

6 кн 10/12

А К А Д Е М И Я Н А У К С С С Р

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ СССР

ТОМ XXX

4

НАУЧНАЯ БИБЛИОТЕКА
ПОКАЗАТЕЛЬНОГО КОЛЛЕКЦИОННОГО
ЗАПОВЕДНИКА
28.11.45

ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР

МОСКВА

1945

ЛЕНИНГРАД

Т. А. Работнов

БИОЛОГИЧЕСКИЕ НАБЛЮДЕНИЯ НА СУБАЛЬПИЙСКИХ ЛУГАХ СЕВЕРНОГО КAVKAZA

(Получено 4. III. 1944)

Виды, слагающие луговые ценозы, представлены популяциями особей, различных по возрасту (от всходов до старых растений) и по жизненному состоянию (от нормально развитых до угнетенных в различной степени). Отдельные особи сильно отличаются друг от друга по своей мощности, по конкурентной способности, по реакции на внешние условия и деятельность человека. Так например, при ознакомлении с составом популяции *Anemone fasciculata* L. на остепненном субальпийском лугу установлено, что число листьев у отдельных особей этого вида варьировало от 1 до 11, вес надземных органов в сухом состоянии — от 20 мг до 5130 мг и т. д. Лишь 77 особей из 136 (т. е. 57%) отросли после срезания, причем по отавности они также сильно отличались друг от друга¹. Ясно, что роль отдельных особей в жизни ценоза, а также их хозяйственное значение не равноценны. Изучение состава популяций² луговых растений имеет поэтому большое научное и прикладное значение.

В жизни цветковых многолетних травянистых поликарпиков, составляющих, как правило, основу луговых ценозов, можно различать следующие периоды:

1. Покоящееся состояние — семена (плоды), вегетативные зачатки.
2. Период догенеративной вегетации (виргинильный) — от прорастания до приобретения способности цвести и давать плоды.
3. Период генеративного размножения.
4. Период послегенеративной вегетации (сенильный период), когда растения вследствие старости теряют способность к генеративному размножению.

Виргинильные растения представляют собой сборную по возрасту и жизненному состоянию группу особей. Сюда входят всходы; молодые большей частью угнетенные растения с листьями, отличающимися по форме и размерам от листьев взрослого типа (ювенильные растения в смысле Богдановской [3]); растения с листьями взрослого типа, различные по возрасту и угнетенности; наиболее угнетенные особи, временно не давшие надземных побегов, находящиеся в покоящемся состоянии в виде корневищ и других подземных органов. Часть виргинильных растений периодически приобретает способность к генеративному размножению и переходит в следующую группу. Часть растений ежегодно отмирает, не достигнув генеративной фазы, причем возраст особей, находящихся в виргинильном состоянии, повидимому, может быть очень зна-

¹ Излагаемый в настоящей статье фактический материал собран на лугах нижнесубальпийского пояса (1000—2100 м), на урочище Шит-жет-мес на границе Кабарды и Карачая, в 25 км к югу от Кисловодска.

² Здесь и ниже под популяцией мы понимаем совокупность особей какого-либо вида, произрастающих в определенном ценозе. В задачи изучения состава популяции входит определение численности групп особей, отличных по возрасту и жизненному состоянию.

чительным. По данным Линкола (Linkola [5]), наиболее обычные на наших материковых лугах травы (манжетка, гравилат речной, черноголовка, лютики и пр.) в естественных условиях зацветают не ранее чем на 3—8-й год. Некоторые же травы, например *Veratrum Lobelianum* Bernh., впервые зацветают лишь в возрасте 15—30 лет.

Растения следующей группы также могут находиться в ценозах в различных состояниях, а именно: в генеративной фазе, в вегетативной фазе, в покоящемся состоянии в виде подземных органов. Длительность этого периода жизни у многолетних луговых растений не изучена. Не изучена также способность отдельных видов ежегодно цвести и давать плоды. Известны растения, которые, достигнув способности цвести и плодоносить, цветут и плодоносят не ежегодно, а периодически. Пример этой группы растений — *Veratrum Lobelianum* Bernh. Периодичность в цветении обусловлена биологическими свойствами вида, а также условиями произрастания. При мало благоприятных условиях произрастания многие растения не могут цвести ежегодно, а цветут с более или менее длительными перерывами.

Периодичность в цветении, повидимому, широко распространенное явление, мало заметное лишь потому, что периоды «отдыха» у отдельных особей одного и того же вида не совпадают по годам и каждый год в определенном месте цветет известное число особей.

О широком распространении перерыва в цветении говорят наши наблюдения в 1943 г. на влажном злаково-разнотравном субальпийском лугу. Здесь у многих особей [*Eleutherospermum cicutarium* (M. B.) Boiss., *Trollius caucasicus* Stev., *Pedicularis Sibthorpii* Boiss., *Pyrethrum roseum* M. B., *Inula glandulosa* W., *Anemone fasciculata* L. и др.], которые цвели в 1942 г., в 1943 г. не наблюдалось образования генеративных побегов и, наоборот, в 1943 г. зацвели многие особи, не цветшие в 1942 г. В другом месте из 50 просмотренных особей *Anemone fasciculata* L., развивших в 1943 г. генеративные побеги, 16 (что составляет 32%) не цвели в 1942 г. Учитывая длительность жизни ветреницы, трудно предположить, чтобы столь большой процент особей в 1943 г. перешел из виргинильного состояния в генеративное. Более вероятно, что часть особей ветреницы, ранее цветших и дававших плоды, в 1942 г. не дала генеративных побегов и вновь дала их в 1943 г.

Постгенеративный (сенильный) период жизни многолетних травянистых растений наименее изучен. Возможно даже, что в природных условиях особи многих видов отмирают ранее наступления старческого возраста, связанного с потерей способности к генеративному размножению. Этот период, как правило, отсутствует у монокарпиков. Имеются, однако, растения, у которых период постгенеративной вегетации хорошо выражен. На это, повидимому, указывают данные Веленовского (Velenovsky [6]) о том, что некоторые растения (*Plantago major*, *Lithospermum officinale*) после цветения вегетируют лишь в угнетенном состоянии. Часть особей, достигших старческого состояния, может временно находиться в покоящемся состоянии в виде подземных органов.

Таким образом, в состав популяций отдельных видов семенных растений в ценозах входят: 1) жизнеспособные семена в почве и на ее поверхности; 2) всходы; 3) молодые растения с ювенильными листьями (отличными по форме и размерам от листьев взрослого типа); 4) растения с листьями взрослого типа, находящиеся в вегетативном состоянии (эта группа составлена из виргинильных растений, из половозрелых растений, не развившихся в данный год генеративных побегов, из особей, потерявших способность к генеративному размножению); 5) растения, находящиеся в генеративной фазе; 6) угнетенные растения, временно утратившие способность развивать надземные побеги, находящиеся в покоящемся состоянии.

Соотношение отдельных групп, слагающих популяции, зависит как от биологических свойств видов и возрастного состава, так и от условий произрастания, в том числе от условий, создаваемых совместно произрастающими растениями.

Изучение состава популяций видов, слагающих ценозы, имеет большое значение для более углубленного познания ценозов, особенно при изучении смен (сукцессий) растительности. Изучение состава популяций в полном объеме представляет сложную и трудоемкую работу и выполняется лишь при стационарных работах. Не представляет, однако, большого труда и вполне выполнимо, даже при маршрутных исследованиях луговой растительности, определение численности особей, находящихся в вегетативной и генеративной фазах, а для некоторых видов, кроме того, числа особей с листьями ювенильного типа. В пределах каждого ценоза жизненное состояние и соотношение между особями, находящимися в генеративной и вегетативной фазах, у отдельных видов весьма различны. Примером этому могут служить данные, приведенные в табл. 1 (см. также данные Алехина [1], стр. 110, [2] стр. 161 для Стрелецкой степи).

ТАБЛИЦА 1

Число особей отдельных видов, находящихся в генеративном и вегетативном состоянии, на влажном злаково-разнотравном субальпийском лугу

Название растения	Площадь учета в м ²	Проективное обилие в %	Всего экземпляров	В том числе		В %	
				генеративных	вегетативных	генеративных	вегетативных
<i>Anemone fasciculata</i> L.	100	6.5	299	95	204	31.7	68.3
<i>Crepis sibirica</i> L.	100	5.0	528	55	473	10.4	89.6
<i>Betonica grandiflora</i> W.	100	4.0	382	10	372	2.7	97.3
<i>Cephalaria gigantea</i> (Ledeb.) E. Bobr.	100	1.5	184	9	175	4.8	95.2
<i>Macrotomia echioides</i> (L.) Boiss.	100	0.4	101	5	96	5.0	95.0
<i>Veronica gentianoides</i> Vahl.	100	2.0	282	10	272	3.5	96.5
<i>Inula glandulosa</i> W.	100	4.0	1923	17	1906	0.9	99.1
<i>Heracleum pubescens</i> M. B.	100	6.0	332	10	322	3.0	92.0
<i>Eleutherospermum cicutarium</i> (M. B.) Boiss.	58	3.0	467	115	352	24.6	75.4
<i>Ranunculus caucasicus</i> M. B.	30	1.5	162	62	100	38.3	61.7
<i>Geranium silvaticum</i> L.	30	2.0	202	15	187	7.5	92.5
<i>Trollius caucasicus</i> Stev.	30	1.5	152	12	140	7.2	92.2
<i>Tragopogon reticulatus</i> Boiss. et Huet.	28	5.0	1159	147	1112	4.2	95.8
<i>Onobrychis Biebersteinii</i> G. Sir.	38	1.0	180	61	119	33.9	66.1
<i>Pedicularis condensata</i> M. B.	30	0.3	79	9	70	11.4	88.6
<i>Pedicularis Sibthorpii</i> Boiss.	30	0.2	63	10	53	16.0	84.0
<i>Pyrethrum roseum</i> M. B.	28	2.5	218	76	142	35.0	65.0
<i>Trifolium pratense</i> L.	30	0.5	300	66	234	22.0	78.0
<i>Chaerophyllum aureum</i> L.	40	1.5	481	101	370	21.0	79.0

Данные, приведенные в табл. 1, относятся к влажному злаково-разнотравному субальпийскому лугу (северный склон, абс. высота 1950 м), где в травостое из злаков преобладает *Bromus variegatus* M. B., а из разнотравья *Veratrum Lobelianum* Bernh., *Anemone fasciculata* L., *Heracleum pubescens* M. B., *Crepis sibirica* L., *Betonica grandiflora* W., *Tragopogon reticulatus* Boiss. et Huet., *Inula glandulosa* W.

Растения, изученные здесь в отношении состава популяций, можно разбить на две группы: 1) травы, не обладающие способностью к вегетативному размножению или обладающие ею в ограниченной степени, 2) травы, обладающие хорошо выраженной способностью к вегетативному размножению.

К первой группе относятся: *Anemone fasciculata* L., *Macrotomia echioides* (L.) Boiss., *Ranunculus caucasicus* M. B., *Geranium silvaticum* L.,

Trollius caucasicus Stev., *Onobrychis Biebersteinii* G. Sir., *Pedicularis condensata* M. B., *P. Sibthorpii* Boiss., *Pyrethrum roseum* M. B., *Trifolium pratense* L. Ко второй группе относятся: *Crepis sibirica* L., *Betonica grandiflora* W., *Cephalaria gigantea* (Ledeb.) E. Bobr., *Inula glandulosa* W.

Для первой группы приведены данные, характеризующие действительное соотношение между генеративными и вегетативными особями. Для второй группы, не прибегая к раскопкам, нельзя определить действительное количество особей, так как часть расположенных отдельно кустов связана друг с другом подземными побегами и количество обособленных особей в действительности меньше, чем получено при подсчете. Этим отчасти объясняется небольшой процент особей, находящихся в генеративном состоянии, у растений этой группы.

Различия в составе популяций для однородных в смысле характера размножения групп все же велики. Так, в группе растений, не обладающих способностью размножаться вегетативно, наряду с растениями, имеющими более 30% особей в генеративном состоянии (*Anemone fasciculata* L.—31.7%, *Ranunculus caucasicus* M. B.—38.3%, *Onobrychis Biebersteinii* G. Sir.—33.9%, *Pyrethrum roseum* M. B.—35%), находятся виды с весьма небольшим относительным числом особей, имеющих генеративные побеги (*Macrotomia echioides* (L.) Boiss.—5.0%, *Geranium silvaticum* L.—7.5%).

О том, что состав популяций сильно меняется от ценоза к ценозу дают представление данные о соотношении особей, находящихся в генеративной и вегетативной фазах, у *Anemone fasciculata* L. в различных ценозах (табл. 2).

ТАБЛИЦА 2

Состав популяций у *Anemone fasciculata* L. в различных ценозах

Характеристика ценозов	Площадь участка в м ²	Проективное обилие вегетивных особей	Средняя проекция 1 экз. в см ²	Общее число особей	В том числе			В %		
					в генеративной фазе	в вегетативной фазе	с ювенильными листьями	в генеративной фазе	в вегетативной фазе	с ювенильными листьями
1. Остепненный субальпийский луг на южном склоне	20	3.6	60	117	25	66	26	21.4	56.4	22.4
2. Злаково-разнотравный субальпийский луг на северном склоне	15	8.2	80	160	42	80	38	26.2	50.0	23.8
3. Злаково-разнотравный луг с чемерицей	100	6.5	220	299	95	154	50	31.7	51.3	17.0
4. Луг с преобладанием <i>Festuca varia</i> Haenke	15	5.0	80	84	18	64	2	21.4	76.2	2.4
5. «Высокотравье»	10	25.0	420	59	46	13	—	17.9	22.1	—
6. Злаково-разнотравный замшелый луг на плоской вершине	—	3.0	120	118	44	57	17	37.9	48.3	14.4

Пояснение к таблице

Характеристика ценозов:

1. Юго-восточный склон 25°. Травостой без выраженного преобладающего растения. Характерно преобладание осоковозлаковой группы. Наиболее обильны *Carex humilis* Leyss. и *Bromus variegatus* M. B. Менее обильны *Festuca sulcata* Hack., *Koeleria caucasica* Domin. Из прочих: *Betonica grandiflora* W., *Ranunculus oreophilus* M. B., *Psephellus Troitzkii* D. Socn., *Serratula radiata* M. B., *Onobrychis Biebersteinii* G. Sir.

2. Северо-восточный склон 17°. Довольно сомкнутые (60—70%) травостой без наличия преобладающего растения. Преобладает разнотравная группа. Наиболее обильны из злаков *Bromus variegatus* M. B., из разнотравья — *Anemone fasciculata* L., *Crepis sibirica* L., *Inula glandulosa* M. B., *Cephalaria gigantea* (Led.) E. Bobr., *Primula Ruprechtii* Kuzn., *Astrantia Biebersteinii* Trautv., *Heracleum pubescens* M. B.

3. Более влажный вариант злаково-разнотравного луга на северном склоне. Характерно обильное присутствие *Veratrum Lobelianum* Bernh. (состав см. табл. 1).

4. Юго-восточный крутой (30°) склон. Преобладание *Festuca varia* Haenke.

5. Распадок на южном защищенном склоне. Растительность типа высокотравья: *Heraclium pubescens* + *Cephalaria gigantea* — *Anemone fasciculata* — *Brachypodium pinnatum*.

6. Не защищенная от ветров плоская вершина (2100 м). Разреженные (полнота 30—40%) травостой. Наиболее обильны из злаков *Festuca varia* Haenke, *Bromus variegatus* M. B.; из разнотравья *Centaurea Fischeri* W., *Betonica grandiflora* W., *Plantago saxatilis* M. B.; хорошо выражен моховой покров из *Pleurozium Schreberi* Mitt., *Rhytidium rugosum* Kindb.

Особь, имеющие генеративные побеги, у *Anemone fasciculata* L. составляют в изученных ценозах от 20 до 80% от общего числа. Участие в составе популяций ювенильных растений варьировало от 0 до 24%.

В сильнейшей степени состав популяций изменяется под влиянием искусственного изменения среды в результате деятельности человека.

Красный клевер в опыте с удобрениями на делянках, получавших в течение трех лет фосфаты, был представлен пышно развитыми на 78.5% в генеративном состоянии особями, в то время как на делянках, не получивших удобрений, особи, имеющие генеративные побеги, составляли всего 12% от общего числа. То же отмечено и для других растений.

Большие изменения происходят в составе популяций под влиянием распашки (табл. 3).

ТАБЛИЦА 3

Изменение состава популяций под влиянием распашки луга

Название растения	Залежь (4-летняя)					Л у г				
	Общее количество особей на 50 м ²	генеративные		вегетативные		Общее число особей на 50 м ²	генеративные		вегетативные	
		число	%	число	%		число	%	число	%
<i>Veronica gentianoides</i> Vahl . .	491	272	55.2	219	44.8	251	16	6.6	235	93.4
<i>Betonica grandiflora</i> W. . . .	57	45	79.0	12	21.0	540	60	13.9	480	86.1
<i>Inula glandulosa</i> W.	38	36	84.7	2	5.3	335	12	5.0	223	95.0

На замшелом лугу (см. примечание 6 к табл. 2), перепаханном в 1939 г. и оставленном под залежь, наблюдается огромное различие для ряда видов в составе их популяций в сторону увеличения числа генеративных особей на залежи.

Несомненно большое влияние на состав популяций оказывает выпас скота. Об этом можно судить по данным, полученным для *Anemone fasciculata* L. в опыте по изучению влияния различных форм использования, заложенном в 1941 г. на влажном злаково-разнотравном субальпийском лугу. В числе вариантов опыта была имитация выпаса (травя скашивалась по мере достижения ею 25—30 см высоты, всего в 1941 г. было проведено три скашивания). При подсчете кустов ветреницы в 1942 г. на трансектах площадью 25 м² (50 × 0.5 м) получены следующие результаты (табл. 4).

Под влиянием частого скашивания у отрицательно реагирующей на выпас *Anemone fasciculata* L. произошли следующие изменения: 1) сократилось число кустов, 2) резко сократилось абсолютное и относительное число особей в генеративной фазе, 3) судя по числу листьев и высоте, снизилась мощность отдельных кустов.

ТАБЛИЦА 4
Влияние частых скашиваний на состав популяций
Anemone fasciculata L.

Вариант опыта	Число особей на 25 м ²	В том числе		В %		Вегетативная фаза		Генеративная фаза	
		генеративных	вегетативных	генеративных	вегетативных	среднее число листьев в кусте	средняя высота куста в см	среднее число листьев в кусте	средняя высота куста в см
Имитация выпаса	93	4	89	4.3	95.7	4	17	5	23
Однократное скашивание в нормальный срок	149	54	95	36.2	63.8	5	21	6	25

Таким образом, данные, приведенные выше, показывают, что состав популяций отдельных видов не является одинаковым, а в сильной степени варьирует от ценоза к ценозу в связи с изменением условий произрастания, обусловленных как естественными причинами, так и деятельностью человека.

Под условиями произрастания, конечно, следует понимать не просто обеспеченность данного местообитания влагой, питательными веществами и пр., а ту среду, которая создается для данного вида под влиянием совместного произрастания с другими растениями. Внесение, например, удобрений в одном опыте не изменило в сколько-нибудь заметной степени соотношения между особями, находящимися в генеративном и в вегетативном состояниях, у *Veronica gentianoides* Vahl, *Betonica grandiflora* W., *Inula glandulosa* W., в то время как распахка, которая нарушила естественный растительный покров и создала условия значительного ослабления конкуренции, привела к весьма значительному увеличению процента участия генеративных кустов (см. табл. 3).

Следует, однако, отметить, что состав популяций для девясила и буквицы на залежи не является нормальным, так как после перепашки выжила лишь часть более жизнеспособных особей, а образование новых особей, по видимому, отсутствовало. Это видно из сопоставления численности особей на лугу и на залежи. Численность особей буквицы и девясила после распахки значительно сократилась. Иное наблюдается у *Veronica gentianoides* Vahl., характеризующейся высокой семенной продуктивностью и в отсутствии конкуренции легко размножающейся семенами. Количество особей вероники на залежи значительно выше, нежели на лугу. Преобладание на залежи особей, находящихся в генеративной фазе, не обусловлено, однако, тем, что они лучше сохранились, нежели вегетативные особи, при перепашке. Это видно из сопоставления численности генеративных особей на лугу и на залежи. Количество их у вероники и у девясила на залежи сильно возросло. Ясно, что это явление в первую очередь связано с отсутствием здесь сомкнутого растительного покрова и слабым выявлением вследствие этого конкуренции с другими растениями. На значение ослабления конкуренции для перехода из вегетативной фазы в генеративную указывают также наблюдения на злаково-разнотравных субальпийских лугах над тем, что значительная часть генеративных особей у *Veronica gentianoides* Vahl., *Inula glandulosa* W. и др. приурочена к местам с нарушенным дерновым покровом (главным образом к кротовинам и к их периферии).

Соотношение между числом особей, находящихся в генеративной

и в вегетационной фазах, повидимому, для большей части видов луговых растений хорошо отражает жизненное состояние вида в данных условиях¹. Лучшее относительное число генеративных особей характеризует лучшие условия для его произрастания, большую его жизнеспособность. Соотношение между генеративными и вегетативными особями поэтому может служить мерой благоприятности условий произрастания для многих видов, показателем их жизненного состояния. Конечно, жизненное состояние растений характеризуется не только соотношением особей, находящихся в генеративном и вегетативном состояниях, но и мощностью их развития, а также семенной продуктивностью, причем мощность развития отдельных особей характеризуется числом побегов в кусте и их величиной.

Интересно выяснить, существует ли корреляция между этими показателями жизненного состояния.

В табл. 5 приведены данные по семенной продуктивности *Anemone fasciculata* L. для тех же ценозов, для которых определен состав ее популяций.

При сопоставлении их с данными, приведенными в табл. 2 о составе популяций, видно, что полной корреляции между обилием генеративных особей и семенной продуктивностью нет. Это вполне понятно, так как способность давать генеративные побеги и семенная продуктивность определяются не вполне одними и теми же факторами. Из изученных ценозов в «высокотравье», где ветреница имеет наибольшее относительное число генеративных особей, семенная продуктивность ее особенно высока. На остепненном лугу и на лугу с преобладанием *Festuca varia* Haenke, где относительное число генеративных особей у ветреницы меньше, нежели в других ценозах, семенная продуктивность минимальная. На влажном злаково-разнотравном лугу с чемерицей, где по числу генеративных особей (31.7%) ветреница занимает промежуточное положение между вышеперечисленными ценозами, семенная продуктивность (51.5 семян на особь) достигает средних размеров. В остальных ценозах (замшелый луг, злаково-разнотравный луг) такой зависимости нет. На замшелом лугу ветреница имеет относительно высокий процент особей в генеративном состоянии, семенная же продуктивность здесь не высока (27.9 семян на особь).

Семенная продуктивность особи зависит: 1) от количества цветков, развиваемых ею, 2) от числа цветков, давших плоды (плодоцветение)², 3) от числа семян в образовавшихся плодах. По данным, приведенным в табл. 5, можно судить, что ветреница здесь обильно цветет и дает значительное количество семян на один плод. Низкая семенная продуктивность ветреницы обусловлена здесь низким процентом плодоцветения. Последнее же зависит не столько от жизненного состояния растений, сколько от условий опыления цветков в период массового цветения, от градобоя и пр., что тесно связано с метеорологическими условиями. Массовое цветение ветреницы в различных местообитаниях проходило в различное время при отличных метеорологических условиях. Этим в значительной степени объясняются большие различия в плодоцветении ветреницы в различных местах. Характерно почти полное совпадение в проценте плодоцветения ветреницы на злаково-разнотравном и злаково-разнотравном с чемерицей лугах. Оба участка расположены в непосредственной близости (на расстоянии не более 100 м) на склоне той же высоты и экспозиции и отличаются друг от друга лишь интенсивностью увлажнения. Несмотря на сходство в

¹ В ряде случаев условия, благоприятные для генеративного развития, не совпадают с таковыми для развития вегетативных органов, и жизненное состояние, следуя Раменскому [4], нужно характеризовать двумя показателями соответственно характеру развития генеративных и вегетативных органов.

² Термин Л. Г. Раменского.

ТАБЛИЦА 5
Семенная продуктивность *Anemone fasciculata* L. в различных ценозах

ХАРАКТЕРИСТИКА ЦЕНОЗОВ	Число изучен- ных экземпля- ров	Число осо- бей, имеющих по 3 генера- тивных побе- га	То же в % от общего числа генеративных побегов	Число особей, имеющих по 2 генератив- ных побега	То же в % от общего числа генеративных побегов	Число особей, имеющих 1 ге- неративный побег	То же в %	Число цвет- ков на 1 экз.	Число цвет- ков на 1 со- цветие	Число семян на 1 экз.	Число семян на 1 соцветие	Число семян на 1 цветонок	Число семян на 1 плод	% плодоцве- тения
1. Южный склон. Остепненный луг	175	—	—	9	5.0	166	95.0	4.3	4.1	14.5	13.9	3.4	5.6	60.2
2. Северный склон. Злаково- разнотравный луг	103	—	—	15	14.5	88	85.5	5.4	4.7	33.5	29.3	6.2	7.7	81.4
3. Северный склон. Злаково- разнотравный луг с чемерицей . .	99	—	—	13	13.2	86	86.8	5.7	4.9	51.5	45.5	9.1	10.7	84.9
4. Крутой южный склон. <i>Festucetum variae</i>	121	—	—	20	16.5	101	83.5	6.9	5.1	23.2	20.0	3.9	6.0	65.3
5. «Высокотравье»	93	17	18.3	34	36.5	42	45.2	11.5	6.2	132.7	75.2	12.0	12.7	94.8
6. Замшелый луг	104	3	3.0	32	30.7	69	66.3	7.1	5.2	27.9	20.4	3.9	8.7	49.0

проценте плодоцветения, семенная продуктивность ветреницы на этих участках довольно существенно отличается друг от друга. Из данных табл. 2 и 5 следует, что наиболее ясная корреляция существует между относительным числом генеративных особей и средним числом семян в плоде. И то и другое, повидимому, тесно связано с жизненным состоянием растения в данных условиях.

Для более полного суждения о корреляциях между составом популяций и семенной продуктивностью необходимы, повидимому, многолетние наблюдения, так как семенная продуктивность варьирует по годам.

Не существует также прямой корреляции между составом популяций и средней мощностью особей. Как правило, наибольшей мощности растения достигают в ценозах, где они имеют максимальное относительное число генеративных особей. Но нередко при возрастании мощности особей наблюдается изменение состава популяции не в сторону увеличения, а в сторону уменьшения генеративных особей. Это отмечено, например, в опыте Рупрехта с удобрениями для первоцвета. Внесение удобрений, в особенности NPK, повело к усилению мощности вегетативных органов первоцвета и к одновременному снижению процента генеративных особей. То же отмечается для *Betonica grandiflora* W. при сравнении состава ее популяций на злаково-разнотравном лугу с чемерицей (табл. 1) с составом популяций на замшелом лугу (табл. 3). На замшелом лугу большое число особей находится в генеративном состоянии (это отмечается также и для *Veronica gentianoides* Vahl., *Inula glandulosa* W.). В то же время на злаково-разнотравном лугу как генеративные, так и вегетативные побеги буквицы были более мощно развиты. Температурный режим, условия увлажнения и обеспеченность питательными веществами на злаково-разнотравном лугу с чемерицей более благоприятны. Задернение же, а следовательно и конкуренция между растениями значительно выше, чем на замшелом лугу. Буквица в условиях замшелого луга не в состоянии давать большую вегетативную массу, но благодаря относительно слабо выраженной конкуренции с другими растениями дает большее относительное число генеративных особей, так же как *Veronica gentianoides* Vahl., *Inula glandulosa* W., а возможно и другие виды. Повидимому, соотношение генеративных и вегетативных особей может характеризовать напряженность конкурентных отношений в ценозах.

Приведенные факты указывают на сложность зависимости между отдельными показателями жизненного состояния растений при произрастании их в ценозах.

Выше приводились для отдельных ценозов данные о численности особей, находящихся в генеративном и вегетативном состояниях. Соотношение между этими группами особей не менее характерно для видов, слагающих ценозы, чем их обилие. Установление его углубляет наши знания о ценозах. В еще большей степени это возможно при более полном изучении популяций, поскольку при этом можно установить историю участия, отдельных видов в ценозах и на этой основе правильно понять их. Теоретически можно различать следующие типы популяций:

1. Популяции инвазионного типа. Растение находится в процессе обоснования (приживания) и не завершает в ценозе полного цикла своего развития.

1) Растение встречается лишь в виде всходов, возникших из семян, занесенных извне (всходы погибают в силу неблагоприятных для развития данного вида условий).

2) Растение встречается лишь в виде всходов и в виде взрослых особей, находящихся в вегетативном состоянии (возобновление за счет заносных семян).

а) Переход в генеративную фазу не возможен вследствие неблагоприятных условий.

б) Переход в генеративную фазу не произошел по причине краткосрочности периода инвазии.

II. Популяции нормального типа. Растение полностью заканчивает в ценозе свой жизненный цикл от прорастания до образования семян.

1) Растение находится в оптимальных для генеративного размножения условиях произрастания. Состав популяции характеризуется большим числом генеративных особей.

2) Растение находится в средних условиях произрастания. Состав популяции характеризуется средним числом генеративных особей.

3) Растение находится в мало благоприятных условиях произрастания — малое число генеративных особей.

III. Популяции регрессивного типа (генеративное возобновление растения прекращено).

1) Растение цветет и дает семена, но появляющиеся проростки гибнут, что ведет к отсутствию в ценозе подроста¹.

2) Растение утратило способность цвести и встречается лишь в вегетативной фазе (возможно подразделение по выраженности вегетативного размножения).

3) Растение встречается лишь в виде подземных покоящихся органов или в виде жизнеспособных семян.

На основании приведенных выше материалов можно сделать следующие выводы:

1. Виды, слагающие ценозы, представлены популяцией особей, различных по возрасту, жизненному состоянию, урожайности, реакции на воздействие человека и пр.

2. Виды, слагающие тот или иной ценоз, сильно отличаются друг от друга по составу популяций, в том числе по соотношению между особями, находящимися в генеративном и в вегетативном состояниях.

3. Состав популяций отдельных видов, в том числе и соотношение между особями, находящимися в генеративном и в вегетативном состояниях, сильно варьирует от ценоза к ценозу и в сильнейшей степени зависит от характера культурного воздействия (выпас, внесение удобрений и пр.).

4. Состав популяций, в том числе и соотношение между генеративными и вегетативными особями, может считаться таким же характерным признаком ассоциации, как флористический состав и обилие видов.

5. Соотношение между генеративными и вегетативными особями может служить объективным показателем жизненного состояния вида.

ЛИТЕРАТУРА

- [1] Алехин В. В., География растений, Москва, 1938.— [2] Алехин В. В. Проблема фитоценоза и некоторые новые фактические данные, Ученые записки Московского гос. ун-та, вып. 4, 1935.— [3] Богдановская И. Д., К вопросу о семенном возобновлении в луговых сообществах, Записки Ленинградского с.-л. ин-та, т. III, 1926.— [4] Раменский Л. Г., Введение в комплексное почвенно-геоботаническое исследование земель, Москва, 1938.— [5] Linkola K., Ueber die Dauer und Jahresklassen-Verhältnisse des Jugendstadiums bei einigen Wiesenständen. Acta forestalia fennica, 1935.— [6] Velenovsky Jos., Vergleichende Morphologie der Pflanzen, II Teil, Prag, 1907.

Институт кормов
Москва

¹ Возможен вариант, когда растение цветет, но не дает семян.

T. A. Rabotnov

BIOLOGIC OBSERVATIONS ON SUBALPINE MEADOWS
OF NORTHERN CAUCASUS

Summary

1. The species composing coenoses are represented by populations consisting of individuals differing in their age, condition, yielding capacity, response to human activity etc.

2. The composition of plant populations includes: a) Individuals which are in their primary quiescent state (seeds, fruits, vegetative embryos); b) Individuals which are in their virginile state (in the life period from germination of the seeds to sexual maturity); these include sprouts, juvenile plants, individuals which already resemble adult plants but have not reached sexual maturity, c) Mature individuals (both those which have developed generative off-shoots during the season of observation and those remaining provisionally in the vegetative state); d) Individuals in a senile state (i. e. those which have lost their capacity of generative proliferation).

A part of the most depressed adult individuals may be temporarily unable to produce overground growth and remain in a quiescent state in the shape of underground organs.

3. The species composing a coenose differ greatly from one another in the composition of their respective populations, particularly in respect of their ratio of individuals in the generative state to those in the vegetative state.

4. The composition of the population of individual species, including the ratio of individuals in the generative state to those in the vegetative one, varies greatly from one coenose to another and depends to a high degree on the character of cultivation measures (grazing, manuring etc.).

5. The composition of populations, including the ratio of generative and vegetative individuals may be regarded as a no less typical characteristic of an association as its floristic composition and the abundance of species composing it.

6. The ratio of generative individuals to the vegetative ones may be used as an objective index of the life condition of the species.

7. The seed productivity of meadow plants varies greatly from coenose in accordance with the changes in the life condition of the plants.

8. The seed productivity of the plants depends not only on their life condition but also on the conditions of their vegetation (chiefly on the meteorologic ones) during the preceding year and on the subsequent ripening of the fruits. Judging by our observations on *Anemone fasciculata* L. the annual variations in the seed productivity are determined mainly by the differences in the percentage of fruitful florescence (p. c. of flowers producing fruits).