являются его продуктивность и устойчивость. Эти свойства определяют роль фитоценоза как системы, которая обеспечивает включение всех ресурсов среды в биогенный круговорот и реализацию его в течение длительного времени. С другой стороны, именно эти свойства используются человеком для хозяйственных целей, и перед наукой стоит задача добиться оптимального сочетания продуктивности и устойчивости при создании искусственных сообществ.

Луговые агроценозы, состоящие в основном из многолетних видов растений, представляют собой упрощенную модель фитоценоза, которая дает возможность, «проигрывая» различные ситуации, проверять и отрабатывать основные концепции фитоценологии и экологии.

Фундаментальные теоретические работы в области фитоценологии, опубликованные в последнее время [3, 23, 25—28, 38—40], наряду с

разработкой холистического подхода к растительному сообществу серьезное внимание уделяют возможностям редукционного познания механизмов функционирования фитоценозов. Поскольку фитоценоз как один из вариантов систем ценотического уровня обладает сложной иерархической структурой, редукция его может осуществляться в разных направлениях. На наш взгляд, возможны два принципиально различных членения растительного сообщества: 1) на подсистемы, которые обладают основными системными свойствами фитоценоза, но являются его составными частями (синузии, ярусы, микрогруппировки, ценоячейки); такая редукция использована в работах Б. Н. Норина [26—28]; 2) на элементы, которые обладают иными системообразующими свойствами по сравнению с фитоценозом (популяции, популяционные локусы, организмы, их части). Второй подход в настоящее время используется все шире как при анализе пространственной неоднородности фитоценозов [35], так и при изучении механизмов сукцессий [22, 23]. Виды, составляющие фитоценоз, имеют собственную эволюционную историю, обладают биологической и морфологической индивидуальностью, что определяет специфику функционирования видовых ценопопуляций. Популяционный подход не исключает представлений о сложной иерархии строения фитоценоза, включающей подсистемы ценотического уровня. Эти подходы должны тесно смыкаться, так как в основе создания такой структуры лежит соответствующая структурированность ценопопуляций, возникающая как результат процессов их развития и самоподдержания.

Успехи популяционной экологии растений, сформировавшиеся в недрах фитоценологии, накопление фактического материала и попытки его обзора и обобщения [43, 47, 51] создали к настоящему времени хорошую фактологическую и концептуальную основу для использования популяционных подходов при решении вопросов фитоценологии.

Реализуя принципы системного подхода, мы стремились показать на примере луговых агроценозов, как их свойства определяются закономерностями, присущими системам других уровней организации — организмам и популяциям.

Организм растения как элемент ценопопуляции

Наиболее существенными свойствами растительных организмов можно считать метамерность и полярность строения, неограниченность ростовых процессов и многовариантность, или мультипотентность, меристематических клеток [32, 44]. Первым следствием этих свойств является модульная структура тела растения, которая определяет относительную автономность отдельных частей (структурных модулей [47]), а также потенциальную возможность их отделения и перехода к самостоятельному существованию.

По современным представлениям растение — это сложная система, единый организм, состоящий из соподчиненных элементов — метамеров (или модулей), физически взаимосвязанных и возникающих в результате повторяющихся циклов формообразования [44, 46]. Для растений в связи с модульной структурой сложным оказывается вопрос об элементе ценопопуляций. В таком качестве могут выступать особь семенного происхождения, партикула (особь вегетативного происхождения), клон (совокупность особей вегетативного происхождения), часть особи (фитомер, побег, лист, парциальный куст). Любой из этих элементов может рассматриваться в качестве счетной единицы. В отечественной литературе все разнообразие счетных единиц сведено к двум основным: морфологической и фитоценотической; эти понятия разработаны школой А. А. Уранова [41]. Морфологическая счетная единица соответствует физически целостному организму, возникшему половым или бесполом путем; основной ее признак — физическая непрерывность

(особь, индивид); она используется обычно при изучении моноцентрических жизненных форм (стержнекорневые, кистекорневые травы и др.). Фитоценотическая единица представляет собой центр воздействия растений на среду; в этом заключается ее основной признак; эта единица используется при изучении дерновинных, длиннокорневищных и корнеотпрысковых растений. В англоязычной литературе также используется система из двух единиц: раметы и генеты [47]. В основу их разделения положен генетический принцип: генета (genet) представляет собой организм или совокупность организмов, возникших из одной зиготы; рамета (ramet) — это часть индивида или самостоятельный индивид вегетативного происхождения, т. е. раметы генетически идентичны и составляют часть генеты.

Следствием неограниченного роста растений и мультипотентности меристематических клеток является высокая пластичность растительных организмов, которая выражается в виде варьирования структурной организации тела, мощности и темпов развития растения. Разнообразие структуры вегетативного тела объясняется богатым набором структурных модулей, разнообразием их сочетаний, иерархической соподчиненностью, относительной автономностью. Растениям свойственна не только структурная иерархия (усложнение структурных модулей, например, фитомер — побег — система побегов), но также иерархия процессов, поскольку каждый модуль имеет свою историю, свой онтогенез.

Традиционная трактовка онтогенеза как индивидуального развития организма применима лишь к тем растениям, которые не способны к вегетативному размножению, т. е., по терминологии Г. Г. Левина [21], имеют простой онтогенез. При вегетативном размножении вместе с разделением генеты на части (партикулы) заканчивается индивидуальная жизнь семенной особи, но продолжается жизнь раметы, существующей уже в виде совокупности партикул (клона). Такой тип онтогенеза назван сложным [21], или синтогенезом [29]. После образования клона каждая из партикул развивается самостоятельно, т. е. обладает своей индивидуальной жизнью. Ввиду того, что вегетативное размножение может начинаться лишь на определенном этапе развития семенной особи, жизнь партикулы включает только часть онтогенетической программы и потому онтогенез партикулы можно назвать сокращенным. В процессе полного онтогенеза, т. е. развития растения от зиготы до отмирания всего вегетативного потомства, реализуется полностью генетическая программа развития, свойственная данному виду [13].

Модульная природа растительного организма позволяет при его изучении использовать демографический подход, принятый в популяционных исследованиях, т. е. проводить подсчет структурных элементов разного ранга и типа, их количественных соотношений в процессе развития организма и под влиянием разных условий. Этот метод позволяет раскрыть динамические и функциональные аспекты структуры растения и таким образом выявить регуляторные механизмы, определяющие уровень продуктивности и устойчивость организма как целого в изменчивых условиях среды.

В качестве метамерных структурных единиц (модулей) организма могут быть выделены побеги с собственной корневой системой — ризокормы (ризокормусы по определению Е. Л. Нухимовского [29]). У рыхлодерновинных злаков ризокорм представлен побегом кушения с придаточными корнями (рис. 1, А). В связи с иерархической организацией и динамичностью индивида у растений наряду с ризокормом можно также выделить функциональную динамическую структурную единицу — комплекс замещения, объединяющий в своем составе активно растущие, тесно взаимодействующие материнский и дочерние ризокормы (рис. 1, Г). Эта временная единица существует до тех пор, пока жив апекс главного побега комплекса. Развитие особи в онтогенезе

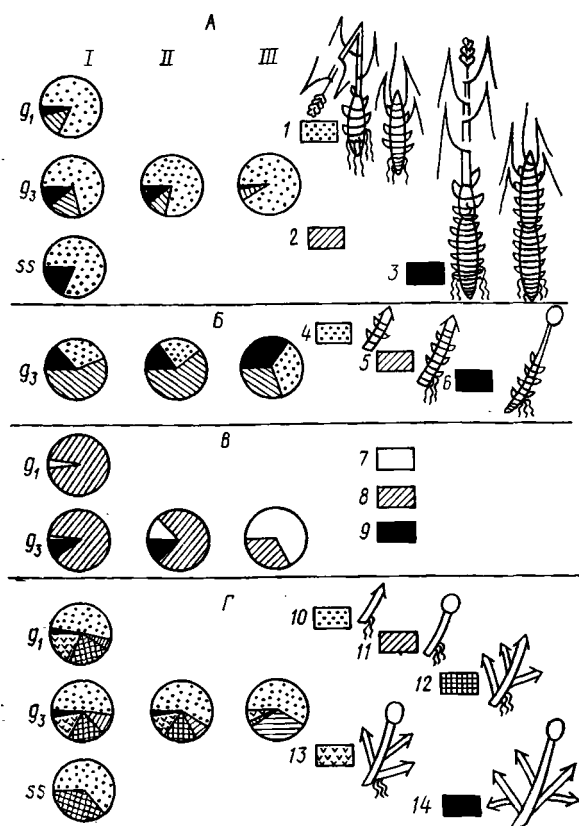


Рис. 1. Состав (в %) особей ежи сборной. А — соотношение ризокормов разного биологического возраста; Б — соотношение ризокормов разного типа; В — соотношение ризокормов с разной продолжительностью жизни; Г — соотношение комплексов замещения разного типа; I — луг; II — посев без удобрений (контроль); III — посев с внесением полного минерального удобрения ($N_{450}P_{130}K_{310}$):

1 — ризокормы с 10—15 фитомерами, 2 — содержащие до 20 фитомеров, 3 — до 25 фитомеров и более, 4 — неокоренный вегетативный ризокорм, 5 — окоренный вегетативный, 6 — окоренный генеративный, 7 — моноклические ризокормы, 8 — дициклические, 9 — трициклические, 10 — одиночные вегетативные ризокормы, 11 — одиночные генеративные, 12 — простые вегетативные комплексы замещения, 13 — простые генеративные, 14 — сложные, g_1 — молодые генеративные, g_3 — старые генеративные, ss — субсильные растения (материалы В. Л. Бологовой)

можно представить как череду последовательно сменяющихся ризокормов или комплексов замещения.

При характеристике типов модулей учитываются морфологические, функциональные и динамические признаки. Благодаря этому удается установить, что структурным модулям свойственна поливариантность развития; они различаются по продолжительности жизни (малого цикла развития), биологическому возрасту, который для побега определяется числом метамеров (см. рис. 1, А), сезонному ритму развития, функциональной роли в составе растения (генеративные, вегетативные). При этом индивиды обычно характеризуются гетерогенностью составляющих структурных элементов (модулей) и различаются по скорости их смены (табл. 1), что определяет тот или иной уровень динамики особи и влияет на скорость онтогенетического развития, годовой прирост биомассы и другие показатели.

Таблица 1. Состав (в %) особей ежи сборной по комплексам замещения с разной продолжительностью жизни

Местообитания	Возрастные состояния			
	g ₁	g ₂	g ₃	ss
Луг пойменный	76/24	88/12	68/32	20/80
Посев (контроль)			65/35	
Посев (удобрения)			98/2	

Примечание. В числителе — доля комплексов замещения с возрастом меньше года, в знаменателе — больше года.

Укоренившиеся побеги кушения рыхлодерновинных злаков обладают некоторой самостоятельностью, а отделенные от растения часто развиваются лучше, чем в составе особи [34]. Это дает возможность многим исследователям рассматривать побеги кушения как относительно самостоятельные единицы популяции (раметы); при этом дерновина злаков часто рассматривается как популяция [48, 49] или метапопуляция [50]. В практике изучения реакции растений злаковых трав на воздействия различных факторов часто анализируются такие показатели, как число побегов или их биомасса на единицу площади. При таком подходе не учитываются внутриорганизменные механизмы, которые во многом определяют такие суммарные показатели, как общая биомасса, продуктивность. В то же время наши наблюдения [1] показывают, что между ризокормами единого растительного организма существуют сложные коррелятивные взаимодействия, которые влияют на характер развития самих ризокормов и определяют структуру растения.

Развитие каждого побега (или ризокорма) зависит от следующих факторов: 1) положения побега в системе ризокормов особи, в частности на материнском побеге (для ежи сборной наиболее благоприятно положение в верхней части розетки полурозеточного побега); 2) соотношения времени развертывания побега с фазой развития материнского побега (у ризокормов, развивающихся после отмирания апекса материнского побега, больше вероятность перейти в генеративное состояние, чем у боковых ризокормов прегенеративного кушения на активно растущем материнском); 3) типа развития материнского побега (если материнский побег переходит в генеративное состояние, то боковые побеги прегенеративного кушения в массе своей отмирают во время цветения материнского, если последний остается вегетативным, то боковые переживают его, обеспечивая круговорот поколений побегов).

Развитие частей растения подчиняется регулирующему влиянию всего организма в целом. Именно по этой причине соотношение комплексов замещения разного типа в составе растения на протяжении большей части онтогенеза (а также в природных местообитаниях и в посеве без удобрений) остается довольно постоянным. Состояние всего растения (возрастное*, жизненное) влияет на взаимоотношения между материнским и дочерними побегами. Это, в свою очередь, сказывается на времени и интенсивности пре- и постгенеративного кушения, времени отмирания побегов, интенсивности вегетативного возобновления и разрастания.

Анализ динамического соотношения модулей на примере ежи сборной показывает, что высокая продуктивность организма (посев с внесением удобрений) достигается за счет преобладания одиночных

* Здесь и далее авторы используют широко употребляемое понятие «возрастное состояние». Но, по мнению Т. А. Работнова [31], целесообразнее говорить об «онтогенетическом состоянии» (прим. ред.).

(см. рис. 1, Г) вегетативных ризокормов с малым биологическим возрастом (см. рис. 1, А) небольшой продолжительностью жизни (см. табл. 1), не способных к активному воспроизводству новых поколений побегов.

Устойчивость на организменном уровне определяется энергией освоения ресурсов и характером их распределения между частями организма, выполняющими разные функции. Устойчивость растений в течение онтогенеза положительно связана с фитомассой растений: наименее устойчивы растения в начале и конце индивидуального развития (всходы, ювенильные, имматурные, сенильные особи). Устойчивость растений генеративного периода может определяться характером распределения фитомассы между вегетативными и репродуктивными органами, при доминировании одних или других может снижаться устойчивость организма как целого. Так, с гипертрофией репродуктивных органов связано выпадение клевера лугового в посевах при интенсивном цветении в особо благоприятных условиях, когда соотношение между функциями складывается на основе конкурентных взаимодействий. Иной механизм действует при доминировании вегетативного роста. У еже сборной при внесении высоких доз удобрений наряду с увеличением продуктивности ускоряется развитие и смена ризокормов [2], что приводит к преждевременному старению и ослаблению растений. В составе растения развиваются в основном одиночные ризокормы. Ускорение развития за счет сокращения числа метамеров побега и уменьшения его биологического возраста, а также активное постгенеративное кущение приводят к тому, что сокращается зона возобновления особи. Кроме того, в этих условиях нарушается структура растительного организма, уменьшается степень ее разнородности, свойственная растению в природных условиях (см. рис. 1). Все это в совокупности приводит к снижению устойчивости организма и вызывает резкое увеличение риска отмирания под воздействием неблагоприятных внешних условий (заморозки, выпревание).

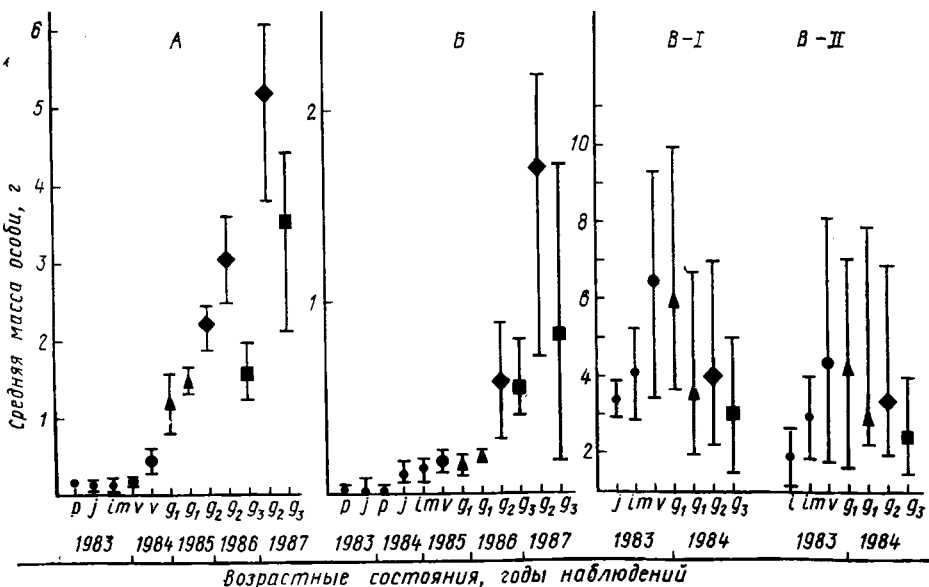


Рис. 2. Онтогенетические кривые продуктивности в травосмеси: А — ежа сборная; Б — мятлик луговой; Б-І — райграс пастбищный с внесением удобрений $N_{60}P_{90}K_{120}$; Б-II — райграс без внесения удобрений:

p — всходы, j — ювенильные, lt — имматурные, mv — виргинильные, g₁ — молодые, g₂ — старые, g₃ — старые генеративные растения; вертикальная черта — разброс показателей, черточки на горизонтальной оси соответствуют кратности отлучдений в течение сезона (материалы А. Р. Матвеева и Н. М. Дайнеко)

Таблица 2. Темпы развития, продолжительность жизни (годы) ежи сборной и овсяницы луговой на естественных лугах (I), в агроценозах без удобрений (II) и с высокими дозами удобрений (III)

Вид	Вариант	Возраст начала (1) и окончания (2)					Продолжи- тельность жизни	Условный возраст пар- тикул	Литератур- ный источник
		генеративного периода		максимальной продуктив- ности		вегета- тивного размно- жения			
		1	2	1	2				
Ежа сборная	I	1,5/4	4,5/10	2,5/6	4,5/10	2,5/6	10/25	2/8	[1, 7]
	II	1,2/1,3	6,4/6,6	2,2/2,4	4,3/4,5	2,2/2,4	4/?	2/3	[6]
	III	1/1,5	3/12	1,2/2	1,3/3	1,2/2	4/12	2/4	[1, 9]
Овсяница лу- говая	I	1,6	7/16	2/8	4/11	4/11	15/20	2/8	[7, 10]
	II	0,8/2	3,2/9,9	2,5/4,5	4/6	4/6	8/10	4/4	Данные И. М. Ер- маковой
	III	0,9/3,4	2/4,6	1/3,7	1,1/3,8	1,1/3,8	4/?	2/3	[9]

Примечание. В числителе — минимальная величина, в знаменателе — максимальная.

Закономерное развитие модулей в течение онтогенеза растения определяет общий характер изменения продуктивности организма. Этот параметр необходимо рассмотреть отдельно для разных жизненных форм растений. С этой целью вполне достаточно выделить три группы жизненных форм [41]: 1) моноцентрические, не способные к вегетативному размножению (клевер луговой в посевах); 2) моноцентрические с вегетативным размножением в конце онтогенеза (ежа сборная, овсяница луговая, тимopheевка луговая); 3) полицентрические с вегетативным размножением в начале или середине онтогенеза (мятлик луговой, костер безостый). У первой группы один и тот же индивид, возникший из семени (генета), проходит полный онтогенез. У второй группы разделение индивида на части (партикулы) происходит в конце онтогенеза, и такое разъединение часто объясняет резкое падение продуктивности индивидов в старости [10]. Для индивидов всех жизненных форм изменение продуктивности в течение онтогенеза соответствует одновершинной кривой с максимальными показателями у зрелых (реже молодых) генеративных растений (рис. 2). Аналогичные данные получены другими исследователями [24]. Календарный возраст, при котором достигается максимальная продуктивность в посевах, у разных видов неодинаков (табл. 2), связан с общей продолжительностью жизни и, видимо, закреплен генетически.

Изменение продуктивности у растений разных жизненных форм в течение онтогенеза можно рассматривать для генеты (индивид — клон), а также для индивида семенного и (или) вегетативного происхождения.

Определение общей продолжительности жизни генеты у полицентрических видов затруднено, так как даже теоретически трудно предположить кратность вегетативного размножения, на которую способна партикула у растений этого типа. У исследованных нами видов (мятлик луговой, клевер ползучий) начало вегетативного размножения практически совпадает с максимальной продуктивностью генеты; в дальнейшем мы имеем дело уже с особями вегетативного происхождения (партикулами), для которых можно определить лишь условный возраст (время жизни функционирующей в настоящее время части растения). Измерения размеров клона у разных видов растений [45] с учетом их годового прироста свидетельствуют о том, что продолжительность жизни генеты у полицентрических видов может исчисляться десятками и даже сотнями лет. В противоположность моноцентрическим видам у полицентрических процессы старения быстрее происходят в природных условиях, и условный возраст партикул здесь может сни-

жаться по сравнению с посевом. Возраст достижения репродуктивного состояния, возраст максимальной продуктивности и общая продолжительность жизни меняются под влиянием условий. Наибольший размах варьирования отмечен в природных ценозах (см. табл. 2). Это является отражением временной поливариантности развития, столь характерной для растений. Различие темпов развития растений приводит к тому, что растения одного и того же возраста находятся в разном возрастном состоянии и, наоборот, растения одного возрастного состояния имеют разный возраст [5, 14].

Если у моноцентрических видов изменение продуктивности индивида практически совпадает с продуктивностью генеты (или различается лишь в старости), то у полицентрических видов, когда генета образует клон, состоящий из большого числа партикул, продуктивность ее может многократно превышать продуктивность индивида (в данном случае вегетативного происхождения). Поэтому кривая продуктивности генеты у полицентрических видов, видимо, должна иметь платообразную вершину. К сожалению, прямые определения этого показателя чрезвычайно затруднены, лишь косвенные данные о стабильной продуктивности агропопуляций полицентрических видов (например, мятлика лугового, костра безостого) в течение ряда лет свидетельствуют о реальности нашего предположения.

У монокарпических трав, для которых не характерен период старения, продуктивность индивида изменяется в течение жизни по S-образной кривой (кривая роста Сакса). Достаточно вспомнить, как происходит рост биомассы у однолетних монокарпиков [47]. По такому типу из культурных луговых трав могут развиваться клевер луговой или клевер шведский в весьма благоприятных условиях.

Разные виды сходной жизненной формы могут различаться по темпам роста продуктивности (прироста биомассы) в онтогенезе. Так, в чистых посевах при внесении удобрений высокие темпы роста отмечены у ежи сборной и тимopheевки луговой и значительно ниже они у овсяницы луговой [24]; однако этот признак довольно лабилен, и у одного и того же вида темпы роста в течение онтогенеза изменяются под влиянием условий [24]: на контроле (по сравнению с внесением удобрений) не только ниже темпы роста (в 2—3 раза), но и максимум продуктивности в онтогенезе менее четко выражен. Иногда в разных экотопах меняются не только темпы, но и положение максимума продуктивности на временной оси: так, овсяница луговая в чистом посеве с удобрениями может развиваться как ускоренно (с максимумом продуктивности на 2-й год), так и замедленно (на 4—7-й год) [24].

Необходимо отметить, что в связи с пластичностью роста растений и их модульной структурой размер индивида характеризуется значительным варьированием при одном и том же возрасте и возрастном состоянии (см. рис. 2). Различие по размерам между мелкими и крупными одновозрастными растениями достигает в посеве соотношений 1:50, 1:100. Варьирование размера обусловлено рядом причин: пространственным размещением и различиями локальной плотности агропопуляции (АЦП), размером зачатков (семян, вегетативных диаспор), варьированием условий среды. Значительное влияние на количественные параметры растительного организма оказывает плотность самой агроценопопуляции: при уменьшении площади питания (росте плотности) мощность растений снижается (рис. 3, А). Разные виды неодинаково реагируют на однотипное изменение плотности. Так, при меньшей площади питания (в 4 раза) продуктивность фитомассы особей снижалась у душистого колоска на 60 %, у ежи сборной на 70 %, у тимopheевки луговой почти на 80 % [4]. В связи с этим, видимо, необходимо оценивать виды не только по интенсивности роста в онтогенезе, но и знать степень резистентности (сопротивляемости) конкурентному давлению, при этом уровень резистентности не однозначно связан

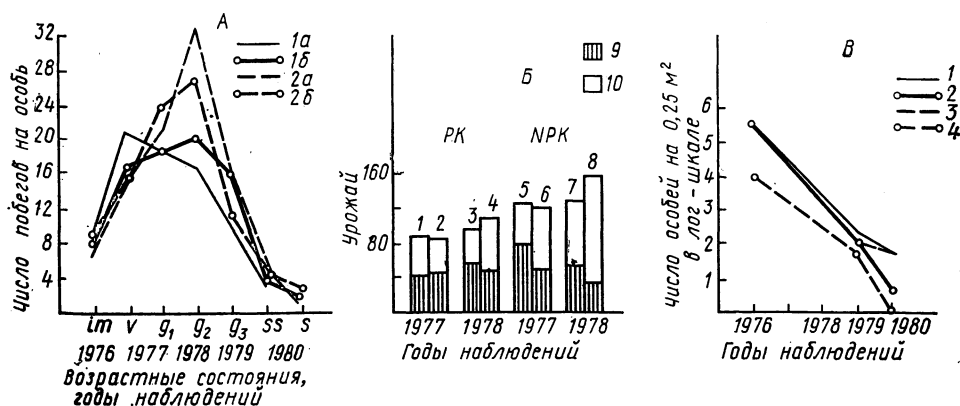


Рис. 3. Влияние нормы высева семян и удобрений на параметры особей и АЦП овсяницы луговой. А — число побегов на особь; Б — динамика урожая (в ц/га) при полной норме высева; В — динамика плотности АЦП:

А: 1 — полная норма высева (16 кг/га), 2 — $\frac{1}{2}$ нормы, 1а, 2а — при внесении $N_{240}P_{90}K_{180}$, 1б, 2б — $P_{90}K_{180}$; Б: 1, 3, 5, 7 — полная норма высева, 2, 4, 6, 8 — $\frac{1}{2}$ нормы, 9 — доля участия овсяницы, 10 — доля внедрившихся видов; В: 1 — полная норма, $P_{90}K_{180}$, 2 — полная норма $N_{240}P_{90}K_{180}$, 3 — $\frac{1}{2}$ нормы, $P_{90}K_{180}$, 4 — $\frac{1}{2}$ нормы, $N_{240}P_{90}K_{180}$ (материалы И. М. Ермаковой и Л. С. Мироновой, Псковская область).

с мощностью растений. Такая связь может носить опосредованный характер: чем меньше величина прироста, тем меньше размер растения (во всяком случае, травянистого) и сфера его потребления; поэтому при сходном уменьшении площади питания крупные растения должны страдать в большей степени по сравнению с мелкими. Чтобы предвидеть поведение разных видов, необходимо иметь представление о степени их резистентности на протяжении онтогенеза при разной плотности АЦП.

Таким образом, на примере луговых трав можно показать, что устойчивость и продуктивность растений закономерно изменяется в ходе онтогенеза; эти свойства организма взаимосвязаны и регулируются под влиянием внешних условий благодаря наличию коррелятивных и конкурентных сигнальных и трофических связей между частями (модулями) организма. Изучение процессов морфогенеза при индивидуальном развитии позволяет вычлнить те свойства организма, которые могут определять уровень мощности и характер динамики популяций. Такими свойствами являются жизненная форма, ход кривой продуктивности в течение онтогенеза, темпы развития и продолжительность жизни, степень резистентности организма, способность к размерному варьированию.

Агроценопопуляции как элементы фитоценоза

Любой агроценоз представляет собой совокупность АЦП культурных и внедрившихся аборигенных видов растений. Каждая АЦП обладает специфическими свойствами, которые определяются экологическим своеобразием, биоморфологическими и физиологическими особенностями растений данного вида. Наряду с такой индивидуальностью при развитии агроценоза проявляются и общие системные свойства, присущие популяциям как объектам надорганизменного уровня. Эти свойства выявляются прежде всего при изменении демографических параметров (рождаемости, смертности, плотности, возрастной и размерной структуры, а также пространственного размещения).

Для агроценозов, создаваемых искусственно, функция рождаемости задается нормой высева. Отмирание растений начинается с самых первых этапов развития, и сходство между видами состоит в том, что наибольший риск отмирания существует при прорастании семян (по-

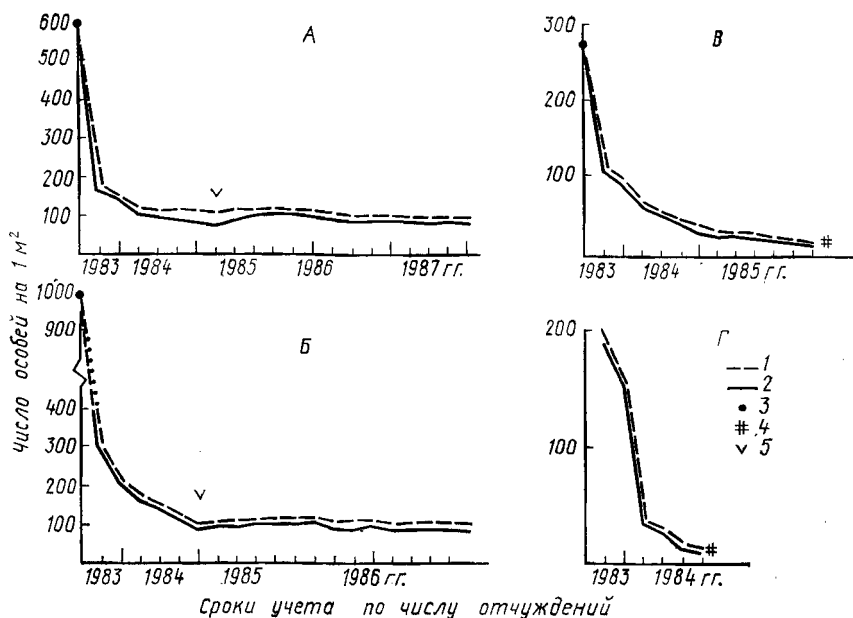


Рис. 4. Динамика плотности агроценопопуляций в травосмеси. А — еже сборная; Б — мятлик луговой; В — райграс пастбищный; Г — клевер луговой:

1 — вариант с внесением $N_{60}P_{90}K_{120}$ и поливом, 2 — вариант без полива, 3 — число высеванных семян, 4 — отмирание всех растений, 5 — начало вегетативного размножения (материалы А. Р. Матвеева и Н. М. Дайнеко)

тери численности до 70 %), а также при развитии ювенильных и имматурных растений. На рисунке 4 для моноцентрических видов без вегетативного размножения (райграс) приведены кривые выживания генет; для остальных видов даны кривые динамики численности, отражающие совокупный результат отмирания одного поколения генет и вегетативного размножения оставшихся растений. Разные виды в сходных условиях различаются по интенсивности отмирания в течение прегенеративного периода. Например, у ежи потери численности составили за это время около 30 %, у мятлика и райграса — до 70 %, у клевера — до 85 %. Видовая специфика кривых выживания проявляется также и в том, что у долгоживущих моноцентрических видов в процессе отмирания одного поколения особей наряду с периодом резкого снижения численности имеет период ее стабилизации [6], когда смертность относительно невелика (рис. 4, А). В это время у таких видов начинается вегетативное размножение. Оно может компенсировать отмирание и даже вызвать временное повышение численности особей, иногда в 2—3 раза [24], которое сменяется резким отмиранием. У короткоживущих моноцентрических видов период стабилизации численности не выражен (рис. 4, В, Г). У полицентрических видов с того момента, когда начинается вегетативное размножение, вообще невозможно строить кривую выживания, так как фактически мы можем отразить лишь совокупный результат вегетативного размножения и отмирания. У этих видов стабилизация численности связана прежде всего с вегетативным разрастанием и размножением, что определяет длительное существование таких видов в травосмесях.

Наряду с эндогенно обусловленным отмиранием в процессе онтогенеза в агропопуляциях выражено и экзогенно обусловленное, происходящее под влиянием резкого колебания экотопических факторов. Установлено, что в течение вегетационного периода отмирание носит неравномерный характер: подъемы отмирания приходятся на зимний

период [6, 10]. Интенсивность отмирания можно регулировать двумя способами: 1) изменением емкости местообитания благодаря поливу, внесению удобрений, а также изменением плотности АЦП; 2) подавлением активного побегообразования путем позднего скашивания. Увеличение смертности при внесении удобрений (особенно азотных) является опосредованной популяционной реакцией: увеличивается мощность развития растений (см. рис. 3, А), усиливается дифференциация и как следствие — возрастает смертность (см. рис. 3, В). В этом случае действует правило Сукачева [37]. Второй способ регуляции — применение таких сроков скашивания (особенно последнего), которые совпадают с периодом сезонного падения активности побегообразования [19]. Отчуждение побегов может тормозить образование новой генерации их, и растения уходят под зиму в состоянии физиологического покоя, что снижает смертность [9].

Интенсивность отмирания — один из популяционных параметров, который определяет возможности саморегуляции АЦП. Хорошо известно, что риск смертности выше в более плотных популяциях [43, 47, 49]. Этот процесс отмечен и у луговых трав. При использовании районированной нормы высева в условиях Псковской области (16 кг/га) у овсяницы луговой отмирание в первые годы было в 5 раз выше, чем при половинной норме; в результате при разной норме высева на третий год жизни АЦП оказались сходными по численности и продуктивности (см. рис. 3). Относительно более низкая исходная плотность АЦП сопровождается повышением мощности растений (см. рис. 2, А), что компенсирует потери численности и стабилизирует урожай (проявление закона константного урожая).

Возрастной состав как одна из важных популяционных характеристик может оцениваться двояко: с помощью календарного возраста и на основе оценки возрастного состояния. Последний подход наиболее широко используется при изучении популяций растений [41, 42]. АЦП, как правило, являются однородными по календарному возрасту. По возрастному состоянию они могут оказаться в разной степени неоднородными в связи с неодинаковым темпом развития элементов АЦП. Основу для анализа возрастных спектров (соотношения растений разных возрастных групп) создает предварительное изучение онтогенеза и возрастных состояний. К настоящему времени в этом отношении изучены основные виды кормовых злаков и бобовых [7, 8].

При развитии травосмесей изменения возрастных спектров соответствуют темпам развития большей части растений АЦП, поэтому максимум численности приходится на одну-две возрастные группы, но одновременно в АЦП могут присутствовать от трех до пяти возрастных групп (например, от im до g_2 или от im до g_3). По мере развития травостоя максимум последовательно перемещается на следующие возрастные группы [6]. При двух- и многоукосном использовании и преимущественно семенном возобновлении компонентов длительность продуктивного существования АЦП и ценоза в целом определяется продолжительностью онтогенеза, а с хозяйственной точки зрения — продолжительностью наиболее продуктивного периода (g_1 — g_2 , частично g_3). Если агроценоз развивается при однократном использовании (сенокос или пастбище), создается возможность семенного возобновления, появляются новые поколения особей, возрастная структура становится более разнородной. Однако наблюдения показывают, что даже через 15—20 лет после посева структура популяций злаков (ежи сборной, овсяницы луговой) отличается от той, что свойственна природным популяциям этих видов. Если в условиях природного пойменного луга максимум в спектре приходится на старые генеративные растения [11, 41], то в старых одноукосных посевах преобладают прегенеративные и старые вегетативные растения; эта структура сочетается с очень высокой плотностью, что определяет низкую мощность растений. Однород-

ность возрастной структуры при многоразовом использовании — одна из причин слабой устойчивости АЦП моноцентрических видов в посевах.

Опубликованные материалы [24] и наши наблюдения показывают, что распределение растений по мощности в пределах АЦП, как правило, носит резко асимметричный характер. Если рассматривать распределение растений по числу побегов не во всей АЦП, а в пределах возрастного состояния, то в ряде случаев обнаруживаются более симметричные распределения. Можно выдвинуть следующие предположения для объяснения этого явления. Во-первых, между возрастными состояниями имеются различия: например, у ежи сборной для генеративных растений (2-й и 3-й год в смешанном посеве) отмечено более симметричное распределение; у прегенеративных оно асимметрично; это обстоятельство, с нашей точки зрения, хорошо объясняет бимодальное распределение в АЦП ежи сборной [4]. Второе предположение учитывает то обстоятельство, что у видов, занимающих подчиненное положение (тимфеевка луговая и овсяница луговая в посеве с ежой сборной), распределение по размеру для всех возрастных групп асимметрично (лог-нормальное, см. [4]). Таким образом, если для всей АЦП гипотеза Ю. А. Злобина [15] относительно связи между характером размерного распределения и состоянием популяции не нашла подтверждения [24], то в отношении генеративной части эта гипотеза оказывается приемлемой. Возможно и третье предположение, которое требует проверки: связь между характером морфогенеза особей вида и типом распределения по размеру. Так, у тимфеевки луговой [6] достаточно часто представлен однопобеговый вариант развития особей в онтогенезе, что значительно реже встречается у ежи; подобные различия могут объяснить и разницу в характере распределения особей по размеру. Для дальнейшего выявления закономерностей размерной дифференциации требуется продолжение исследований с учетом всех перечисленных выше признаков.

Пространственная структура ценопопуляции — один из факторов, определяющих продуктивность и устойчивость как самой ценопопуляции, так и ценоза в целом. На разных видах растений в природных ценозах показано [42, 43], что основной устойчивости является пространственная неоднородность и асинхронность развития ценопопуляционных локусов. Пространственная неоднородность в АЦП при отсутствии семенного возобновления представлена лишь в виде размещения растений, возникающего в результате неравномерности распределения семян при высеве.

В АЦП взаимодействие происходит прежде всего между особями с налегающими фитогенными полями, что приводит к созданию «сетевой» пространственной структуры с концентрацией биомассы в «узлах»

Таблица 3. Влияние пространственного размещения на размер особей ежи сборной (3-й год посева)

Положение особи	Всего особей	Из них генеративных	Среднее число побегов ($M \pm m$)		
			прегенеративные особи	генеративные особи	
				вегетативные	генеративные
В составе скоплений					
многовидовых	44	29	$10,9 \pm 2,2$	$26,3 \pm 2,8$	$6,1 \pm 1,1$
одновидовых	18	13	$6,2 \pm 3,2$	$25,7 \pm 3,3$	$4,9 \pm 1,2$
Вне скоплений	24	17	$19,8 \pm 5,9$	$33,1 \pm 5,0$	$4,8 \pm 0,9$

Примечание. Учет проведен на 10 площадках по 0,25 м². Материалы Н. С. Сугоркиной и Е. Г. Щербаковой.

такой сети. При рядковом способе посева фитогенное поле АЦП и агроценоза в целом включает локусы, различающиеся по своей плотности: 1) загущенные — до смыкания вегетативных частей растений (скопления), определяющие обострение корневой конкуренции наряду со световой; такие скопления могут быть одно- и многовидовыми; 2) разреженные — с расстоянием между растениями до 30 см, что, видимо, создает условия световой конкуренции (освещенность здесь падает до 25—50 % от полной); 3) представленные одиночными особями на расстоянии до 50 см, где освещенность составляет 60—70 %. В результате наиболее острых конкурентных отношений внутри скоплений снижается мощность развития растений (табл. 3). При таком размещении растений пространственная неоднородность выступает как одна из причин снижения продуктивности особей и АЦП в целом.

Анализ разных популяционных параметров позволяет заключить, что продуктивность АЦП в каждый момент времени определяется мощностью растений, закономерно изменяющейся в онтогенезе, и плотностью АЦП (см. рис. 2, 4). Варьирование мощности в связи с неоднородностью (во времени и пространстве) условий экотопа и плотностью агроценоза, изменение темпов развития растений в онтогенезе и вероятности их отмирания — основные регулируемые параметры продуктивности АЦП. Изменение мощности АЦП в процессе сукцессии травосмесей (ряд виолетности [24]) происходит в результате совокупного и взаимосвязанного изменения перечисленных параметров АЦП и отдельных особей. При создании агроценозов актуальной задачей является длительное поддержание уровня продуктивности АЦП. Однако долголетие агроценозов, как правило, выступает в качестве альтернативы их высокой продуктивности [17, 18]. Поэтому при конструировании агроценозов следует искать варианты оптимального сочетания этих свойств.

Длительность существования ценопопуляций как надорганизменных систем может определяться следующими обстоятельствами: 1) продолжительностью жизни одного поколения генет; 2) способностью популяций к семенному самоподдержанию; 3) способностью вегетативного самоподдержанию. Первое свойство связано с длительностью онтогенеза растений того или иного вида. Лишь у немногих моноцентрических видов (ежа, тимopheевка луговая) длительность онтогенеза (а тем более продуктивного периода, т. е. периода высокой продуктивности) составляет 20—30 лет; у большинства используемых трав продолжительность жизни не превышает в посевах 7—10 лет, а продуктивный период — 3—5 лет. Следовательно, использование этого свойства ценопопуляции для обеспечения продуктивного долголетия мало перспективно. Длительное существование любой популяции возможно лишь благодаря чередованию поколений за счет семенного или вегетативного размножения. Семенное самоподдержание популяции возможно лишь при введении сенокосооборота или при сенокосно-пастбищном использовании, создающем потенциальную возможность семенного размножения. Однако оно реализуется лишь при резком ослаблении старого поколения особей. Использование вегетативного размножения для длительного существования АЦП требует введения в культуру широкого набора полицентрических жизненных форм с эффективным вегетативным размножением в сочетании со способами регулярного омоложения. Видимо, оптимальным будет сочетание видов с разной длительностью онтогенеза и разными способами самоподдержания.

Обзор разных сторон жизнедеятельности АЦП показывает, что для целей прогноза поведения видов в агроценозах определяющее значение имеют характер самоподдержания АЦП, тип кривой выживания, энергия семенного и вегетативного размножения, характер размерного варьирования и пространственная структура АЦП.

Агроценоз как совокупность агроценопопуляций

Всестороннее популяционное изучение сеяных травосмесей [4, 6, 10, 16, 24] показало, что по мере формирования агроценоза в ходе сукцессии закономерно изменяется роль видовых АЦП. Такие изменения и позволяют выявить роль популяционно-демографических процессов в создании структуры агроценоза и в его динамике.

Взаимодействия между АЦП складываются на основе сходства и различия популяционного поведения видов, а также морфологических и эколого-физиологических свойств особей [30, 33]. Выше были рассмотрены параметры популяций и организмов, используя которые можно предвидеть соотношение видовых АЦП и смену доминантов в агроценозе по мере его формирования.

Поскольку продуктивность АЦП определяется, с одной стороны, мощностью особей и ее изменением в онтогенезе (с учетом вырывания), а с другой — уровнем плотности, можно представить продуктивность агроценоза как последовательную смену «волн» продуктивности, каждая из которых связана с развитием одного поколения семенных особей (или нескольких поколений вегетативно возникших). Если эти онтогенетические волны не совпадают по положению максимума на временной оси, то взаимодействия АЦП видов со сходными жизненными формами будут определяться прежде всего различиями между видами по темпам развития и продолжительности жизни, а смена их будет происходить в соответствии с принципами сукцессионного замещения. У видов с более быстрыми темпами развития и непродолжительным онтогенезом в условиях посева максимум участия в ценозе смещается на начальные этапы развития посева. Такие виды при отсутствии возобновления быстро выпадают из его состава (клевер луговой, райграс пастбищный). Чем короче продолжительность онтогенеза, тем быстрее происходит выпадение вида; чем благоприятнее условия развития и выше продуктивность АЦП, тем быстрее происходит этот процесс. Положение точек максимальной продуктивности АЦП на временной оси видоспецифично; длительность удержания ведущих позиций в ценозе зависит от продолжительности жизни и жизненной формы. Наиболее длительное время способны к доминированию долгоживущие дерновинные злаки (ежа сборная) и полицентрические виды (костер безостый, мятлик луговой, канареечник). Различия по продолжительности жизни и жизненной формы определяют возможность разделения экологических ниш во времени и пространстве.

Гораздо более сложным оказывается анализ результатов взаимодействий между видовыми АЦП, у которых волны онтогенетического развития совпадают (при сходстве жизненных форм). В этом случае для оценки взаимодействий будет иметь значение следующая совокупность свойств: экологическая амплитуда вида и ее соотношение со свойствами экотопа, тип питания (автотрофность или симбиотрофность), ритм развития и тип побегообразования, исходный уровень плотности, смертность, энергия семенного и вегетативного размножения, скорость роста организма. Различия по некоторым из этих признаков (ритм развития, тип питания, экологическая амплитуда) могут определять возможность частичного разделения экологических ниш между видами; чем больше различия между видами по этим признакам, тем более важную роль они играют в разделении ресурсов. Стимулирование с помощью удобрений роста побегов именно в период их максимального удлинения [36], а также включение в травосмеси видов с последовательной сменой однотипных фенофаз [12] позволяют повышать продуктивность и эффективность использования травостоя.

При значительном совпадении многих из указанных выше свойств популяций решающее значение для взаимодействий АЦП приобретают именно те из них, по которым отмечены наибольшие различия. Поэтому

при выяснении причин, определяющих роль вида в агроценозе, имеет смысл сопоставлять степень сходства и различия популяционных и биоморфологических свойств видов. Для взаимодействий важна не столько абсолютная оценка того или иного свойства видовой АЦП, сколько соотношение этих оценок у взаимодействующих видов. Так, при сходстве жизненной формы, продолжительности жизни и скорости нарастания фитомассы организма в онтогенезе формируются относительно стабильные по продуктивности травосмеси со слабым взаимным подавлением (например, тимopheевка и овсяница). Однако при сходстве жизненной формы решающую роль при взаимодействии может приобретать различие в скорости роста и развития и продолжительности жизни: доминирующее положение занимает вид, скорость роста которого в онтогенезе выше, а продолжительность жизни больше. Например, в смеси ежи и овсяницы при синхронном онтогенетическом развитии обостряются конкурентные отношения и доминирует первый вид в связи с более высокой и стабильной в разных условиях выживаемостью и мощностью особей [10]. При совместном развитии этих видов в травосмеси преобладание овсяницы возможно лишь на начальных этапах развития за счет более быстрых темпов роста [24].

Взаимодействия видов осуществляются на основе совместного использования экологической емкости местообитания. Изменение условий существования (полив, внесение удобрений) ведет к изменению емкости местообитания по одному или ряду факторов. АЦП реагируют специфически — путем изменения как мощности растений, так и их выживаемости. Например, сопоставление четырех видов по этим параметрам [4] показывает, что на участке с удобрениями мощность однолетних растений в смеси увеличивается по сравнению с неудобренным участком у ежи в 3—7 раз, тимopheевки в 2,5—3 раза, овсяницы в 1,8—3 раза, лисохвоста в 1,8 раза (или не меняется вовсе), одновременно происходит снижение плотности у ежи в 1,7—3 раза, тимopheевки в 2—2,5 раза, овсяницы в 1,7—3 раза, лисохвоста в 2,5—10 раз. В этом варианте условий соотношение видов при внесении удобрений сохранялось в тех же пропорциях, как и без удобрений, хотя продуктивность изменялась значительно. Именно резкие различия в скорости роста особей при сходстве жизненной формы приводят к обострению конкурентных взаимодействий. Поэтому формированием пространственной структуры, при которой (например, рядковый раздельный посев) возможно снижение напряженности взаимодействий, способствует повышению продуктивности агроценоза [20].

Развитие травосмесей, которое рассматривается как форма сукцессии, всегда сопровождается внедрением видов-аборигенов [4, 6, 22, 24]. Их появление и дальнейшее развитие подчиняются тем же закономерностям, какие характерны для культурных растений. Первый подъем продуктивности связан с наличием запаса семян и вегетативных диаспор в почве и слабой конкурентной мощностью культурных растений. В составе аборигенов преобладают однолетние монокарпики и виды с активным вегетативным размножением (корнеотпрысковые, длиннокорневищные). В процессе формирования сомкнутого фитогенного поля агроценоза происходит резкое снижение численности внедрившихся видов. Новый подъем продуктивности аборигенов связан с ослаблением фитогенного поля культурных видов в результате изреживания и старения особей. Чем более сомкнут и продуктивен агроценоз культурных видов, тем меньше его засоренность.

Использование культурными растениями экологической емкости местообитания регулируется на популяционном и ценотическом уровнях. Регуляция продуктивности на популяционном уровне происходит на основе закона константности конечного урожая за счет обратной отрицательной связи между плотностью и продуктивностью особей. Регуляция на ценотическом уровне осуществляется как на базе ком-

плементарных связей [17, 18], так и на основе конкурентных взаимодействий вследствие изменения тех же популяционных параметров. Можно заключить, что продуктивность агроценоза определяется соотношением организменных (онтогенетические кривые продуктивности, темпы развития, продолжительность жизни, жизненная форма) и популяционных (плотность, смертность, возрастная и размерная дифференциация) параметров. Выявление взаимосвязей этих параметров в разных условиях открывает возможности прогноза продуктивности агроценоза как системы.

При создании агроценозов и прогнозирования их продуктивности и устойчивости необходимо использовать следующие концепции современной фитоценологии и экологии.

1. Представление об индивидуальности стратегии видовых популяций, которая отражается в виде: а) эколого-физиологических свойств особей; б) морфологических свойств, т. е. жизненной формы; в) специфики популяционного поведения.

2. Гетерогенность ценопопуляций как основа их устойчивости.

3. Реализация ограниченных ресурсов среды (экологической емкости местообитания) в соответствии с экологической амплитудой видов на принципах дополнителности (дифференциации экологических ниш) и конкурентного взаимодействия при несовершенстве такой дифференциации.

Литература

1. Бологова В. Л. Функциональные и динамические аспекты макроморфологической структуры растительного организма на примере ежи сборной. Автореф. канд. дис. М., 1989.
2. Бологова В. Л., Григорьева Н. М. и др. Особенности развития особей и динамика ценопопуляций ежи сборной в искусственных ценозах. — В сб.: Динамика ценопопуляций растений. М.: Наука, 1985, с. 144—158.
3. Василевич В. И. Очерки теоретической фитоценологии. М.: Наука, 1983.
4. Василевич В. И. (ред.) Реакция суходольного луга на минеральные удобрения. Л.: Наука, 1987.
5. Воронцова Л. И., Заугольнова Л. Б. Мультивариантность развития особей в течение онтогенеза и ее значение в регуляции численности и состава ценопопуляций растений. — Журн. общ. биологии, 1978, т. 34, № 4, с. 555—562.
6. Дайнеко Н. М., Матвеев А. Р. Некоторые особенности динамики сеяных ценозов. — В сб.: Динамика ценопопуляций растений. М.: Наука, 1985, с. 126—144.
7. Диагнозы и ключи возрастных состояний луговых растений. Ч. I. Однодольные. Злаки. М., 1980.
8. Диагнозы и ключи возрастных состояний луговых растений. Ч. II. М., 1983.
9. Динамика ценопопуляций растений. М.: Наука, 1985.
10. Ермакова И. М., Жукова Л. А. Типы функционирования ежи сборной и овсяницы луговой в луговых агрофитоценозах. — В сб.: Динамика ценопопуляций растений. М.: Наука, 1985, с. 110—126.
11. Ермакова И. М., Сугоркина Н. С. Динамичность и устойчивость видов ценопопуляций на естественных лугах Калужской области. — В сб.: Динамика ценопопуляций растений. М.: Наука, 1985, с. 63—82.
12. Жезмер Н. В. Разнопоспевающие многоукосные травостои на суходолах лесной зоны. — В сб.: Эффективные приемы повышения продуктивности природных кормовых угодий по зонам страны. М., 1988, с. 52—61.
13. Жукова Л. А. Онтогенез и циклы воспроизведения растений. — Журн. общ. биологии, 1983, т. 44, № 3, с. 361—374.
14. Жукова Л. А. Динамика ценопопуляций луговых растений. Автореф. докт. дис. М., 1987.
15. Злобин Ю. А. Популяционный анализ в фитоценологии. Владивосток, 1984.
16. Козлов Л. Г., Елисеева Т. С., Ларионова Н. П. Состояние популяций сеяных трав и продуктивность луговых агроценозов при длительном их использовании. — В сб.: Популяционная экология растений. М.: Наука, 1987, с. 82—85.
17. Куркин К. А. Системное конструирование луговых травосмесей. — Бюл. МОИП. Отд. биол., 1983, т. 88, вып. 4, с. 3—14.
18. Куркин К. А. Системный подход к программированию продуктивности луговых биоценозов. — Вестн. с.-х. науки, 1983, № 10, с. 43—50.
19. Куркин К. А., Комахин П. И. Приемы интенсивного укосного использования пойменных лугов Нечерноземья. — В сб.: Эффективные приемы повышения про-

- дуктивности природных кормовых угодий по зонам страны. М., 1988, с. 73—83.
20. Кутузова А. А. Эффективные приемы повышения продуктивности природных кормовых угодий. — В сб.: Эффективные приемы повышения продуктивности природных кормовых угодий по зонам страны. М., 1988, с. 3—14.
 21. Левин Г. Г. Проблемы индивидуальности у растений. — Ботан. журн., 1961, т. 46, № 3, с. 432—447.
 22. Миркин Б. М. Антропогенная динамика растительности. — В кн.: Итоги науки и техники. Ботаника. М.: ВИНТИ, 1984, т. 5, с. 139—232.
 23. Миркин Б. М. Теоретические основы современной фитоценологии. М.: Наука, 1985.
 24. Миркин Б. М. (ред.) Опыт анализа сукцессий в травосмесях. Уфа, 1987.
 25. Миркин Б. М., Розенберг Г. С. Фитоценология. Принципы и методы. М.: Наука, 1978.
 26. Норин Б. Н. Некоторые вопросы теории фитоценологии. Ценотическая система, ценотические отношения, фитогенное поле. — Ботан. журн., 1987, т. 72, № 9, с. 1161—1174.
 27. Норин Б. Н. Ценоячейка, синусия, ценом, растительное сообщество — проблемные вопросы теории фитоценологии. — Ботан. журн., 1987, т. 72, № 10, с. 1297—1309.
 28. Норин Б. Н. Эдификатор, интегративная (комплексная) фитоценотическая система, агрегация, фитохора, растительность и растительный покров — дискуссионные вопросы теории фитоценологии. — Ботан. журн., 1987, т. 72, № 11, с. 1427—1435.
 29. Нухимовский Е. Л. О соотношении понятия «партикуляция» и «вегетативное разноможение». — Бюл. МОИП. Отд. биол., 1973, т. 78, вып. 5, с. 107—120.
 30. Работнов Т. А. Экология луговых трав. М.: Изд-во МГУ, 1985.
 31. Работнов Т. А. О структурных элементах фитоценозов и фитоценологических популяциях. — Бюл. МОИП. Отд. биол., 1985, т. 90, № 1, с. 103—107.
 32. Сабинин Д. А. Физиология развития растений. М.: Изд-во АН СССР, 1963.
 33. Серебрякова Т. И. Морфогенез побегов и эволюция жизненных форм злаков. М.: Наука, 1971.
 34. Смелов С. П. Теоретические основы луговодства. М.: Колос, 1966.
 35. Смирнова О. В., Попадюк Р. В., Чистякова А. А. Популяционные методы определения минимальной площади лесного ценоза. — Ботан. журн., 1988, т. 73, № 10, с. 1423—1433.
 36. Спасов В. П., Корнышев Д. С. Перспективные приемы повышения продуктивности сенокосов и пастбищ в северо-западном Нечерноземье. — В сб.: Эффективные приемы повышения продуктивности природных кормовых угодий по зонам страны. М., 1988, с. 201—209.
 37. Сукачев В. Н. К вопросу о борьбе за существование между биотипами одного и того же вида. — В сб.: Памяти академика Бородина. Л.: Изд-во АН СССР, 1927, с. 195—219.
 38. Уиттекер Р. Сообщества и экосистемы. М.: Прогресс, 1980.
 39. Уранов А. А. Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов. — Биол. науки, 1975, № 2, с. 7—34.
 40. Уранов А. А. Вопросы изучения структуры фитоценозов и видовых ценопопуляций. — В сб.: Ценопопуляции растений (развитие и взаимоотношения). М.: Наука, 1977, с. 8—20.
 41. Ценопопуляции растений (основные понятия и структура). М.: Наука, 1976.
 42. Ценопопуляции растений (развитие и взаимоотношения). М.: Наука, 1977.
 43. Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии). М.: Наука, 1988.
 44. Шафранова Л. М. О метамерности и метамерах у растений. — Журн. общ. биологии, 1980, т. 41, вып. 3, с. 437—447.
 45. Cook R. E. Clonal plant populations. — Amer. Sci., 1983, v. 71, p. 244—253.
 46. Gatsuk L. E., Shafranov L. M. Plant as space-time metamer (modular) system. — In: Growth and Form of Modular Organism. Discus. Meet. Royal Soc. Post. Abstracts. London, 1985, p. 7.
 47. Harper J. L. Population Biology of Plants. L., N. Y.: Acad. Press, 1977.
 48. Perkins D. E. Ecology of *Nardus stricta* L. 1. Annual growth in relation to tiller phenology. — Journ. Ecol., 1968, v. 56, p. 633—646.
 49. Silvertown J. W. Introduction to Plant Ecology. L., N. Y., 1982.
 50. White J. The plant as a metapopulation. — Ann. Rev. Ecol. Syst., 1979, v. 10, p. 109—145.
 51. White J. (ed.). The Population Structure of Vegetation. Dodrecht, Boston, Lancaster 1985.