

МИНИСТЕРСТВО ПРОСВЕЩЕНИЯ РСФСР
МОСКОВСКИЙ ОРДЕНА ЛЕНИНА
И ОРДЕНА ТРУДОВОГО КРАСНОГО ЗНАМЕНИ
ГОСУДАРСТВЕННЫЙ ПЕДАГОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ
имени В. И. ЛЕНИНА

ПОДХОДЫ К ИЗУЧЕНИЮ ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ
И КОНСОРЦИЙ

Методические разработки для студентов
биологических специальностей

Москва 1987

МИНИСТЕРСТВО ПРОСВЕЩЕНИЯ РСФСР

МОСКОВСКИЙ ОРДЕНА ЛЕНИНА И ОРДЕНА ТРУДОВОГО КРАСНОГО ЗНАМЕНИ
ГОСУДАРСТВЕННЫЙ ПЕДАГОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ ИМЕНИ В.И.ЛЕНИНА

ПОДХОДЫ К ИЗУЧЕНИЮ ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ И КОНСОЦИИ

Методические разработки для студентов
биологических специальностей

Москва - 1987

Печатается по постановлению редакционно-издательского совета Московского Ордена Ленина и Ордена Трудового Красного Знамени государственного педагогического института имени В.И.Ленина.

Методические разработки по сбору и анализу материала исследований жизнестойкости особей и ценопопуляции, консорций растений и насекомых составлены коллективом сотрудников проблемной биологической лаборатории МПТИ им. В.И.Ленина и сотрудником Института охраны природы; глава о статистической обработке наблюдений написана сотрудником Института почвоведения и фотосинтеза АН СССР (г. Пушкино). Описанные в пособии приемы были широко опробованы.

Редакционная коллегия:

Канд. биол. наук И.М.Ермакова (ответственный редактор),
канд. биол. наук Л.Е.Гатцук, инс Н.С.Сугоркина

Рецензенты:

канд.биол.наук С.И.Розанов
канд.биол.наук Н.И.Шорина

© Московский государственный педагогический институт имени В.И.Ленина (МПТИ им. В.И.Ленина), 1987

Введение

Предлагаемое методическое пособие продолжает серию работ по методике изучения ценопопуляций, начавшуюся сборником "Изучение структуры и взаимоотношения ценопопуляций" (1936). В настоящей книге освещены три вопроса: изучение жизненного состояния особи и ценопопуляции; консорций растений и насекомых; статистическая обработка наблюдений. В отличие от первой книги, в которой рассматривались вопросы изучения объектов на ценопопуляционном уровне, здесь дается методика познания как на организменном, так и на ценопопуляционном уровнях и отчасти ценоотическом (во втором разделе). В третьем разделе приводится краткий обзор широко известных параметрических методов статистики с обоснованием их выбора и подробно описаны еще мало известные непараметрические методы обработки материала, более подходящие к живым объектам. В текст этого раздела вставлены аннотированные указатели литературы. В составлении пособия принимали участие, кроме сотрудников ботанического и зоологического отделов проблемной биологической лаборатории МГУ им. В.И. Ленина, также работающие с нами в контакте сотрудницы Института охраны природы Л.И.Воронцова и института почвоведения и фотосинтеза АН СССР А.С.Комаров.

Описания методики широко апробированы в различных условиях. В пособии применены индексы возрастных состояний растений, предложенные А.А.Урановым (1975): семена - se , проростки - p , ювенильные растения - j , иматурные - im , виргинильные - v , молодые генеративные - g_1 , зрелые (средневозрастные) генеративные - g_2 , старые генеративные - g_3 , субсенильные (старые вегетативные) - ss , сенильные растения - s , отмирающие - sc .

Коллектив авторов приносит искреннюю благодарность сотруднице проблемной лаборатории Г.В.Альперной за помощь в технической подготовке рукописи.

I. Методика изучения жизненного состояния особи и ценопопуляции

I.1. Общие представления о жизненном состоянии особи и ценопопуляции

Понятие "жизненность", по всей вероятности, отражает свойство биологических объектов; "жизненное состояние" - проявление этого свойства у конкретного объекта в конкретных условиях. Аналогией могут служить термины "возрастность" и "возрастное состояние" или

такие житейские выражения как "болезненное состояние" и "болезненность". Тем не менее выражение "жизненное состояние" громоздко и не всегда удобно, поэтому в ряде случаев мы пользуемся вместо него словом "жизненность". Понятия "жизненное состояние" и "жизненность" приложимы к биологическим объектам разного уровня организации (особь, популяция, вид) и во всех случаях выступают как показатели разного энергетического уровня и разной степени устойчивости биологического объекта (Воронцова и др., 1976).

Жизненное состояние особи проявляется 1) в мощности ее осматических и репродуктивных органов (что и отражает количество накопленной энергии) и 2) в ее устойчивости к неблагоприятным воздействиям. Необходимое условие устойчивости - способность к регенерации; для высших растений она определяется размером и числом жизнеособных почек и усиливается при возможности развивать придаточные корни, а для цветковых - и придаточные побеги на корнях. От устойчивости особи зависит ее будущее. Ранее мы давали краткий обзор истории вогроса (Воронцова и др., 1976), объем книги и ее цель не позволяют к этому возвращаться; повторим лишь вывод в обобщенной форме: жизненное состояние особи - характеристика степени ее процветания в ценозе, перспектив ее дальнейшего развития.

Жизненное состояние особи, как известно, меняется в ее онтогенезе. Вместе с тем особи, идентичные в возрастном отношении, нередко отличаются по массе вегетативных и генеративных органов, по числу и мощности почек, имеют разные перспективы дальнейшего развития; иными словами, их жизненное состояние различно. Именно на эту сторону проблемы мы и обращаем здесь внимание. Разница особей по мощности и устойчивости может сохраняться в коде онтогенеза; это позволяет говорить, что их онтогенез проходит на разных уровнях жизненности. В результате одна возрастная группа ценопопуляции может состоять из особей разных уровней жизненности; дифференциация ценопопуляций на группы особей с разной жизненностью - весьма распространенное явление, встречающееся у растений разных систематических групп, разных биоморф, у разных фитоценозов, в разных сообществах. Среди исследователей жизненного состояния особей можно выделить два основных подхода.

В одном случае наибольший акцент делают на выявление прошлой судьбы каждой конкретной особи и потенциальных возможностей ее развития. Удастся это только для видов, у особей которых довольно долго сохраняются многолетние живые, а иногда и отмершие части. Тако-

вы одноствольные деревья, стержнекорневые подушковидные растения, стержнекорневые кустарники, полукустарники и полукустарнички, стланицы, некоторые клубневидные травянистые растения. При этом подходе обычно выделяют три уровня жизненного состояния, выявляют варианты хода онтогенеза и возможные пути выпадения растений из ценопопуляции. Качественные признаки (например, наличие или отсутствие жизнеспособных почек, наличие или отсутствие вегетативного размножения) приобретают особое значение. Среди количественных признаков особенно важны диаметр базальной части главного корня или клубня (когда они есть); следует также учитывать и другие признаки, перечисленные в главе 1.2 (в разной степени для разных объектов).

У растений с краткой жизнью побегов, быстрой их сменой, быстрым перегниванием отмерших частей и большей способностью к укоренению этот способ изучения обычно возможен только при стационарных наблюдениях за этикетированными особями. Примером может служить работа Е.И. Курченко с рыхлодерновинным злаком полевицей тонкой (*Agrostis tenuis* Sibth.) на пустоши с редким травостоем (Курченко, 1974). Параллельно там же, а также в других пионерных группировках упомянутый подход удалось применить к неэтикетированным экземплярам полевицы тонкой. Работе помогло и то, что популяция ранее была закартирована. Но на лугу определение жизненности таким способом не получилось: время поселения растений неизвестно, разрушение многолетних частей быстрее, клонирование интенсивнее, чем в незамкнутых ценозах (Курченко, устное сообщение).

У растений с краткой жизнью многолетних частей исследователь, не этикетировав экземпляры, может оценить, как правило, только жизненное состояние особи в момент наблюдения и в ближайшем к этому моменту прошлом и будущем, а именно ее мощностные и жизнеспособностные. Особи разной мощности оказывают неодинаковое воздействие на окружающие растения в ценозе. Их можно объединить в группы, сходные по мощностности и степени воздействия на среду и оценить с помощью многобалловой шкалы жизненности.

Это - второй подход к изучению жизненного состояния особи, при котором акцент делается на оценке состояния особи в настоящий момент и, в связи с этим, на ее ценотической роли. Для характеристики баллов жизненности выбирают признаки, имеющие большое значение для ценопопуляции в соревновании с другими растениями: размеры особей и способность их к вегетативному и генеративному размножению, интенсивность размножения.

Группы особей по жизнениости выделяют главным образом на основе таких количественных признаков как размер и число побегов, доля генеративных побегов в особи, интенсивность вегетативного размножения, диаметр и высота растений, степень разветвленности побегов, размер листовой пластинки, число листьев на побеге или число метамеров. Все эти признаки дают представление о мощности. Интегральный признак мощности — фитомасса. Число жизнеспособных почек и придаточных корней определяют жизнеспособность растений.

Изучать жизненное состояние особей в ценопопуляциях, в частности, выявлять пути выпадения особей, очень полезно при решении вопроса о механизмах регуляции численности, возрастного состава и пространственной структуры ценопопуляций растений, для выявления экологического оптимума ценопопуляции и жизнениости популяции в целом. Если при ценопопуляционных исследованиях устанавливать жизненное состояние лесных деревьев, это позволяет довольно быстро и без больших экономических затрат дать сравнительно точную оценку производительности насаждения, составить прогноз развития сообщества, облегчает разработку научно обоснованных, экономически выгодных комплексов лесохозяйственных мероприятий.

Чтобы решить многие из перечисленных выше задач, недостаточно определить жизненное состояние отдельных особей, а нужно оценить жизненное состояние всей ценопопуляции, т.е. всей совокупности представителей вида в изучаемом ценозе. Обзор литературы по этому вопросу см. у А.А.Уранова (1960), И.М.Ермаковой (1976). Обобщая сложившиеся представления можно сказать, что жизненное состояние ценопопуляции характеризуется совокупностью таких показателей, как 1) возрастной состав ценопопуляции, 2) темп развития ценопопуляции, 3) ее плотность, 4) продуктивность ценопопуляции, 5) мощностъ взрослых особей. Наивысшему же уровню жизненного состояния ценопопуляции свойственно как 1) оптимальный для вида — необязательно максимальный — темп развития особей, обеспечивающий устойчивость вида в ценозе; 2) максимальная мощностъ (продуктивностъ) ценопопуляции; 3) оптимальная (необязательно максимальная) численностъ ценопопуляции. При достижении наивысшего уровня жизненного состояния вид (практически ценопопуляция), по образному выражению Браун-Бланке (Braun-Blanquet, 1951) — "у себя дома".

Во всех ценопопуляционных исследованиях последних 20 лет есть попытки так или иначе, оценить жизненное состояние ценопопуляции, исходя из перечисленных выше пяти показателей или некоторых из них.

Путь этот трудоемок, но приводит к наиболее полному представлению о жизнненности ценопопуляций. Однако, в результате исследователь получает целый ряд разнообразных характеристик, не сводимых к единой количественной, и поэтому ему трудно сравнивать жизнненное состояние нескольких ценопопуляций или его изменение во времени у одной. Чтобы облегчить сравнение и оценку ценопопуляций по их жизнненному состоянию, здесь мы предлагаем методы, позволяющие получить интегральные характеристики их жизнненности — количественные соотношения особей в ценопопуляции по уровням или баллам жизнненности внутри каждой возрастной группы (или возрастного периода). Два подхода к изучению жизнненного состояния особей, о которых говорилось выше, привели к двум соответствующим подходам при исследовании жизнненности ценопопуляции. Предлагаемые далее (I.2 и I.3) характеристики можно использовать как дополненные к перечисленным выше 5 признакам и как частичную им замену. Как правило, они менее трудоемки и дают более интегральную оценку.

Далее мы остановимся на методике работ при двух упомянутых походах к исследованию жизнненности особи и ценопопуляции.

I.2. Выделение трех уровней жизнненного состояния в онтогенезе особей и применение этого метода для характеристики ценопопуляции

Изучение жизнненного состояния особи или ценопопуляции, как и любую исследовательскую работу, стоит начать с обдумывания цели исследования — что именно мы хотим понять и выложить. Как и при всех ценопопуляционных исследованиях, необходимо знакомство с живым растением в полевых условиях; оно позволяет установить его жизнненную форму, выявить значимые для поставленных целей морфологические признаки. На основе этого первого этапа работы следует выбрать — в зависимости от жизнненной формы объекта и от цели исследования — один из двух подходов к изучению жизнненности особей и ценопопуляции.

Если мы остановились на первом подходе, сначала мы выделяем группы особей по их возрастному и жизнненному состоянию и выявляем их онтогенетические связи. На следующем этапе работы мы используем соотношение групп особей по жизнненности как одну из характеристик жизнненного состояния ценопопуляции.

Три уровня жизнненности особей интересующего нас растения выделяем параллельно с изучением его онтогенеза. Начать лучше всего с выбора в изучаемом районе такого местообитания, где растения нахо-

дятся в наилучших условиях. Выявляют и детально осматривают габитуально наиболее мощные растения. Если позволяют размеры растений и режим использования территории, то особи выкапывают; если это невозможно (например, с крупными деревьями), то их схематически зарисовывают и подробно описывают. В случае, когда в одном ценозе нельзя найти растений разных возрастных состояний, их собирают в соседних. Для решения этой задачи не нужно площадей определенных размеров. Растения или их изображения и описания располагают в онтогенетический ряд и выделяют возрастные состояния, обращая наибольшее внимание на качественные признаки. Лучше всего работать с живыми растениями, но, если это невозможно, используют подсушенный или гербарный материал.

После этого удобнее всего выбрать местообитание, где растения одного возрастного состояния (например, α_1 или β_2) наиболее разнообразны по мощности. В этом местообитании собираем максимально разнообразный материал и располагаем его в онтогенетические ряды. Если долго живущие многолетние части у растения предшествовавшего возрастного состояния мощнее, чем у следующего, подобное растение не могло быть его онтогенетическим предшественником. Оно должно быть помещено в онтогенетический ряд более высокого уровня жизнеспособности. Если у растения почти нет жизнеспособных почек и нет перспектив для образования почек придаточных, такое растение должно быть помещено в онтогенетический ряд самого низкого уровня жизнеспособности. Растения бесперспективны в отношении придаточных почек в тех случаях, когда 1) представители данного вида вообще не способны их давать или способны к их образованию при определенных внешних условиях, но этих условий нет; 2) есть способность породить придаточные почки (например, у корнеотпрысковых) и внешние условия для ее реализации, но растение слишком подавлено.

Обобщая, можно сказать, что руководящий принцип, который помогает построить онтогенетические ряды — выяснение для каждого экземпляра, из какого варианта он мог возникнуть и в какой вариант перейти. Выделяя таким способом уровни жизнеспособности онтогенеза, следует стремиться не к избытку числа рядов, а к минимальному их числу. Исходя из вырабатывающихся постепенно представлений о предшествовавшей судьбе и перспективах развития особей, исследователь строит общий схематический рисунок, который демонстрирует пути онтогенеза и стирания особей (рис. 1 и 5). Впоследствии, при изучении ценопопуляций, эти представления и отражающий их рисунок дополняются и в

деталей нередко изменяются. Если не удается найти местообитание с особями, разнообразными по жизненному состоянию, материал для первоначальных представлений собирают в нескольких местообитаниях. Для каждой группы растений одного возрастного состояния и определенного уровня жизнеспособности обычно исследуют 10-20 экземпляров. Это число стоит уменьшить, если особи внутри группы однообразны (степень вариабельности оценивают визуально, по интуиции; признаки для сравнения перечислены в § 1) или если у исследователя есть опыт подобной работы с растениями другого вида, похожего по жизненной форме и этим признакам на изучаемый.

Результаты, полученные методом выделения трех уровней жизненного состояния в онтогенезе, могут быть продемонстрированы на материалах по анабазису безлиственного (*Anabasis arbuta* L.) (рис. 1). Этот пустынный стержнекорневой полукустарник изучали двое из авторов этого раздела - Л.И.Воронцова и Л.Е.Гатцук - в глинистых пустынях Южного Казахстана и Северного Приаралья. Представитель этого вида оказался прекрасной моделью для исследования жизнеспособности особей: дело в том, что у них обычно остаются надземные многолетние участки побегов (хотя как правило не больше четырех-пяти лет) и всегда сохраняется главный корень (исключая его базальную часть). Поэтому мы можем представить, каков каждый экземпляр был в прошлом, и со значительной долей вероятности - каков был бы он в будущем. Симподиальные "оси возобновления" этого растения живут 3-5 лет, сменяясь новыми, возникающими из придаточных почек на главном корне. Наиболее старые части главного корня и все растение в природных условиях достигают, судя по косвенным данным, возраста 20-25 лет.

У анабазиса безлиственного удалось выделить три уровня жизнеспособности; руководящим принципом служила разная судьба особей каждого уровня. Растения, доживающие как правило до глубокой старости, пройдя все возрастные состояния, находятся на высшем уровне жизнеспособности (рис. 1, I). Такие растения развиваются только в оптимальных условиях, и лишь катастрофические обстоятельства могут уничтожить их прежде, чем они достигнут секулярного состояния. Особи низшего уровня (рис. 1, II) почти обречены на более раннее отмирание; один из важных признаков этого - малые размеры и малый, часто ничтожный запас жизнеспособных почек; иногда их вовсе нет. Для таких растений характерны и другие признаки секулярности; в частности, у особей ряда возрастных состояний отмирающая часть преобладает над живой, правда, мертвые ткани в условиях пустыни довольно быстро разлагаются. Растения

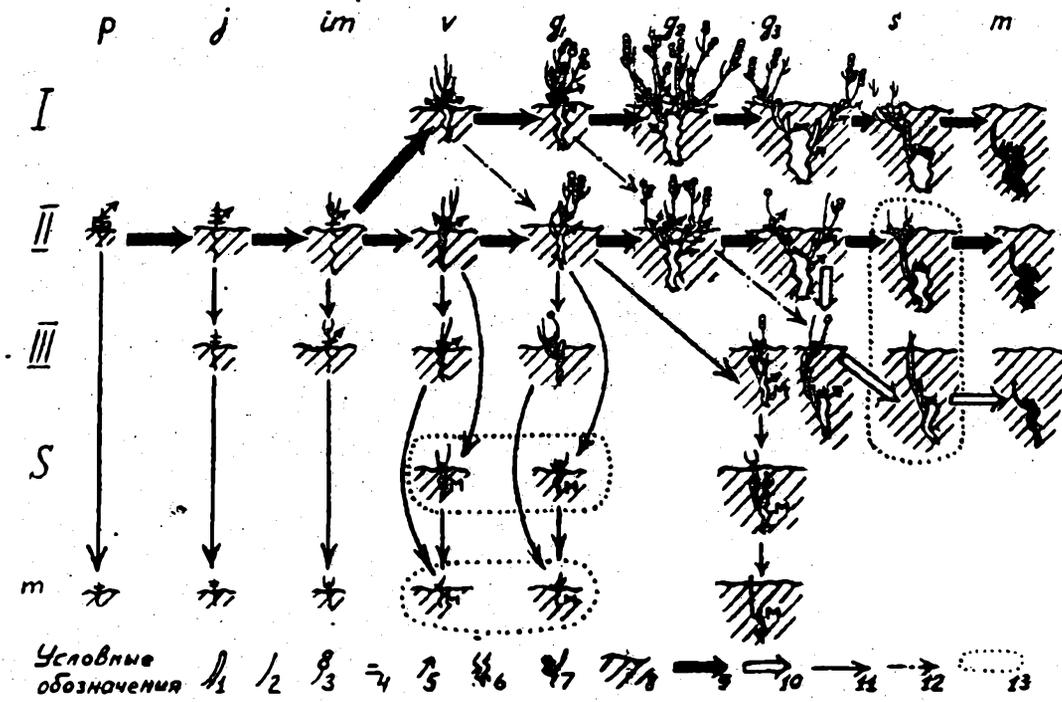


Рис. I. Схема путей онтогенеза анабазиса безлиственного с учетом разной жизненности особей.

I - III - уровни жизненности особей; s - сенильные растения сокращенного цикла развития;

индексом М отмечены стареющие и сенильные экземпляры, развившиеся из молодых (вегетативных или генеративных), минуя некоторые возрастные состояния; м - мертвые особи.

I - 6 - живые части растения: I - многолетние или потенциально многолетние; 2,3 - однолетние (2 - вегетативные, 3 - генеративные); 4 - живые вегетативные листья, 5 - жизнеспособные почки, 6 - корни; 7 - мертвые части растения; 8 - уровень субстрата, 9 - 10 - полные пути онтогенеза (9 - без резкого снижения жизнеспособности особей, 10 - с резким снижением жизнеспособности), II - 12 - сокращенные пути онтогенеза (II - обычные, без внезапного повреждения особи, 12 - резкие, связанные с внезапным повреждением); 13 - группы, п. эхо отличимые морфологически.

о подавленной жизнеспособности возникают из особей среднего (II) уровня при их сильном угнетении. Из-за этого особи III уровня, относящиеся к последовательным возрастным состояниям (например, 3, 1а, в, 81), не представляют онтогенетического ряда в буквальном смысле. Растения II уровня (рис. I, II) в средних экологических условиях обычно составляют значительную часть ценопопуляции; их жизнеспособность относительно подавлена, мощность невелика. Именно в этой группе идет "сортировка", предопределяющая судьбу каждого растения, намечающая их "отсев", что напоминает процессы, ведущие "самозревание" леса. Если нет катастрофических воздействий среды, часть этих особей остается до конца жизни на этом уровне, пройдя все возрастные состояния, а другая часть закономерно выпадает из популяции, попав до этого на III уровень жизнеспособности. Катастрофические воздействия резко повреждают растения и внезапно понижают их жизнеспособное состояние (рис. I, пунктирные стрелки).

Всего - с учетом возрастного и жизненного состояния - у анаба-вса безлистного мы выделили 23 категории живых и 9 категорий умерших особей (рис. I). Одной из задач нашего исследования было детально охарактеризовать каждую из этих категорий, а также изучить динамику признаков и их сочетаний в связи с возрастным состоянием особей и уровнем их жизнеспособности. Поэтому для особей каждой категории мы измеряли количественные признаки. Были выбраны следующие признаки: высота и диаметр куста, длина скелетных побегов, максимальная длина сухих листовых обломок (потенциально многолетняя часть годичного побега), число генеративных побегов (% от общего числа побегов), доля ветвящейся части побега (1/2, 1/3, 1/4 и т.д.),

диаметр годичных побегов и базальной части корня, число цветоносных метамеров в одном соцветии. Полученные средние значения признаков мы сводили в таблицы (см. например, Воронцова и др., 1976, стр. 50-51). Эти же признаки можно отразить и в виде схематических рисунков, выполненных в масштабе пропорционально полученным цифрам и организованных по тем же принципам (рис. 2А, 2Б) или же в виде графиков (рис. 3).

Мы измеряли растения в полевых условиях. Полученные параметры записывали в заранее заготовленные бланки-таблицы. Исследуемые растения обозначались в таблицах номерами. В отдельной тетради под номерами, привоенными участкам, мы характеризовали местообитания и фитоценозы, отмечая номера взятых из них и измеренных растений. Если растения собирали в гербарий, на этикетках мы писали те же номера. В некоторых случаях можно измерять и гербарные экземпляры.

Читатели, желающие более подробно ознакомиться с результатами, полученными при изучении жизненности особей анабазиса безлистного, могут обратиться к упомянутой выше статье (Воронцова и др., 1976). Там же приведены материалы О.В. Смигнуной по хохлатке полой (*Sobularia sava* (L.) Schweigg. et Korte), клубневой многолетней траве с придаточными корнями, у которой тоже было выделено III уровня жизненности онтогенеза. Позднее близкий метод был применен коллективом экологов под руководством К.А. Малиновского, изучающим ценопопуляции растений Карпат, к многолетним травам солдanelле венгерской (*Soldanella hungarica* Simonk.), подбельнику альпийскому (*Homonome alpina* (L.) Cass.) и белоусу торчащему (*Nardus stricta* L.) (Малиновский и др., 1904).

Этот же подход был применен и к жизненной форме дерева - ели Шренка; Н.Д. Коменикова (1982) изучала образования этой ель парковые редколесья в среднегорном поясе Киргизии. Онтогенез у особей ели Шренка проходит на одном из трех уровней жизненности, во многом подобно тому, что было установлено для анабазиса безлистного (сравните рис. 1 и 4). У ели Шренка закономерное изменение жизненности растений в онтогенезе также приводит к тому, что признаки возрастных состояний одновременно могут быть диагностическими признаками и для градиент по жизненности (образование сухих ветвей в живой части кроны; появление темсерой и красноватой корки в нижней части ствола и др.). Это относится и к количественным признакам. Многие признаки среднеутенченных елей (II уровень жизненности) в сочетании с другими признаками характеризуют стареющие особи нормальной

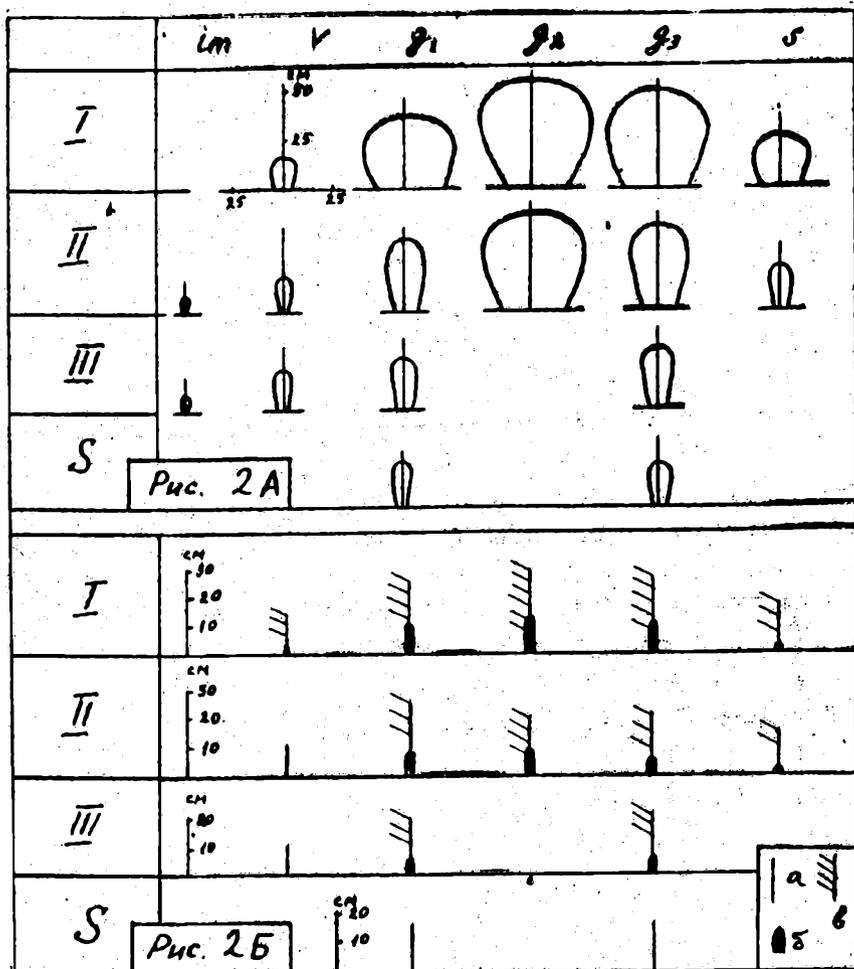


Рис. 2. Динамика некоторых параметров анабазиса безлистного в связи с жизненным и возрастным состояниями особи. А. Параметры куста (высота от уровня земли и диаметр). Долина р. Арысь, 1968 г. Б. Параметры годичного побега. Длина частей скелетного побега: а - потенциально однолетней, б - потенциально многолетней (максимальная длина сухой листовой обложки), в - разветвленной. Остальные обозначения как на рис. 1. Плякор близ р. Арысь, 1966 г.

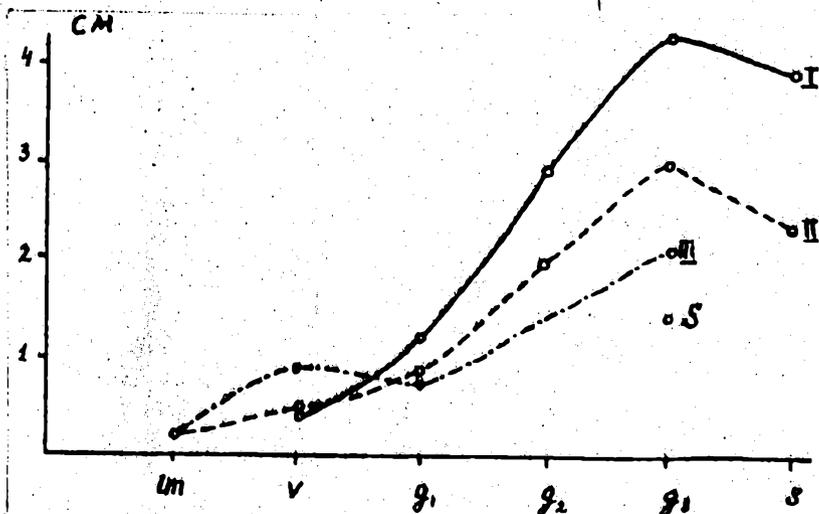


Рис. 3. Динамика диаметра корня у анабазиса безлистного в связи с кляненным и возрастным состоянием (Долина р.Арысь, 1968).

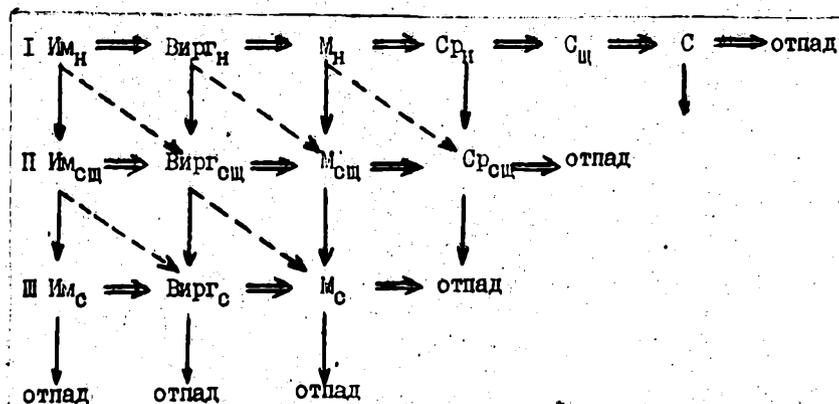


Рис. 4. Ход онтогенеза ели Шренка у особей трех уровней жизненности. I - нормальное жизненное состояние (н); II - особи стареющего облика (сщ); III - особи старого облика (с). Им - имматурные, Вирг. - виргинильные; М - молодые; Ср. - средневозрастные; Сщ - стареющие; С - старые (из Н.Д.Кожевниковой, 1982)

жизненности (I-ый уровень). На рис. 4 различными стрелками показаны переходы из одного возрастного состояния в другое на одном уровне жизненности и возможные переходы особей с одного уровня жизненности на другой при изменении условий. У ели Шренка все этапы онтогенеза проходят особи только I-й (нормальной) жизненности. При угнетении растения переходят с одного уровня жизненности на другой по-разному. Если угнетающий фактор действует не очень сильно и относительно быстро, это вызывает одноэтапное снижение уровня жизненности (рис. 4, сплошные одинарные стрелки, вертикальные ряды). Если воздействие нарастает медленно, растение может перейти тоже на более низкую ступень жизненности, но в следующее возрастное состояние, например $И_{Н}^1$ в $Вир_{СД}$ (рис. 4, пунктирные стрелки). При очень сильном угнетении особей возможны скачкообразные переходы с I-го уровня жизненности на III-ий, например, с $И_{Н}$ в $И_{С}$ и в отпад.

Один из авторов этого раздела (А.А.Чистякова) изучал несколько видов деревьев (дуб черешчатый; ясень обыкновенный; бук лесной; клены полевой, остролистный, явор; липу мелколистную; граб обыкновенный; виды рода ильм и др.), характерных для широколиственных равнинных лесов СССР, в разнообразных условиях. По мнению А.А.Чистяковой, у лесных деревьев целесообразно выделять три уровня жизненности: нормальный (хороший), пониженный и сублетальный. У особей нормального уровня жизненности с начальных этапов онтогенеза и до старого генеративного состояния хорошо выделяется функционально главная ось (будущий ствол, а затем - ствол); годовичные приросты в длину для данного экотона максимальны. В пределах конкретного сообщества у взрослых представителей каждого вида дерева нормального уровня жизненности - самые большие для данного вида по высоте и диаметру ствола. Растения нормальной жизненности проходят онтогенез полностью (рис. 5, I).

Растения пониженной жизненности формируются главным образом из особей, попавших в неблагоприятные для их роста условия: излишнее затенение, задержание, недостаток влаги и т.д. У особей пониженного уровня жизненности, по сравнению с нормальными, годовичные приросты в вегенеративном периоде невелики, в системе побегов не очень заметно лидерство главной оси. В условиях недостаточного освещения у этих особей верхушка функционально главной оси периодически отмирает, и ее замещает одна из боковых

I) В тексте и на рис. 4 сохраняем систему обозначений возрастных групп в таком виде, как она дается Н.Д.Коваленковой (1932).

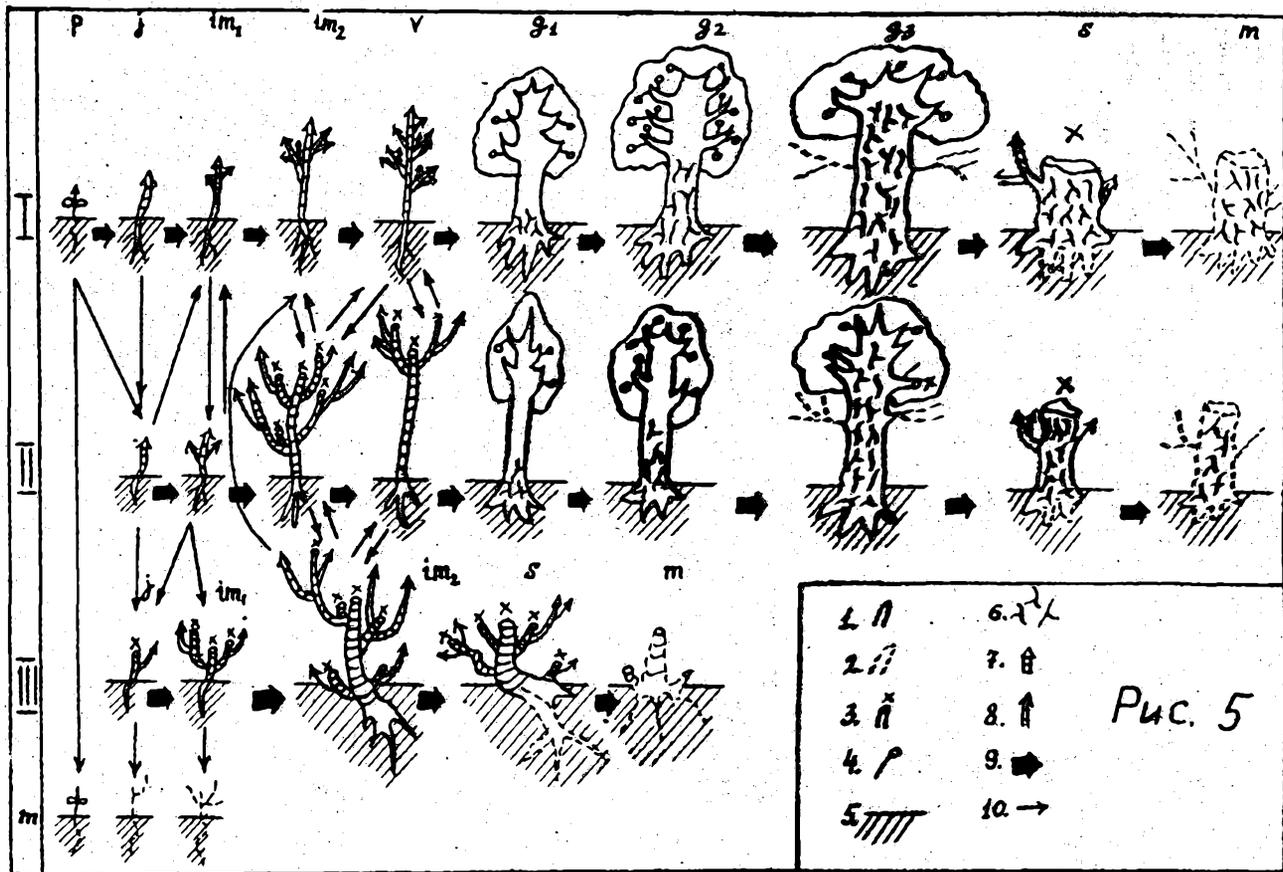


Рис. 5. Схема путей онтогенеза лесного дерева с учетом разного уровня жизнениности.

I - нормальный, II - пониженный, III - оублетальный уровни жизнениности; P, J, im, v, e - возрастные состояния; м - мертвые особи; 1 - живые, 2 - мертвые части растения; 3 - отмерший участок побега; 4 - плодоношение; 5 - уровень субстрата; 6 - корка с глубокими трещинами; 7 - медленно нарастающие системы побегов; 8 - быстро растущие системы побегов; 9 - стрелка, показывающие переход особей из одного возрастного состояния в другое; 10 - стрелка, показывающие переход с одного уровня жизнениности в другой.

ветвей. Приросты всех осей - главной и боковых - выравниваются, и в связи с тем, что веточки разных порядков располагаются примерно на одном уровне, формируется плоскокая, зонтиковидная крона. Угнетенный подрост может довольно долго задерживаться в иматурном состоянии.

Иматурные особи пониженной жизнениности формируются не только из особей, первоначально ослабленных, но и из виргинильных деревьев, если последние оказываются в условиях, неблагоприятных для их дальнейшего развития (рис. 5, II). Иными словами, происходит своеобразная инверсия возрастных состояний. В этом случае большая часть главной оси виргинильного дерева усыхает, сохраняются только некоторые нижние боковые веточки, и также, как и в первом случае, формируется зонтиковидная крона. Дальнейшая судьба иматурных особей пониженной жизнениности складывается по-разному. При улучшении условий существования "кустовидный", по выражению Г.П. Белостокова (1974), подрост переходит в виргинильное, а затем и генеративное состояние (рис. 5). Если условия жизни улучшаются существенно, то из угнетенных иматурных особей могут сформироваться совершенно полноценные деревья. При незначительном улучшении условий иматурный подрост может перейти в последующие возрастные состояния, однако слабые особи и в дальнейшем будут развиваться замедленными темпами вплоть до вступления в пору плодоношения.

Генеративные деревья пониженной жизнениности уступают деревьям нормальной жизнениности и по высоте, и по диаметру ствола. Они быстро стареются, не достигнув максимальных размеров, присущих данному виду в условиях конкретного экотопа, хотя темпы прироста генеративных деревьев нормальной и пониженной уровни жизнениности могут быть близкими. Длительность генеративного периода меньше у особей

угнетенных, деревья разных уровней жизнеспособности по этому признаку отличаются. Растения пониженной жизнеспособности на протяжении всей их жизни кевельки (по сравнению с одновозрастными нормально развитыми особями), так как они долго задерживаются в прегенеративном периоде, имея маленькие приросты, и довольно быстро "проскакивают" генеративный период. Древесные растения пониженного уровня жизнеспособности могут полностью пройти все этапы онтогенеза дерева (рис. 5, П).

При слишком длительном пребывании в неблагоприятных условиях процессы жизнедеятельности ювенильных-виргиниальных растений замедляются настолько, что они находятся буквально на пороге смерти. Это и есть сублетальный уровень жизнеспособности (рис. 5 А, Ш). У сублетальных особей система побегов функционально главной оси отмирает, взамен нее из спящих почек основания стволика формируется новая (Чистякова, 1979; Смирнова и др., 1984). Процесс перевыживания может повторяться неоднократно. Иногда ствол отмирает полностью, а не частично, и новый ствол в этом случае формируется не из надземной, а из подземной части старого. В практике лесоводства давно обращали внимание на подобный ослабленный подрост деревьев, который получил образное название "торчки". Торчки - это особи сублетального уровня жизнеспособности, надземная часть которых - в связи с регулярным ее обновлением из спящих почек - сравнительно молода. Порядок ветвления побегов, форма листьев, общие размеры надземной побеговой системы соответствуют ювенильным-имматурным растениям. Максимальный годичный прирост в длину у стволика, существующего в момент наблюдения, приходится на первые годы его жизни. После отмирания очередного стволика на старой части остается "пенек".

Особь сублетального уровня жизнеспособности "молоды" только в надземной части: подземная часть их календарно старше надземной, массивнее ее, может быть частично разрушена и находится на грани нартикуляции; часть ее скелетных корней может быть уже мертвой. Такие особи сублетальной жизнеспособности Т.А.Работнов (1975) назвал квазисенильными, т.е. "как бы старыми" (рис. 5, Ш, 1 - 1в₂). Истинно старыми их нельзя считать потому, что при изменении условий (главным образом, световой обстановки) в лучшую сторону эти растения, благодаря хорошо развитой корневой системе, способны быстро сформировать надземную побеговую часть с хорошо выраженной лидерной осью, т.е. перейти в разряд ювенильных и далее виргиниальных-генеративных растений нормальной жизнеспособности. Квазисенильные особи могут время от

времени впадать в состояние "вторичного покоя" и не иметь вегетирующих надземных побегов (Смирнова и др., 1984). Если условия внешней среды слишком долго не меняются в благоприятную сторону, растения, минуя генеративное состояние, могут перейти в истинно сенильное (рис. 6, Б) и отмереть, т.е. сублетальные особи могут пройти онтогенез по укороченной схеме, минуя период плодоношения. Переход древесных растений нормальной жизненности в квазисеиленные возможен из имматурных и пиргинильных, реже ювенильных особей, которые перед состоянием торчка приобретают, как правило, зонтиковидную крону, столь характерную для пониженного уровня жизненности (рис. 5).

Сеиленные особи деревьев (рис. 5, 6) в природе встречаются весьма редко и выделять среди них уровень жизненности практически не имеет смысла.

Таким образом, лесные деревья, имея значительный запас жизнеспособных спящих почек, расположенных на уровне почвы или под землей, могут в течение онтогенеза неоднократно изменять свой уровень жизненности от нормального до сублетального и наоборот (рис. 5). В отличие от этих растений, у ели Шренка, анабазиса не отмечено повышения уровня жизненности онтогенеза (сравни рис. 1, 4 и 5); вероятно, это связано с постоянной хорошей освещенностью в их местообитаниях - в парковых еловых редколесьях Киргизии и в пустынях. Только у анабазиса выделен "высший" уровень (рис. 1, I), при котором полный путь онтогенеза обязателен, если нет катастрофических воздействий; у ели Шренка и широколиственных деревьев I уровень не соответствует "высшему", что выражено на рис. 4 и 5 вертикальными стрелками от I ко II уровню. Может быть, это зависит от разного режима освещения. Однако, не в природных условиях, а в питомниках, при постоянно хорошем освещении, широколиственные деревья могут развиваться на "высшем" уровне жизненности (Смирнова, устное сообщение). II-му уровню жизненности онтогенеза, выделенному у анабазиса безлиственно, соответствуют I и II (и, вероятно, частично III) уровни, найденные у ели Шренка и широколиственных деревьев. Слабые и не очень жизнеспособные растения, для которых еще возможен переход в следующее возрастное состояние, у анабазиса были отнесены ко II, а у ели Шренка и широколиственных деревьев - к III уровню (сравните наличие горизонтальных стрелок в III ряду на рис. 4 и 5 и отсутствие их на рис. 1). III уровень жизненности онтогенеза у анабазиса, как и у лесных деревьев, можно тоже назвать сублетальным ("почти смертельным"), и даже в большей степени, чем у них, ибо возврата к среднему уровню жизненно-

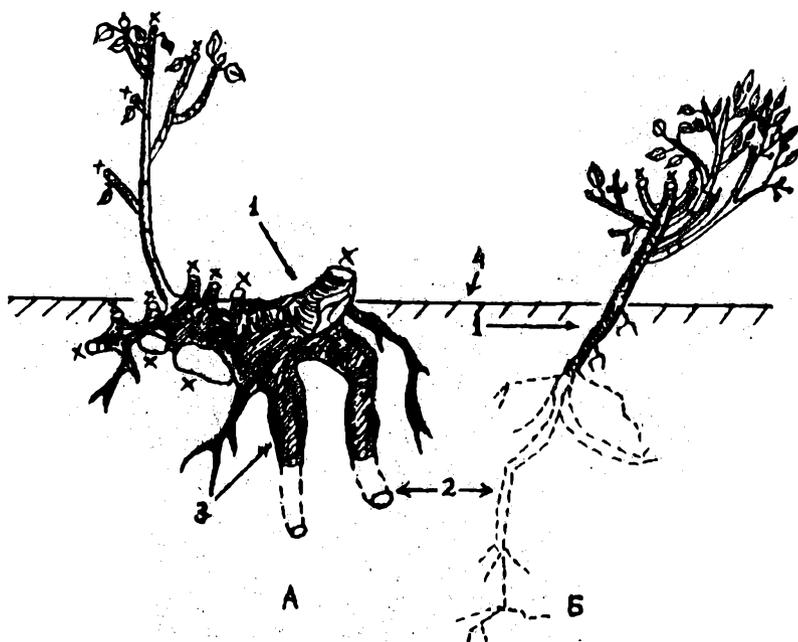


Рис. 6. Сенильные особи деревьев широколиственных лесов, возникшие из генеративной особи нормального уровня жизнеспособности (А - липа) и из прегенеративной особи сублетального уровня жизнеспособности (Б - бук).

x - отмершие, 1 - живые участки в системе побегов; 2 - отмершие, 3 - живые участки корневой системы; 4 - уровень почвы.

оти для таких растений анабазиса нет. Но название "квазисенильные" ("как бы сенильные") к ним обычно не подходит (см. рис. I, III); не все они похожи на сенильные, да и признаки их подавленности необратимы, и "как бы" к ним неприменимо. Есть различия и в том, из какого возрастного состояния возникает у этих видов сенильные растения сокращенного пути развития (сравните рис. I, 4 и 5); соответственно этому сублетальный (III) уровень есть у лесных деревьев в J и III, а у анабазиса - также в V, E₁, E₂ и в возрастных состояниях.

Из всех приведенных материалов видно, что динамика жизненного состояния у растений разных условий жизни и разных жизненных форм отличается, и что выделение III-х уровней жизнеспособности онтогенеза в разных случаях не абсолютно идентично. Ни один из предложенных читате-

лю вариантов не может служить бесспорным образцом при изучении новых объектов, и для каждого из них необходимо вырабатывать специальную схему онтогенеза с подразделениями по жизненному состоянию.

Остановившись на конкретной методике сбора материала по жизненному состоянию широколиственных деревьев, предоставленной О.В.Смирновой.

Для определения жизненного состояния деревьев в каждом географическом пункте, где ведут исследования, нужно подобрать три варианта местообитаний: а) открытые и не сильно задерненные участки (условия "свободного роста"), б) участки в пределах лесного массива со средней сомкнутостью крон, в) участки с максимальной сомкнутостью крон.

В каждом из этих трех местообитаний исследуют модельные особи разных возрастных состояний. Если одновременно учитывать возрастной состав ценопопуляций деревьев, модельные особи из б) и в) местообитаний можно выбрать внутри гектарной пробы и дополнить их материалом: из всего лесного массива. В пределах всех территорий на глаз отбирают хорошо-, средне- и плохоразвитые особи каждого возрастного состояния, учитывая прежний опыт. Наиболее типичные из них анализируют в качестве модельных. У этих экземпляров определяют следующие качественные и количественные признаки: возраст, высоту (h), диаметр на уровне груди ($d_{1,3}$), диаметр у основания ствола (d_0), форму кроны, соотношение живых и сухих ветвей в кроне, форму ствола, интенсивность плодоношения, биомассу, площадь листьев и др. При сборе образцов р - в возрастных состояний целесообразно определять освещенность в конкретных точках, выделив среди них те же три группы местообитаний (а, б, в) по освещенности. Для р - $1m_2$ возрастных состояний отбирают 10-15 хорошо-, плохо- и среднеразвитых особей, для v_1 - $с_3$ - по 5. Результаты измерений обрабатывают статистически. Если различия между хорошо-, средне- и плохоразвитыми особями достоверны, их используют для описания особей I, II и III уровней жизненности соответственно. Получив конкретные количественные и качественные характеристики, среди них выбирают те, которые легче других можно определять в поле ($d_{1,3}$, h , степень развития кроны). Они служат индикаторами для определения жизненности каждого растения при сборе материала для анализа состава всей ценопопуляции.

Как уже отмечалось в преамбуле, жизненное состояние особей в ценопопуляциях того или иного вида может быть одним из существенных признаков жизненности ценопопуляции в целом. Рассмотрим по-

робно в качестве примера, каким способом делали это двое из авторов (Л.И.Воронцова и Л.Б.Гатиук), изучая ценопопуляции анабазиса безлистного. Мы исследовали его в серии ассоциаций, в разных частях долины р.Арьюль при разной интенсивности выноса и хозяйственных заготовок. В каждой изученной ассоциации были заложены по 1-2 трансекты 4×12 ; 4×15 м²; углы трансекты мы отмечали кольшками (деревянными или металлическими до 40 см высотой). С помощью дополнительных кольшечков и бельеного шнура трансекту разбивали на площадки в 1 м². В каждой метровой площадке (48-60 площадок) учитывали все особи анабазиса безлистного с указанием их возрастного состояния и уровня жизненности. Образец первичного описания приводится на рис. 7. В ходе обработки полевых материалов мы подсчитывали среднее число - на 1 м² - особей разного уровня жизненности для каждой возрастной группы, вычисляли ошибку среднего арифметического. Суммируя число особей разного уровня жизненности для каждой возрастной группы, получаем среднее число особей каждого возрастного состояния, а суммируя последнюю - среднюю численность ценопопуляции того или иного изученного участка. Результаты сводятся в таблицы. Пример - таблица № 1.

Участок № 10		площадки 1 x 1 м ²					
№ площадки	ж	1м	ч	Б ₁	Б ₂	Б ₃	в
1			M+ M+ M+ M+		• •		
2			M+		• ▲	○	
3			M+M+M+ M+M+	○	○ ○ ○		
n = 30		• •	M+		• •	○ ○ ○	

○ - I; • - 2; ▲ - 3; M+ - 4; + - 5

Рис. 7. Образец первичной полевой записи данных по возрастному составу популяций анабазиса безлистного с учетом жизненности особей. ж-в - возрастные группы. I - особи I-го уровня жизненности; 2 - II-го уровня; 3 - III-го уровня; 4 - отмирающие особи; 5 - отмершие.

Таблица I
 Абсолютная численность (на 1 м²) ценопопуляций анабазиса
 безлистного с учетом числа особей разной жизненности
 (участок I2 (Армь), 1974 г.)

Уровни жизненности возрастные группы	Уровни жизненности				Сумма
	I	II	III	M ^I)	
p	0	0	0	0	0
j	0	0	0	0	0
1m	0	0,27	0,07	0	0,34
v	0	0,32	0,07	0	0,40
Б ₁	0,07	0,40	0,07	0	0,54
Б ₂	0,02	0,21	0,02	0	0,25
Б ₃	0,04	0,09	0,04	0,11	0,30
в	0	0,04	0	0,11	0,15
Средняя численность III					I,98

I) Примечание к таблице. М - см. в подписях к рис. I.

Затем для каждой возрастной группы ценопопуляции на основе предыдущей таблицы вычитываем относительную численность (%) с учетом уровней жизненности. Образец - таблица № 2.

Таблица 2
 Возрастные спектры (%) ценопопуляций анабазиса безлистного
 на участке I2

Уровни жизненности возрастные группы	Уровни жизненности				Сумма
	I	II	III	M	
p	0	0	0	0	0
j	0	0	0	0	0
1m	0	14	2	0	16
v	0	17	3	0	20
Б ₁	5	20	5	0	30
Б ₂	1	10	2	0	13
Б ₃	2	4	2	6	14
в	0	1	0	6	7
					8
					66
					14
					12
					100

Наконец, для наглядности процентные соотношения групп представляем в виде сложной гистограммы (рис. 8 А), которая несет полную информацию о количественном соотношении как возрастных групп в ценопопуляциях анабазиса, так и особей по уровням жизненности внутри каждой возрастной группы. Построение таких гистограмм для разных ценопопуляций одного и того же вида дает возможность наглядно оценить степень дифференциации ценопопуляций по уровням жизненности особей.

Если ценопопуляции вида рассматриваются в широком экологическом диапазоне и в течение ряда лет, дифференциацию по жизненности особей можно проследить в пространстве и во времени.

Материал по соотношению растений разного возрастного и жизненного состояния собирают и при исследовании ценопопуляций широколиственных деревьев. Для этого¹⁾ в поле определяют жизненность каждой особи (начиная с v_1-v_2 состояния) в пределах гектарной пробы, а также жизненность $p-1m_2$ особей на выборочных площадках (общая площадь которых не менее 0,2 га). При описании ценопопуляций деревьев каждая особь $p-1m_2$ состояний на выборочных площадках и каждая особь v_1-v состояний на гектарной пробе получают следующие характеристики: номер, h , $d_0, d_1, 3$, возрастное состояние, жизненность, происхождение (семенное или вегетативное). Затем строят спектры с учетом возрастного и жизненного состояния (рис. 8 Б) или жизненного состояния и происхождения (рис. 8 В).

На примере исследования анабазиса безлиственного выяснилось: если действие того или иного фактора варьирует в допустимых для вида пределах, в ценопопуляции прежде всего меняется спектр по уровням жизненности. Лишь позже меняются возрастной спектр и численность. Эту вариабельность уровней жизненности в ценопопуляциях можно оценивать как буферный механизм, поддерживающий устойчивость вида в данных условиях. На примере анабазиса выяснилось, а на примере лесных деревьев подтвердилось, что спектр уровней жизненности — в возрастных группах и во всей ценопопуляции — один из индикаторов ее состояния и перспектив развития.

1.3. Метод многобалльной оценки жизненности особей и его применение для характеристики ценопопуляции

При втором подходе к изучению жизненного состояния особей, особенно в маршрутных и полустационарных условиях, удобно разрабо-

1) Методика сообщена нам О.В.Смирновой.

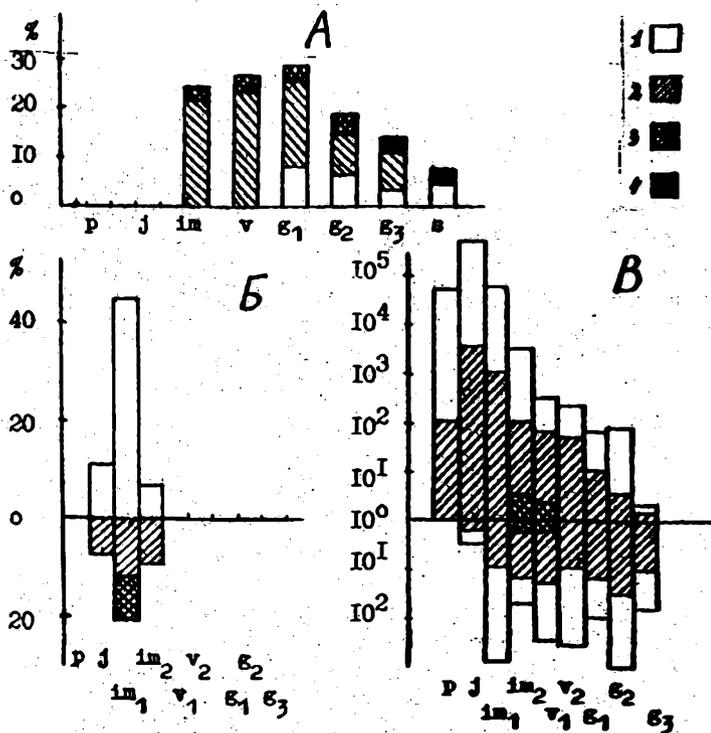


Рис. 8. Возрастные спектры с учетом дифференциации возрастных групп по уровням изменности особей. А - ценопопуляция *Anabasis arbuta* в полынно-злаково-итсигековой ассоциации в предгорной лесовой пустыне Днего Казахстана (Чимкентская обл. Арыский р-н); Б - микрогруппировка подроста *Fraxinus excelsior* в дубово-грабовом лесу Ляпняковского лесничества Львовской области УССР; В - ценопопуляция *Asper platanoidea* в дубо-лиственничном лесничестве Черкавской области УССР. p-a - возрастные группы; I - особи I-го уровня изменности, 2 - II-го, 3 - III-го; 4 - особи M+ состояния. На рис. В вверх от оси абсцисс отложена в логарифмической шкале абсолютная численность на га особей семенного, вниз - вегетативного происхождения. Материалы и рисунки К.И.Ворошиловой (А), М.В.Митрофановой и О.В.Смирновой (Б) и О.В.Смирновой (В).

тать шкалу балльных оценок, которые можно в дальнейшем использовать для вычлнения различных критериев жизнеспособности всей ценопопуляции (Ермакова, 1972, 1976; Ермакова, Суторкина, 1974). В основу такой шкалы следует брать те признаки, которые легко определяются в поле; причем, так как важно не само количественное значение, а лишь предел его изменчивости, равнение по шкале при известном навыке работы можно производить на глаз, лишь в затруднительных случаях прибегая к помощи линейки и подсчетов.

Признаки из всей возможной их совокупности надо выбирать в зависимости от цели исследования и характера конкретного объекта. Так, для однолетника погрэмка малого были выбраны такие признаки: наличие или отсутствие боковых ветвей, высота, диаметр базальной части корня, длина соцветия (Ермакова, Суторкина, 1974). Для рыхлодерновинного влека овсяницы луговой - диаметр дерновины, процент генеративных побегов в ней; подсобное значение имели такие признаки, как высота растений и ширина листьев (Ермакова, 1972). Ю.А.Злобин (1984 а, б) выступает за выбор ключевых признаков жизнеспособности на основе изучения коррелятивных связей и параметров многих (у него до 30) признаков. Он предлагает использовать для травянистых растений в фазу активного роста такие показатели как листовая поверхность и морфометрия ее структурных частей, в репродуктивную фазу - общую фитомассу и размер репродукционного усилия; для древесных растений - листовую поверхность и величину годичного прироста главного побега. Количество баллов в шкалах произвольно, от 3 до 8 у разных авторов. Оно зависит от принципа выделения групп по жизнеспособности и от числа используемых признаков и возможных сочетаний.

Разберем, как составлялась 8-балльная шкала для генеративных растений овсяницы луговой. В ее основу были положены те же идеи, что и в шкале А.А.Уранова (1960) для ценопопуляции в целом, но в нашей работе они были использованы применительно к особи. Из всего материала, собранного за несколько лет работы в разных условиях (гербарных образцов и таблиц по биометрии), были выбраны самые крупные растения или их размерные характеристики, которые получили наивысший балл (рис. 9, рис. 10, Ж - 8) и самые мелкие - низший балл (Ж - 1). Все остальные распределились в промежутке между растениями с низшим и высшим баллом следующим образом. Растения с меньшим диаметром, но с таким же процентом генеративных побегов, как у растений с высшим баллом, получили следующий после них балл

(X - 7); затем шипы те, у которых при столь же большом диаметре, что у самых крупных особей, процент генеративных побегов был ниже (X - 6); следом были поставлены особи, у которых и диаметр, и процент генеративных побегов уменьшился до уровня предыдущих двух (X - 5), затем снова шипы растения с меньшим диаметром и процентом генеративных побегов (X - 2, 1). Так получилась 6-балльная шкала. Но впоследствии - в других эколого-ценологических условиях - были найдены еще 2 группы растений, не укладывавшиеся в эти 6 градаций: у одних был столь же большой диаметр, как у самых крупных, но сильно подавлена генеративная сфера (X - 4); у других при малом диаметре все или почти все побеги были генеративными (X - 3). Таким образом, групп стало 8, последние 2 были вставлены в середину шкалы (баллы 4 и 3). Для отличия от других показателей балл жизнеспособности обозначается так: X-8 (жизнеспособность - 8).

С двумя главными признаками оказались скоррелированы длина генеративных побегов и ширина листовых пластинок: более высокие побеги и более широкие пластинки были обычно у растений с высокими баллами.

Для особей постгенеративного периода главным признаком для определения балла жизнеспособности был диаметр особи, дополнительным - ширина листа (табл. 3). Всего по этим признакам было выделено 4 градации. Меньшее число баллов особей постгенеративного периода связано не только с уменьшением возможных сочетаний признаков, но и с меньшей ролью субсепальных и сепальных растений в ценозе: они не способствуют поддержанию ценопопуляции генеративным путем, ее расселению, такие особи мельче и, следовательно, оказывают меньшее влияние на жизнь ценоза.

Таблица 3

Шкала жизнеспособности особей оvejницы луговой в постгенеративном состоянии

Баллы	Характеристика	
	Диаметр особи (основания куста), мм	Ширина листьев, мм
X - 4	20-40 и более	2 и более
X - 3	10-20	"
X - 2	7-10	"
X - 1	менее 7	менее 2

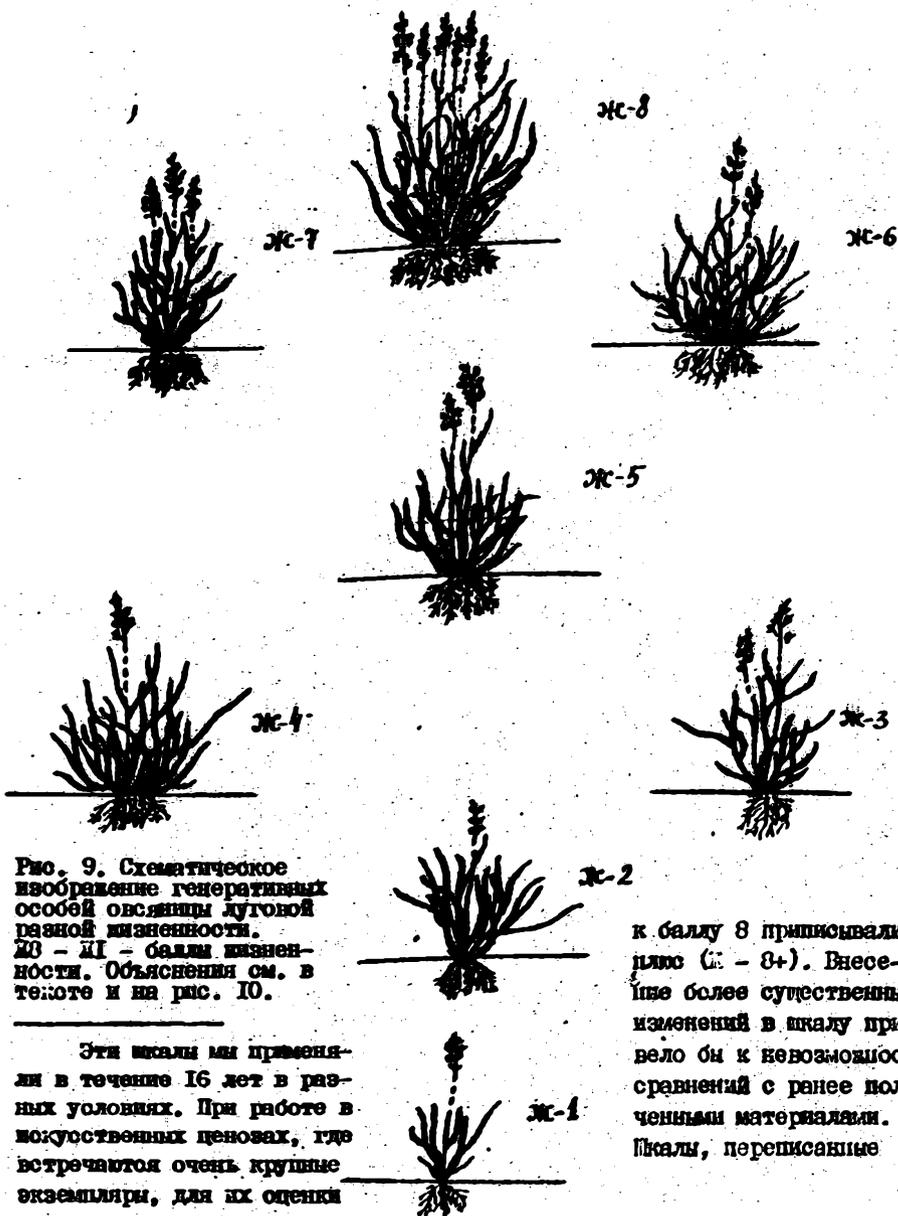


Рис. 9. Схематическое изображение генеративных особей овсяницы луговой разной жизнеспособности. Ж3 - Ж1 - баллы жизнеспособности. Объяснения см. в тексте и на рис. 10.

Эти шкалы мы применяли в течение 16 лет в разных условиях. При работе в искусственных ценозах, где встречаются очень крупные экземпляры, для их оценки

к баллу 8 приписывали плюс (8+). Внесение более существенных изменений в шкалу привело бы к невозможности сравнений с ранее полученными материалами. Шкалы, переписанные

БАЛЛ жизненности	СИМВОЛ	Характеристика баллов жизненности			
		Диаметр особи у основания куста, (мм)	Число генеративных побегов в (%) от общего числа побегов особи	Длина генеративных побегов, (см)	Ширина листовой пластинки (мм)
Ж-8	●	≥ 50	≥ 20	≥ 80	≥ 2
Ж-7	◐	20 ÷ 50	≥ 20	< 80	≥ 2
Ж-6	◑	≥ 50	10 ÷ 20	≥ 80	≥ 2
Ж-5	◒	20 ÷ 50	10 ÷ 20	< 80	≥ 2
Ж-4	◑	≥ 50	< 10	< 80	≥ 2
Ж-3	◒	< 20	80 ÷ 100	80 ÷ 100	≥ 2
Ж-2	◑	10 ÷ 20	< 10	< 80	< 2
Ж-1	○	< 10	< 10	< 80	< 2

Рис. 10. Шкала жизненности генеративных особей овсяницы луговой.

на плотную бумагу или картон, используются для работы в поле при камеральной обработке гербарного материала. Удобно иметь не только цифровые обозначения, но и значки, аналогичные предложенным А.А. Урановым (1960), — кружочки, где верхняя половина обозначает генеративную сферу растения, нижняя — вегетативную (рис. 10). Зачернена вся половина — максимально развитая сфера, зачернена одна четверть — наполовину развитая и т.п. Эти знаки помогают с одного взгляда определить баллы зернового экземпляра. Следует отметить, что диаметр мы измеряли у выкопанных особей, так как границы особи и возрастное состояние у овсяницы можно определить только при освобождении от земли; у таких растений диаметр меньше, чем у растущих в почве; для распавшихся кустов подсчитывали сумму диаметров*

партикул. По шкалам затем определяли балл жизнеспособности всех особей луговой овсяницы, выкапываемых с площадок при изучении возрастного состава ценопопуляции. Полевую запись ведут или в блокнотах в определенных графах таблицы (табл. 4), или построчно для каждой особи, или на перфокартах. Приводим примеры записи.

Таблица 4

1. Пример полевой записи в виде таблицы

Площадка № I.

№ особи	Возрастное состояние	Диаметр или другие биометрические сведения	Балл жизнеспособности
1	Б ₂		8
2	Б ₃		5
.	.		.
.	.		.
н	вв		4

1) этой графы может не быть.

2. Пример построчной полевой записи

Площадка I

- 1) Б₂ X - 8
- 2) Б₃ X - 5
- 3) вв X - 4

.

.

.

н)

3. Пример записи на перфокарту или плотную карточку

Площадка № I, участок 2. 15/УП-84 г.

Возрастной состав ценопопуляции овсяницы луговой

I, I, I = 3

I, I, I, I, I = 5

$\Sigma = 8$

Жизнеспособность

И - 2, 8, 5 = 15

К - 3, 4, 2, 1, 1 = 11

$\Sigma = 26$

Использование карточек и перфокарт позволяет при обработке их сортировать. Этот процесс можно ускорить, кодируя данные на перфокарте (о работе с ручными перфокартами см. Ермакова, 1969). На обратной стороне перфокарты можно записать список видов, покрытие и другие сведения, которые не кодируются.

При обработке полевых записей составляют сводные таблицы (табл. 5). Подсчитав число особей с определенным баллом жизнениости по всем площадкам (сумма по вертикальным колонкам), определяют процентное участие особей с определенным баллом среди всех растений этого возрастного периода. Например: из 100 генеративных растений 10 получили балл 2, что составит 10%. В нашем примере (табл. 5) из 52 генеративных особей балл 2 получили 24, что составило 46,15%.

Для получения среднего балла жизнениости по периодам надо:

1) перенести каждый балл на число особей в выборке, оцененных этим баллом; 2) сложить полученные произведения (полученная величина равняется суммарной жизнениости по всем площадкам) и 3) разделить на число особей в возрастном периоде: $\bar{r} = \frac{\text{баллов}}{\text{число особей}}$

В нашем примере для генеративного периода - $\bar{r}_g = \frac{154}{52} = 2,96$

для постгенеративного периода - $\bar{r}_n = \frac{392}{214} = 1,83$.

Средний балл жизнениости особи в ценопопуляции

$$\bar{r} = \frac{154 + 392}{52 + 214} = \frac{546}{266} = 2,05$$

Однако, средний балл жизнениости особи не характеризует еще полностью жизнениости всей ценопопуляции. Очевидно, чем больше на определенной площади ценоза будет взрослых особей с высокой жизнениостью, тем ценоэкологическое воздействие популяции будет больше. Сходное влияние могут оказать очень много особей с невысокой жизнениостью (Ерлякова, Суторкина, 1974).

Если подсчитать сумму баллов жизнениости особей на единицу площади, то получим показатель жизнениости¹⁾ всей популяции (P).

1) Мы воспользовались уже известным термином "жизнениость популяции" (за исключением другого), понимая, что предлагаемый нами показатель (P) характеризует только часть понятия "жизнениость ценопопуляции". В нашем показателе отражаются только такие моменты: численность и мощность взрослых особей (включая мощность вегетативной и генеративной частей и их соотношение) и отчасти возрастной состав (генеративные особи получают более высокие баллы жизнениости, чем постгенеративные). Все остальные сведения также нужно использовать для характеристики ценопопуляции.

Таблица 5
 Жизненность овсяницы луговой, I участок, Калужская обл., 1983 г.

В пло- щадки	Генеративные								Постгенеративные					баллов на пло- щадку			
	число осо- бей	встречаемость с баллом								число осо- бей	встречаемость с баллом				бал- лов		
		I	2	3	4	5	6	7	8		I	2	3			4	
I	6	I	I			I		2	I	32	I		I			2	34
2																	
3																	
⋮																	
25																	
Σ	52	9	24	2	I	I3	I	0	2		214	101	69	23	21		
A		9	48	6	4	65	6	0	76	154		101	138	69	84	392	546
B		17,3	46,2	3,9	1,9	25,1	1,9	0	3,8	100		47,2	32,2	10,8	9,8	100	

A - произведение балла на число особей с таким баллом.

B - % встречаемости с таким баллом

Σ - сумма особей

Как учетную площадь удобно выбрать площадку того же размера, что и для изучения возрастного состава ценопопуляции ($0,25 \text{ м}^2$). Суммируя баллы жизнениости всех особей в ценопопуляции (по возрастным периодам) и деля эту сумму на число учетных площадок, мы получаем искомую величину P для каждого возрастного периода ($P_{\text{пр}}$ - для вегетативного, $P_{\text{Г}}$ - для генеративного, $P_{\text{п}}$ - для постгенеративного). Их сумма представляет собой показатель жизнениости всей популяции на определяемой площади. В нашем примере $P_{\text{Г}}$ будет равно $154:25 = 6,16$; $P_{\text{п}} = 392:25 = 15,68$, $P = 546:25 = 21,84$.

Эту величину можно получить и другим путем, определив сумму произведений средних баллов жизнениости особей модельных экземпляров (каждого возрастного состояния) на число особей данного состояния: $P = (P_{\text{пр}} \times n_{\text{пр}}) + (P_{\text{Г}} \times n_{\text{Г}}) + (P_{\text{п}} \times n_{\text{п}})$. В нашем примере среднее число генеративных растений на 1 площадку

$$n_{\text{Г}} = \frac{52}{25} = 2,08, \text{ постгенеративных } n_{\text{п}} = \frac{214}{25} = 8,56$$

$P = (2,96 \times 2,08) + (1,83 \times 8,56) = 6,16 + 15,66 = 21,82$. Этот способ приходится применять, когда не удается определить сумму баллов жизнениости абсолютно всех особей исследуемой выборки в ценопопуляции. По предложению А.А.Уранова (устное сообщение), полученную величину относим к максимально возможной жизнениости на данной площади (P_{max}), которая получилась бы, если бы все особи получили вышший балл ($P_{\text{отн}} = \frac{P}{P_{\text{max}}}$) (P_{max} равно сумме произведений максимальных баллов жизнениости каждого возрастного периода на среднее число особей этого периода на площадке); это относительный показатель жизнениости. Для разбираемого примера:

$$P_{\text{max}} = (8 \times 2,08) + (4 \times 8,56) = 16,64 + 34,24 = 50,88$$

$$P_{\text{отн}} = \frac{21,84}{50,88} = 0,43$$

Каждая из этих характеристик оценивает жизнениое состояние популяции в момент исследования. 1) Средний балл жизнениости показывает средний уровень жизнениости популяции и отдельных ее возрастных фракций (генеративной и вегетативной). Этот показатель для периодов можно соотнести с максимально возможными баллами по периодам (8 и 4). Он позволяет представить себе средний облик растений изучаемого вида (зная характеристику баллов), P , $P_{\text{Г}}$ и $P_{\text{п}}$ по годам наблюдений и в разных условиях (рис. II, а). 2) Встречаемость особей с определенным баллом жизнениости - фактическое распределе-

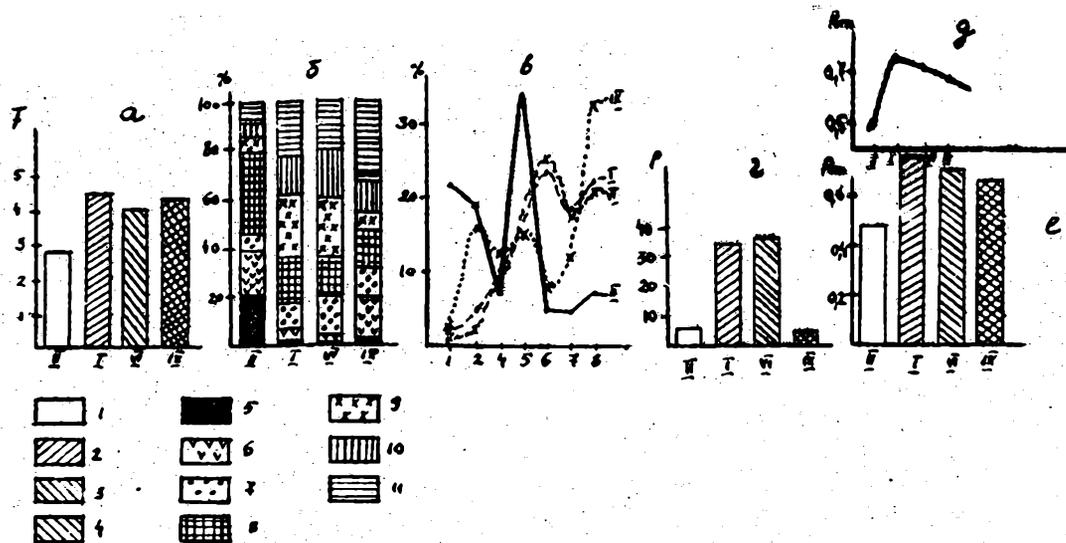


Рис. 11. Изображение влияния антропогенных факторов на характеристики жизненного состояния особи и ценопопуляции овсяницы луговой на центральной пойме р. Угры:
 а - средний балл жизненности особи; б, в - встречаемость генеративных особей с разными баллами (б - диаграмма, в - график); г - показатель жизненности ценопопуляций; д, е - относительный показатель жизненности (д - диаграмма, е - график); I - IV - номера участков; 1 - двукосный сенокос.

2 - одноуконый сенокос, 3 - сенокос-пастбище, 4 - пастбище, 5-II - встречаемость; 5 - с баллом "1", 6 - с баллом "2", 7 - с баллом "4", 8 - с баллом "5", 9 - с баллом "6", 10 - с баллом "7", II - с баллом "8".

ние в составе популяции особей разной жизнениости - представляет реальное соотношение особей разной жизнениости в выборке. Она может быть изображена в виде графика, диаграммы (рис. II б, в) и сравниваться так же как возрастные спектры ценопопуляции¹⁾. 3) Показатель жизнениости популяции (сумма баллов жизнениости всех особей на единицу площади) - величина, характеризующая не отдельные особи, а всю популяцию в целом. Этот интегральный показатель аналогичен оценкам жизнениости популяции в понимании других авторов (обзор литературы см. Ермакова, 1976), но мы считаем, что он более точен и объективен. Недостаток его - безразмерность. Сравнить можно ценопопуляции одного вида во времени и пространстве: больше-меньше. Для сравнения удобны диаграммы (рис. II г). 4) Четвертая характеристика - относительный показатель жизнениости - позволяет не только сопоставлять ценопопуляции друг с другом, но и оценивать их жизнениость по сравнению с максимальной P для каждого ценоза. Эта величина изменится от 0 до 1; чем она ближе к 1, тем выше жизнениость (рис. II д). С помощью $P_{отн}$ можно сравнивать не только динамику ценопопуляции вида во времени и пространстве, но и сопоставлять жизнениость разных видов. Если ценопопуляции сравнить одновременно по P и $P_{отн}$, это дает возможность определить, за счет чего преимущественно изменялась жизнениость: за счет жизнениости особей или численности.

Примеры использования всех 4 показателей для оценки состояния ценопопуляций, ее динамики во времени и пространстве опубликованы (см. Ермакова, 1976; Ермакова, Сугоркина, 1974). Описанная выше методика успешно апробирована для других злаков (Дайнеко, 1984; Дайнеко, Матвеев, 1985; Валеричкова и др., 1987). О.П. Водерникова ежегодно определяла жизнениое состояние всех особей лугового дернистого на трансектах и затем высчитывала средний балл жизнениости осо-

1) Диаграммы аналогичны предложенным недавно виталитетным спектрам В.А. Злобина (1934 а). Автор выделяет три типа ценопопуляций по соотношению особей разных классов градаций жизнениого состояния особей - высшего (а), среднего (в) и низшего (с): процветающие ценопопуляции $1/2 (a + b) > c$, равновесные $1/2 (a + b) = c$, депрессивные ценопопуляции $1/2 (a + b) < c$.

бя. Его изменения по годам позволили выявить необычную реакцию вида на режим использования луга. Два других автора устанавливали средний балл жизненного состояния и суммарную жизнеспособность ценопопуляций нескольких видов в посевах трав. Они обнаружили сезонную динамику этих параметров и увеличение их под действием удобрений и полива.

Как показали все эти работы, изменение жизнеспособности ценопопуляции, как правило, предшествует изменениям ее плотности и возрастного состава и может служить для их прогнозирования; очевидно, что эта закономерность, обнаруженная при обоих подходах к изучению жизнеспособности ценопопуляций, всеобща. К такому же выводу пришел Ю.А. Злобин (1984 а), исследуя виталитетный состав ценопопуляций.

В заключение изложенных в разделе материалов можно отметить следующее. Жизненное состояние — общее свойство биологических объектов разного уровня организации; в настоящее время оно проведено на растениях нескольких жизненных форм на уровне особи и ценопопуляции. Дифференциация ценопопуляций на биоморфологические группы по признаку жизнеспособности особей — один из адаптивных механизмов, определяющих устойчивость ценопопуляций.

В разделе представлены два подхода к познанию жизненного состояния особей у нескольких модельных видов. Однако полученные авторами материалы не исключают других подходов к разработке этой проблемы, соответствующих биологии и экологии других жизненных форм.

Л и т е р а т у р а

- Белостоков Г.П. Морфологическая структура кустовидного подраста *Quercus pedunculata* Ehrh (Fagaceae). — Бот. журн., 1974, т. 59, № 4, с. 578-588.
- Ведерникова О.П., Орлова Н.Н., Загайлова С.И. Особенности онтогенеза и жизненного состояния луговика дернистого *Deschampsia caespitosa* (L.) P.B. — Межвузовский сб. "Вопросы онтогенеза растений". Марийское книжное изд-во. — Йошкар-Ола. (1987).
- Воронцова Л.И., Гатцук Л.Е., Ермакова И.М. Жизнеспособность особей в ценопопуляциях. — В кн.: Ценопопуляции растений (основные понятия и структура). "Наука" — М., 1976, с. 44-61.
- Дайнеко Н.М., Матвеев А.Р. Некоторые особенности динамики семян ценозов. — В кн.: Динамика ценопопуляций растений. "Наука" — М., 1985, с. 126-143.
- Дайнеко Н.М. Ценопопуляционный анализ луговых агроценозов. Авт.

- канд.дисс., МПИ им. В.И.Ленина - М., 1984, 16с.
- Ермакова И.М. Онтогенез и возрастной состав популяций луговой овсяницы (*Festuca pratensis* Huds.). Авт.канд.дисс - М., 1972, 15с.
- Ермакова И.М. Жизненность ценопопуляций и методы ее определения. - В кн.: Ценопопуляции растений, "Наука" - М., 1976, с. 92-105.
- Ермакова И.М., Суторкина Н.С. Взаимоотношения погремка малого (*Rhinanthus minor* L.) с овсяницей луговой (*Festuca pratensis* Huds.) и некоторые особенности его биологии. - Науч. докл. высшей школы, Биол.наука - 1974, № 4. с. 61-66.
- Злобин Ю.А. Ценопопуляционный анализ в фитоценологии. Предпринт. Тихоокеанский институт географии. - Региональная школа-семинар по природоохранной тематике. - Владивосток ДВНЦ АН СССР, 1984 а, 60с.
- Злобин Ю.А. Ценоэтические популяции растений. - Предпринт. Тихоокеанский институт географии ДВНЦ АН СССР. Региональная школа-семинар по природоохранной тематике. - Владивосток ДВНЦ АН СССР, 1984 б, 51с.
- Коженикова Н.Д. Биология и экология Тянь-Шанской оли. - Фрунзе, "Илим", 1982. 293с.
- Курченко Е.И. Онтогенез и разногодичная изменчивость состава популяции полевицы тонкой. - В об.: "Возрастной состав популяций цветковых растений в связи с их онтогенезом". Изд-во МПИ им. В.И.Ленина - М., 1974, с. 70-87.
- Малиновский К.А., Царик И.В., Жданов Г.Г., Климишин А.С., Кордицкий Я.В. Популяции травянистых растений. - В кн.: Дигрессия биогеоценоэтического покрова на контакте лесного и субальпийского поясов в Черногорье. - Киев, "Наукова думка", 1984, с. 92-135.
- Смирнова О.В., Чистякова А.А., Истомина И.И. Квазисемянность как одно из проявлений фитоценоэтической толерантности растений. - Журн. общей биологии, 1984, т. XLV, № 2, с. 216-225.
- Уранов А.А. Жизненное состояние вида в растительном сообществе. Бюл. МОИП, отд.биол. 1960, т. 66, вып. 3. с. 77-92.
- Чистякова А.А. Большой жизненный цикл *Tilia cordata* Mill. - Бюл. МОИП, отд. биол. 1979, т. 84, вып. 1. с. 95-96.
- Vegetation-Blauquet J. Pflanzensoziologie. Grundzüge der Vegetationskunde. 2. Aufl. Wien., 1951, 631s.

2. Некоторые аспекты организации и методики комплексных ботанико-зоологических исследований

При изучении природных биоценозов весьма продуктивны исследования взаимоотношений между фито- и зоокомпонентами путем структурно-функционального анализа как консорциев, так и разнообразных цепей питания. Это в настоящее время признано одним из наиболее важных направлений при углубленном исследовании биогеоценотических систем (Мазянг, 1966; Работнов, 1978; Дылис, 1973; Селиванов, 1976, 1986).

Однако консортивные отношения и пищевые цепи в биогеоценотических системах до сего времени недостаточно изучены, несмотря на важное их значение для биологической науки и практики лесного и сельского хозяйства. Понятие консорциев многими исследователями рассматривается неоднозначно (Резолюция Всесоюзного совещания "Значение консортивных связей в организации биогеоценозов", 1979).

Комплексные ботанико-зоологические исследования в Проблемной биологической лаборатории МГУ им. В.И.Ленина проводятся в течение 20 лет. Первыми организаторами и руководителями этих работ были С.П.Наумов, Ф.Н.Правдин, А.А.Уранов, а первыми исследователями в нашем коллективе были Н.И.Шорина, Х.П.Мамаева. В последующем изучении взаимоотношений фито- и зоокомпонентов в разных аспектах занимались Л.И.Воронцова, Л.Е.Гатцук, В.С.Гусева, В.Н.Бгорова, Н.Ф.Литвинова, Х.П.Мамаева, С.Н.Фирсов.

Результаты исследований убедили авторов присоединиться к пониманию консорции, предложенному В.И.Баоллевым (1983): "консорция - это совокупность организмов, являющихся на какой-либо особи растения или животного, питающихся тканями этой особи или просто прикрепляющихся к ней, использующих ее в качестве убежища". И.А. Селиванов (1974) указывал, что консорции отличаются от цепей питания тем, что отражают не только трофические взаимосвязи, но и ограничиваются прямыми контактными связями между консорбентами. Такого же мнения придерживался и А.А.Корчагин (1976), считая, что консорцию надо ограничивать прямыми, непосредственными связями между центральным ее членом и консортами. Иначе исчезает всякая граница между консорцией и сообществом. Авторы коллективной монографии "Биокомплексная характеристика основных ценообразователей растительного покрова Центрального Казахстана" (1969) отмечали, что консорция охватывает только непосредственные связи центрального вида-продуцента в пределах одного биоценоза.

В основе пищевых цепей лежат принципиально иные, часто опосредованные, связи. Они устанавливаются не на организменном, а на популяционном уровне. При изучении консортивных связей непосредственным объектом анализа являются индивидуальные консорции, центрами которых выступают отдельные особи. Однако, чтобы достаточно точно охарактеризовать консорции и отдельные ее структурные части, раскрыть взаимоотношения фито- и зоокомпонентов, необходимо иметь для них количественные и качественные показатели на популяционном уровне. Это достигается соответствующей выборкой индивидуальных консорций в исследуемых биоценозах, позволяющей охарактеризовать тот или иной тип консорций - клональный, ценопопуляционный, видовой и пр.

За период работы в нашем коллективе сложились некоторые методические принципы в организации комплексных ботанико-зоологических исследований в природных биоценозах и агроценозах, которые, на наш взгляд, расширяют и углубляют известные в литературе подходы к изучению консорций.

2.1. Основные принципы организации комплексных ботанико-зоологических исследований и этапы их проведения

Длительный опыт показывает, что организацию комплексных исследований и составление программы, включающей выбор объектов, детальность и последовательность изучения консорций и цепей питания, целесообразно осуществлять в тесной связи с общей программой исследовательского коллектива, изучающего различные аспекты структуры и функционирования популяций растений и животных в природных биоценозах и в культуре.

Критерии, используемые при подборе консорций, типов консорций и биоценозов, в которых проводится их сравнительное изучение, должны объединять биоморфологические, флористико-систематические, эколого-ценотические признаки и свойства. В каждом конкретном случае спектр признаков и свойств, используемый для подбора консорбентов, и ряд биоценозов должны определяться целями исследования и особенностями объектов. Однако, в любом случае должен использоваться такой комплекс признаков и свойств, который наиболее полно отражает существенные черты структуры и функционирования как консорбентов, так и биоценозов, в которых проводится изучение консорций и цепей питания.

Наиболее эффективно сбор полевого материала проводить в одних и тех же ценозах по всем программам. Это позволяет в последующем

достаточно широко использовать полученные материалы как при анализе консорциев и цепей питания, так и при анализе различных сторон жизнедеятельности растений и животных.

Так, при проведении онтогенетически-популяционных исследований в наших работах большое внимание уделяется изучению биологических и фитоценологических аспектов возобновления растений в естественных ценозах. В этой связи при организации комплексных ботанико-зоологических работ в пойменных биоценозах основное внимание уделялось изучению консортов, связанных с репродуктивными органами видов-концетров консорциев.

Изучение консорциев (или отдельных их структурных частей) проводится параллельно с изучением онтогенеза, структуры и динамики ценопопуляций растений, выступающих их концетрами в одном и том же ряду биоценозов, что будет показано ниже.

Комплексные исследования, включающие изучение консортивных связей и пищевых цепей биоценологических систем, целесообразно проводить несколькими этапами, когда каждый последующий этап работы включает более расширенную и углубленную программу по сравнению с предыдущим. Это можно реализовать разными путями: а) работа выполняется параллельно исследователями разных специальностей в одном коллективе в течение какого-либо временного интервала; б) исследования проводятся одновременно несколькими коллективами по согласованной программе и с использованием однотипной методики.

Один из этих путей (а) продемонстрируем на примере наших исследований. На первом этапе в программу включалось изучение структуры консорциев одного вида-концетра-доминанта или содоминанта в биоценозе, имеющего существенное практическое значение (кормовое, лекарственное, техническое и пр.). Из консортов изучали группу организмов, связанных с генеративной и вегетативной сферой видов-концетров консорциев (Воронцова и др., 1976; Мамаева, Воронцова, 1978). Обширный материал, характеризующий структуру и функционирование консорциев, который был получен на первом этапе работ, в значительной степени способствовал разработке программы следующего этапа.

На втором этапе программа комплексных исследований включает уже сравнительное изучение консорциев группы видов-концетров в довольно широком ряду биоценозов. Ее предусматривается изучение: 1) структуры и функционирования всех исследуемых консорциев (элементов консорциев); 2) комплекса признаков и свойств консорцентров, обеспе-

живающих их совместное функционирование в биоценозах; 3) общих закономерностей и специфических черт в структуре и функционировании консорциев, концентры которых существенно различаются по биоморфологическим свойствам; 4) комплекса признаков и свойств (или отдельные признаки и свойства) компонентов консорциев, обуславливающих как общие закономерности, так и специфические черты в структуре и функционировании консорциев с различными видами-концентрами; 5) характера влияния эндогенных и экзогенных факторов на структуру и функционирование консорциев.

2.2. Основные варианты подбора концентров консорциев

При составлении программ комплексных исследований с учетом выше изложенных принципов, возможно несколько вариантов (схем) подбора концентров консорциев. Необходимо заметить, так как нами были изучены консорциевы, образованные растениями, то варианты подбора концентров будут относиться только к ним.

В пределах флоры исследуемых биоценозов группа видов-концентров может включать растения одного или нескольких семейств (или представители всех семейств). Среди выделенных концентров консорциев должны быть: 1) виды наиболее распространенных (или наиболее характерных) или всех жизненных форм, представленных в биоценозе, 2) виды с различными способами самоподдержания ценопопуляций (семенной, преимущественно вегетативной, смешанной), 3) виды, относящиеся к одной жизненной форме, но существенно различающиеся между собой по размеру дерновин, куста, числу парциальных кустов, продолжительности большого жизненного цикла, продолжительности онтогенеза побегов и пр., 4) виды, являющиеся представителями экологических групп флоры биоценозов, 5) виды, входящие в разные группы по фитocenотической роли в исследуемых сообществах. Так, при использовании в сочетании вариантов, указанных выше, подбора видообразователей консорциев в пойменных биоценозах была составлена группа растений, включающая 11 видов злаков. В исследуемую группу вошли злаки: рыхлокустовые, плотнодерновинные, длиннокорневищно-плотнодерновинные, дланнокорневищно-рыхлокустовые, длиннокорневищные, различающиеся только семенным путем, преимущественно вегетативным или смешанным (семенным и вегетативным) путями. У представителей рыхлокустовых и плотнодерновинных злаков средний размер дерновины или кустов составлял 1,5 - 8,6 см, у длиннокорневищных - число парциальных кустов в системе особи колебалось от 6,8 до 10. Продолжительность большого

измененного цикла была от 5-7 лет до 20-25 лет, а онтогенеза побегов - от I до 4 лет. Изученные виды существенно различались по уровню репродуктивной способности, характеру цветения и плодоношения и пр. Одни из видов характеризовались большей мезофитностью, другие коарофитностью (Диагнозы и ключи. Ч. I., 1980; Егорова и др., 1982 а).

2.3. Принцип выделения признаков и оwoйств консорциентов, подлежащих качественной и количественной характеристике при изучении консорциий

Здесь сохраняется тот же принцип, что и при подборе концентров консорциий: качественные и количественные показатели этих признаков, полученные в исследуемых биоценозах, должны достаточно полно и объективно характеризовать структуру и сопряженное функционирование компонентов консорциий. С этой целью надо проанализировать довольно большое число признаков и оwoйств компонентов консорциий как на организменном, так и ценопопуляционном (клональном, популяционном, видовом - в зависимости от поставленных задач и особенностей объектов) уровнях.

В качестве примера приведем комплекс признаков, использованных нами для концентров консорциий: 1) на организменном уровне - жизненная форма, продолжительность онтогенеза особей и побегов, размер растений (диаметр дерновины или куста), число парциальных кутов или длинокорневидных побегов, общее число побегов и отдельно генеративных¹⁾, высота побегов, облиственность их, биомасса, длина соцветий, потенциальная, уловно-реальная и реальная семенная продуктивность, структура и размер цветков, их окраска, характер цветения в течение вегетационного периода и суточный ритм цветения, характер созревания и оwoшения плодов, их размеры, 2) на ценопопуляционном уровне - общее число особей и численность отдельных возрастных групп на единицу площади, смертность особей, обусловленную жизнедеятельностью консорциентов, число генеративных побегов на единицу площади, число проростков (или вегетативных диаспор) на единицу площади.

Для характеристики консорциентов в структуре консорциий изучали:

- 1) видовой состав консорциентов, 2) численность популяций (локальных, 1) Анализ генеративных побегов и установление степени генеративности в структуре концентров консорциий особенно важны, когда жизнедеятельность консорциентов (или отдельных фаз их онтогенеза) осуществляется в их генеративной сфере.

экологических, географических), среди консортов выделяли группы по характеру деятельности, определяли численность консортов по фазам и стадиям развития, онтогенез консортов (циклы развития, число поколений, плодовитость, продолжительность отдельных поколений и пр.), активность консортов в отдельные фазы их онтогенеза.

2.4. Методы подбора биоценозов и свойства, подлежащие количественной и качественной характеристике при изучении в них консорций

При подборе ряда биоценозов, в которых проводится сравнительное изучение консорций, как мы уже указывали выше, наиболее существенно соблюдать следующие правила: а) группа видов-концентов консорций должна составлять основу растительного покрова, б) в последующем ряду биоценозов фитоценотическая роль концентов консорций должна меняться от доминирующей до отсутствующей.

Учитывая опыт нашей работы, можно предложить два пути подбора биоценозов: 1) экоэкспериментальный; 2) выделение естественного ряда биоценозов с меняющимся в них обилием видов-концентов консорций.

При изучении консорций в пойменных биоценозах мы использовали первый путь. В ценозе, где выделенная группа видов-концентов составляла основу растительности, было изучено исходное состояние (флористический состав, соотношение компонентов по проективному покрытию и весовому обилию). После изучения исходного состояния в этом ценозе выделяли три участка: на одном из них перестали вносить удобрения; на другом - дозу внесения минеральных удобрений увеличили до $N_{120}P_{60}K_{60}$ по сравнению с исходной - $N_{30-40}P_{10}K_{10}$; на третьем участке сохраняли режим хозяйственного использования, при котором от года к году не были постоянными ни сроки покоса растительности, ни дозы внесения удобрений. В результате антропогенной трансформации растительности за короткий срок существенно изменилась ее флористическая структура (флористический состав, соотношение компонентов, соотношение биологических групп, полидоминантность, сменодоминантность) и жизненное состояние видов-концентов, по сравнению с исходным (Егорова, 1981). Это позволило в последующем проследить в них изменение структуры и функционирования консорций при различной фитоценотической роли концентов консорций и одновременно выяснить влияние антропогенных факторов на эти процессы; определить влияние жизненного состояния растений-хозяйина на функционирование поселяющихся на нем организмов (Егорова и др., 1982 б, 1985; Воронцова и др., 1985). Второй путь подбора

биоценозов для изучения консорциев вряд ли нуждается в пояснениях. Он также использовался в наших исследованиях (Воронцова и др., 1955). В зависимости от целей исследования варианты подбора биоценозов, безусловно, могут быть значительно расширены.

Для характеристики растительности биоценозов изучали: флористический состав, проективное покрытие растительного покрова в целом и отдельных компонентов, биомассу на единицу площади и соотношение компонентов по обилию надземной массы, общее число побегов и число генеративных побегов на единицу площади.

Известно, что функционирование консорциев и их консорцирование в большой степени зависит от погодных условий и окружающих микроусловий. При проведении комплексных исследований наличие количественных характеристик по этим свойствам окружающей среды значительно расширяют представления о механизмах функционирования и динамике консорциев. Мы считаем полезным иметь следующие данные: количество осадков в течение вегетационного периода, температура воздуха и относительная влажность, освещенность, температура и влажность поверхностных слоев почвы и воздуха, характеристика слоев почвы, где размещается основная масса корневых систем консорциев и осуществляется развитие консорциев или их отдельных стадий онтогенеза.

Материалы, полученные при проведении комплексных ботанико-зоологических исследований по выше изложенной программе, в совокупности с изучением видов-консориентов онтогенетически-популяционным методом в одном ряду биоценозов позволили при анализе структуры и функционирования консорциентов использовать качественно и количественные характеристики широкого спектра свойств и признаков особей и ценопопуляций (популяций) растений и животных (табл. I).

Корреляционный анализ материала дал возможность раскрыть закономерности сопряженной эволюции фито- и зоокомпонентов биоценозов. Аналогичные материалы, полученные в биоценозах при различной фитоценотической роли видов-консориентов, показали, что изменение жизненного состояния их особей и ценопопуляций существенно влияет на численность консорциентов и ее динамику как в естественных ценозах, так и агроценозах. Например, численность популяций галлиц, поселяющихся в генеративных органах кочерыжки безостого и лисохвоста лугового, уменьшилась по годам параллельно изменению кормовой базы.

В агроценозах функционирование консорциентов было тесно связано с абсолютным возрастом агроценопопуляций вида-консориента (рис. 1).

Таблица I

Характеристика признаков и свойств особей и популяций концентров и популяций консортов консорции

№	В и д ы	Морфологическая форма	Способ размножения		Продолжительность онтогенеза (годы)		Размер дерно-виш, см	Число парциальных кустов, шт.	Число побегов в особи, шт.	Высота побегов, см.
			качественная характеристика	в баллах	особей	побегов				
1.	Полевица гигантская	рыхло-кустовая	семенной	5	6-8	1-2	4,1	-	19,0	73,2
2.	Лисохвост луговой	"-	"-	5	15-17	3-4	7,2	-	16,9	96,2
3.	Костер безостый	длинно-корневая	преобладает вегетативный	1	15-17	1	-	6,8	16,1	111,6
4.	Цырей ползучий	"-	"-	1	12-15	1	-	10,8	12,3	105,0

Продолжение таблицы I

№	Биомасса, г.	Абсолютный вес семян, г.	% генеративных побегов на особь	ПСП	УРСЦ	РСЦ	Плодообразование, г	Срок созревания семян в баллах	Энергичность формирования семян, в баллах	Число взорванных семян на особь	Число консортов на генеративный куст, шт.	Число консортов на особь, шт.
1.	3,4	0,11	33,7	1043	727	307	29,8	2	2	7198	0	0
2.	4,5	0,43	40,3	248	243	112	49,4	2	5	1679	80	3211
3.	19,8	3,8	10,3	228	99	56	24,6	2	3	1640	490	7963
4.	19,1	3,13	9,4	90	49	32	34,7	1	1	321	0	0

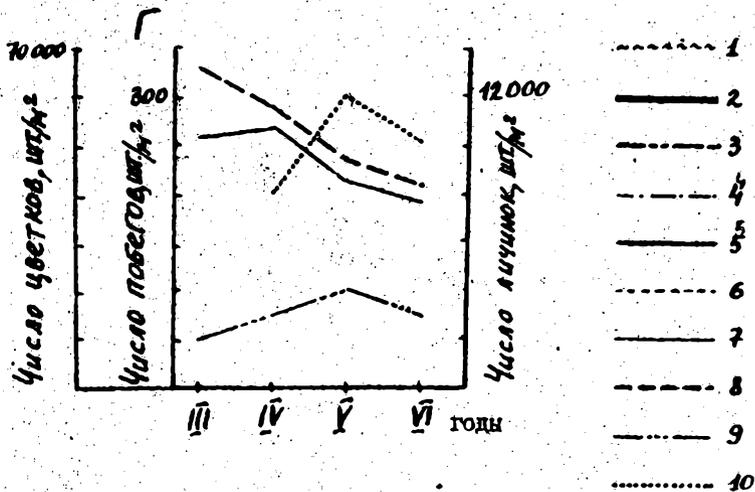
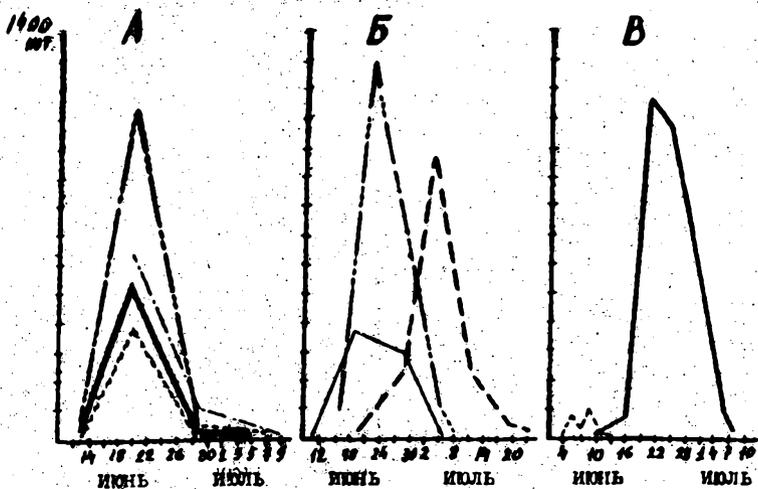


Рис. 1. Сезонная и многолетняя динамика численности галлиц в соцветиях коостра и взаимосвязь этих процессов с некоторыми III параметрами.

А - сезонная динамика личинок галлиц на посевах разного возраста (суходольные местообитания), Б - сезонная и погодичная динамика личинок галлиц (пойменные местообитания), В - сезонная динамика лета янго и численности личинок галлиц в соцветиях коостра (пай-меншье местообитания), Г - сопряженная динамика численности личинок

нок галлиц и кормовой базы. На оси абсцисс в рис. А, Б, В – даты наблюдений. I – третий год жизни костра безостого; 2 – четвертый год жизни; 3 – пятый год жизни; 4 – шестой год жизни; 5 – численность имаго; 6 – численность личинок; 7 – число генеративных побегов; 8 – число цветков; 9 – пойменные местообитания; 10 – суходольные местообитания. Ш – VI – абсолютный возраст агроценопопуляций костра.

Таблица 2

Взаимосвязь динамики численности галлиц и кормовой базы

	костра безостый				лисохвост луговой			
	1977 г.	1978 г.	1979 г.	1980 г.	1977 г.	1978 г.	1979 г.	1980 г.
Относительная доля цветков 1978-1980 гг. (%) по сравнению с 1977 г.	100	72,0	47,1	66,5	100	93,2	56,7	63,5
Относительная доля личинок галлиц (%) 1978-1980 гг. по сравнению с 1977 г.	100	31,7	10,1	18,6	100	90,6	40,9	67,1

Функционирование консортов, в свою очередь, оказывает существенное влияние на виды-конценты, особенно это резко проявляется при высокой их численности. В 1977 году в пойменных ценозах численность личинок в соцветиях костра безостого была в среднем 490 шт/ген. побег. Реальная семенная продуктивность в этом году у костра безостого составляла 0,75 шт/ген. побег, по сравнению со средней реальной семенной продуктивностью за 10 лет – 56 шт/ген. побег.

Данные литературы показывают, что программа комплексных исследований может быть углублена за счет включения в нее вопросов по изучению физиологических процессов в функционировании консорций (Рафес, 1976).

Механизмы взаимоотношений, изученных нами фито- и зоокомпонентов, имели бы более широкое обоснование, располагая мы, помимо имеющихся материалов, данными по физиологическим процессам в функционировании консорций. Методика по изучению признаков и свойств консорбентов (на организменном и популяционном уровнях) и биоценозов, используемых для количественной и качественной характеристики при изучении консорций, изложена, в основном, в отдельных главах методического пособия "Изучение структуры и взаимоотношения ценопопуляций" (1986), а также опубликована ранее (Цено-

популяции растений, 1976, 1977). В этой главе мы остановимся только на тех методических вопросах изучения признаков и свойств консорциентов, которые не описаны в других разделах пособия и ранее не оупубликованы.

2.5. Методика определения кормовой базы для консорциев, поселяющихся в генеративных органах концентров консорциев

Для изучения консорциев в пойменных биоценозах и в культуре кормовую базу для зооконсорциев характеризовали числом цветков на единицу площади в пределах ценопопуляций концентров консорциев. С одной стороны, это позволяет вести сравнительный анализ структуры и функциональности консорциев в естественных условиях, в культуре, и в любом ряду условий независимо от численности и жизнеспособности концентров консорциев в пределах ареалов. С другой стороны, это дает возможность сравнивать и анализировать консорциев с различными видами-концентрами независимо от структуры их генеративной сферы.

Для определения числа цветков на единицу площади необходимо иметь данные по средней потенциальной семенной продуктивности и по числу генеративных побегов на единицу площади. При определении числа генеративных побегов на единицу площади в пределах каждой ценопопуляции концентра консорциев закладывали по 6-8 площадок размером 1 м^2 (число площадок может быть увеличено в зависимости от площади, занимаемой всей ценопопуляцией и характера размещения в ней особей исследуемого концентра) случайным методом и подсчитывали на каждой площадке число генеративных побегов. Работу проводили в период полного цветения растений. Сбор материала по числу генеративных побегов на единицу площади можно совмещать с проведением геоботанических описаний.

В тех случаях, когда изучение консорциев ведется параллельно и в одних и тех же биоценозах о популяционных или популяционно-онтогенетических исследованиями, данные по числу генеративных побегов на единицу площади можно с большой точностью получать косвенным путем. Для этого используются материалы по численности генеративных побегов особи и численности на единицу площади, получаемые при изучении структуры ценопопуляций концентров консорциев.

2.6. Методика изучения видового состава, численности консорциев и выделения среди них групп: по специализации, активности, наиболее массовых

Для получения статистически достоверного материала проба должна состоять из 50-100 растений. Их число в пробе устанавливается в зависимости от морфологических свойств. В каждом конкретном случае должна соблюдаться закономерность: при большей потенциальной семенной продуктивности проба состоит из меньшего числа растений-концентров, а при меньшей, наоборот - из большого числа. В первый период сбора материала необходимо обработать несколько контрольных проб с разным числом растений и провести статистический анализ. Сбор проб может проводиться случайным методом в пределах ценопопуляции независимо от возрастного состояния, жизненности; методом объединения по отдельным возрастным состояниям и уровням жизненности.

Растения отгаиваются вместе с корневой системой и другими подземными органами (корневищами, луковицами и пр.) и помещаются в полиэтиленовые пакеты. Сбор проб начинают с начала вегетационного сезона и продолжают до его окончания. Интервал между взятием проб, как правило, составляет 5-10 дней, но он может колебаться в зависимости от погодных условий, темпов онтогенеза побегов особей и онтогенеза консортов, физических свойств почвы и т.д.

При определенном видовом составе консортов анализируются все органы растений - корни, побеги, отдельно листья, цветки, плоды. Анализ проб проводится как в полевых условиях, сразу же после их взятия, так и в лаборатории. При этом с каждого экземпляра растений собирают все взрослые особи консортов, яйца, личинки, куколки. В случае необходимости (например, для определения видов энтомокомплекса) из личинок выводят имаго. Имаго можно выводить как в полевых условиях, так и в лаборатории. Онтогенез выделенных консортов-фитофагов изучали по общепринятой методике (Правдин, 1957; Кожанчиков, 1961).

При изучении консортов в генеративных органах используют различные методы в зависимости от структуры соцветий, цветков, плодов.

Для растений, у которых каждая генеративная побег имеет 1-2 цветка (например, у безвременника великолепного) методика изучения консортов рассмотрена в отдельной статье (Мамаева, Краснова, 1971). Для растений, у которых в структуре соцветий много цветков, наиболее детально методика была опробована на примере изучения злаков и бобовых в пойменных ценозах и в культуре. Для злаков и бобовых каждая проба состоит из 50 объединенных соцветий. Первые пробы собирали перед цветением и продолжали их сбор до полного

оозревания плодов. Соцветия сразу после сбора помещали в полиэтиленовые пакеты, в которых они оставались в течение всего срока их анализа. Интервал между взятием проб зависит от продолжительности развития тех или иных стадий в онтогенезе консортов. В пакетах соцветия подохают сравнительно медленно. В этих условиях личинки фитофагов завершают питание, достигают зрелости и покидают цветки для миграции на окукливание, если оно происходит не в цветках. В период миграции они оказываются в пакетах, где их легко подсчитать.

Для тех видов консортов, у которых окукливание происходит внутри цветков, численность яиц, личинок и куколок определяют путем просмотра цветков под бинокляром. При анализе плодов их вскрывают и просматривают под бинокляром или лупой. Плоды лучше анализировать сформировавшиеся, ближе к полной спелости, так как в недозрелых плодах растений яйца консортов не заметны или мало заметны и их трудно правильно подсчитать. В этот период также трудно определить с необходимой точностью число недоразвитых, поврежденных и здоровых плодов.

В тех случаях, когда концентры консорций имеют достаточно высокую реальную семенную продуктивность (свыше 100-150 плодов на один генеративный побег или генеративную особь), в пробе просматривают не более 100 плодов у одной особи (или любой другой учетной единицы). Полученный цифровой материал при обработке всех проб используется как для характеристики численности консортов в данных фазах развития, так и ее сезонной динамики.

Параллельно с установлением видового состава консортов, при анализе особей растений и отдельных их органов регистрируют все повреждения их различными видами, что позволяет в последующем разделить все исследуемые консорты по группам деятельности и характеру повреждений, выделить среди них наиболее массовые группы.

Дополнительно для выявления активности отдельных консортов и определения характера их деятельности наблюдения проводят непосредственно в биоценозах. Для этого перед началом наблюдений отмечают 5-6 модельных экземпляров отдельно среди растений виргинильного, генеративного и постгенеративного периодов. В зависимости от целей исследования, модельные экземпляры можно выделять среди растений каждого возрастного состояния и уровня живучести. Выделенные особи этикетуют и наблюдения за ними проводят или в течение всего вегетационного периода (у растений виргинильного и постгенеративного периодов), или в течение периода формирования соцветия, цветения, оозревания плодов (у генеративных особей).

В процессе наблюдений, например, за фитофагами отмечают время откладки яиц, подсчитывают их число, отмечают появление личинок, продолжительность личиночной стадии, устанавливают характер деятельности личинок (погрызы, сососы, образование мий, галлов и пр.), время и место окукливания личинок, количество поколений.

Численность личинок консортов, развивающихся в генеративных органах, но уходящих на окукливание в почву, можно определять путем анализа почвенных проб. Их берут объемом 1 дм³ в 20–25 кратной повторяемости по диагонали исследуемого биоценоза. Интервал между взятием очередных проб составляет 5–6 дней. Наблюдения проводят в течение всего вегетационного сезона. Пробы анализируют в лаборатории путем промывания образцов или при помощи электоров Берлезе-Тульгрена.

Для определения численности имаго насекомых, личинки которых окукливаются в почве, мы сконструировали ловушки — железные колпаки диаметром в нижней части 15–17 см, высотой 40–50 см (рис. 2).

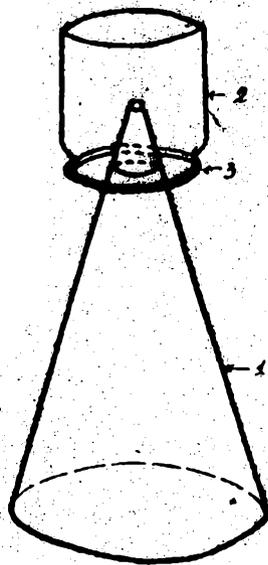


Рис. 2. Ловушка для определения численности имаго, развивающихся в почве. Условные обозначения: 1 — железная конусовидная воронка, 2 — стеклянная банка, 3 — полиэтиленовая крышка с отверстием.

На каждом участке в зависимости от его размера устанавливает 10–20 ловушек. В них окукливаются имаго, вылетающие из почвы. Ловушки проверяют ежедневно и подсчитывают число имаго. Данные по численности имаго можно использовать для прогнозирования численности личинок в соцветиях. Если при весен-

нем вылете численность имаго галлиц в посевах костра составляет 10–20 экземпляров на ловушку, то в последующем следует ожидать, что численность личинок данного вида составит 200–250 штук на одно соцветие. При такой численности личинок потери урожан семян растений,

необработывавшихся инсектицидами, составят около 30%.

2.7. Методика изучения некоторых элементов пищевых цепей на примере ортоптеронидной группы

Изучение пищевых цепей в комплексе с изучением коэорций наиболее полно раскрывает структуру и функционирование фито- и зоокомпонентов в природных биоценозах (Доронцова и др., 1965). Опыт работы показал, что при изучении пищевых цепей в программу исследований необходимо включать следующие вопросы: 1) определение видового состава зоокомпонентов, 2) определение численности зоокомпонентов и отдельных групп, 3) определение видового состава отдельных групп зоокомпонентов, 4) анализ функционального значения отдельных групп, 5) изучение пищевой избирательности, 6) определение количества поедаемой пищи, 7) выявление биоценотического эффекта.

В главе 2.4. перечислены основные параметры, необходимые для характеристики растительного покрова биоценозов в которых ведутся комплексные исследования. При изучении пищевых цепей важно также иметь данные по плотности растительного покрова. Ее мы изучали на трансектах размером 2 x 15 м, которые закладывали в пределах каждого участка в 2-х кратной повторяемости. Счетная единица выбиралась с учетом специфики биоморфы каждого изученного вида.

2.7.1. Определение видового состава, численности и соотношения групп зоокомпонентов

Для этих целей используются стандартные энтомологические сачки из мельничного газа (диаметр 30 см, длина ручки 1,5 м). В дно сачка монтируется пластмассовый стакан диаметром 8-10 см без дна. Сачок в месте соединения со стаканом во время кошения перевязывают. После каждого укуса (50 взмахов) пластмассовый стакан опускают в полиэтиленовый мешок. Завязку между стаканом и сачком развязывают, а содержимое сачка через стакан обсыпают в мешок, в который опускают этикетку с указанием часа, даты учета и номера укуса. Каждый учет составляет 10 укусов. Насекомых в мешочке слегка подмаривают аэрозолем "Прима". Затем содержимое мешка помещают в плоскую ванночку, где насекомых раскладывают по систематическим группам, которые затем анализируют: выявляют их состав и численность, определяют соотношение видов и групп.

Принимая во внимание чрезвычайную динамичность беспозвоночных травостоя в течение суток, для более полного выявления состава энтомокомплекса и соотношения его компонентов в разные часы суток

целесообразно проводить учеты круглосуточно с интервалом в 3 часа. В течение суток в результате вертикальных миграций насекомых отмечают существенные изменения в их численности в разные часы (Литвинова и др., 1982). Круглосуточные учеты дают возможность выявить доминирующие виды, роль которых в биоценозе является определяющей.

Для определения численности отдельных групп насекомых (например, саранчовых) могут быть использованы и другие методы: трансект, биоценометра, мечения (Щащин и др., 1972). Наш опыт работы показал, что наиболее достоверным и удобным из них является метод трансект. Он состоит в том, что исследователь медленно продвигается по прямой полосе длиной 25 м, внимательно просматривая пространство впереди себя шириной в один метр, регистрируя всех замеченных прямокрылых. Трансекты лучше закладывать в 25-кратной повторности, что обеспечивает получение достаточной степени точности. В результате мы получаем плотность саранчовых на 625 кв.м (25 трансект по 25 м) каждая и затем определяем среднюю плотность их на 1 кв.м.

Однако только методом трансект не всегда удается выявить плотность всех видов прямокрылых (большая численность, высокий травостой, разновозрастный состав популяций и т.д.). В таких случаях этот метод дополняется оборами по времени. При таком сборе за единицу учета принимается сбор, проведенный за 1 час. Исследователь вручную отлавливает всех саранчовых, оказавшихся в поле зрения как на растениях, так и на поверхности почвы. При сборе изымаются как взрослые особи, так и личинки.

Собранных насекомых определяют по видам и находят их процентное соотношение. Используя ранее полученную методом трансект общую плотность групп (видов) на 1 кв.м, рассчитывается далее абсолютная численность с учетом материалов, полученных при сборе за 1 час. Зная процентное соотношение видов, с одной стороны, и общее количество экземпляров на 1 кв.м, выявляют численность каждого вида, исходя из того процента, который он занимает в группировке.

2.7.2. Определение кормовой специализации и количества поедаемой пищи

При этом целесообразно использовать несколько измененную (Сычев, 1968) методику Сингха (Singh, 1961). В каждом опыте должно участвовать 25 экземпляров одного вида. Их отлавливают вечером и выдерживают в садке (типа школьного террариума) без пищи до утра. На следующее утро - около 10 часов им дается корм. К этому времени насекомые достаточно голодны, чтобы не медлить с питанием, но

и не так голодны, чтобы есть все подряд. Выдержанным таким образом насекомым предлагают набор из 6-8 видов растений, которые помещают в пробирки с водой. Пробирки плотно прикрепляют к дну садка, а садки выносят из лаборатории и ставят в уловил, приближенные к естественным.

С момента подачи корма в течение часа через 5 минут подсчитывают количество экземпляров, питающихся на том или ином виде растений. При повторении опыта порядок расстановки растений в садке меняют, чтобы был сведен к минимуму элемент случайности. Степень предпочтительности каждого растения вычисляют по количеству питающихся особей.

Для определения количества пищи, поедаемой одной особью саранчового за сутки, опыты проводятся в полевой лаборатории. В картонное дно садка, где находятся голодные саранчовые (25 самцов и 25 самок) ставят букеты доминирующих видов растений в пробирках с водой. Растения опыта и контроля взвешивают до начала опыта и после его окончания. Полученные результаты надо разделить на количество питающихся особей.

Для определения количества пищи, поедаемой отдельными видами насекомых с единицы площади (например, с га) за сутки необходимо иметь данные по плотности их на га и по количеству пищи, потребляемой одной особью за это время. Имея данные материалы для вида, группы видов, всего энтомокомплекса нетрудно определить количество биомассы, отторгаемой зоокомпонентами с единицы площади биоценозов за любой период: декаду, месяц, вегетационный сезон и пр.

Некоторые аспекты степени воздействия насекомых на ценопопуляции растений можно установить путем определения соотношения (в %) количества поврежденных листьев к общему числу обследованных листьев. Для этого просматривают все растения исследуемых видов на площадках 0,25 кв. м, заложённых в 10-кратной повторности в каждом биоценозе. Наблюдения проводятся в течение вегетационного сезона.

Л и т е р а т у р а

- Быксомплексная характеристика основных ценозообразователей растительного покрова Центрального Казахстана. Изд-во "Наука", Л., 1969, ч. II. 336с.
- Васильевич В.И. Очерки теоретической фитоценологии. - Л. "Наука", 1983. 347с.
- Воронцова Л.И., Гатцук Л.Б., Мамаева Х.П. Опыт изучения энтомоценозов на анабазисе безлистном (*Anabasis arhylla* L.) в

- связи с его возрастным состоянием. - В об.: Значение консортивных связей в организации биоценозов. - Пермь, 1976. с.269-270.
- Воронцова Л.И., Гусева В.С., Егорова В.Н., Литвинова Н.Ф., Мамаева Х.П., Фирсов С.Н. Сопряженная динамика ценопопуляций растений и некоторых видов насекомых-фитофагов в естественных биоценозах. - В об.: Динамика ценопопуляций растений. - М. Наука. 1985, с. 95-110.
- Диагнозы и ключи возрастных состояний луговых растений. Изд. МГУ им. В.И.Ленина - М. 1980, ч. I. 109с.
- Дылис Н.В. О структуре консорций. - Журн. общ.биол. 1973, т.34, вып. 4, с. 575-580.
- Егорова В.Н. Влияние эколого-антропогенных факторов на флористический состав пойменных лугов (Московская область). - Раст. ресурсы, 1981, т. 17. с. 257-263.
- Егорова В.Н., Мамаева Х.П. Некоторые аспекты возобновления ценопопуляций злаков и структуры их консорций в пойменных биоценозах р. Оки. - В об.: Биология, экология и взаимоотношения ценопопуляций растений. - М. 1982 а. с. 6-10.
- Егорова В.Н., Мамаева Х.П., Фирсов С.Н. Влияние антропогенных факторов на возобновление ценопопуляций злаков и связанных с ними насекомых в пойме р. Оки. - В об.: Кивотный мир центра лесной зоны Европейской части СССР. Калинин. 1982 б. с. 102-125.
- Егорова В.Н., Мамаева Х.П., Фирсов С.Н. Динамика структуры и жизнеспособности особей и агроценопопуляций коотра безостого и связанных с ними насекомых. - В об.: Динамика ценопопуляций растений. - М. Наука. 1985. с. 159-174.
- Изучение структуры и взаимоотношения ценопопуляций (Методические разработки для студентов биологических специальностей). Изд-во МГУ им. В.И.Ленина - М. 1986. 74с.
- Команчиков И.В. Методы исследования экологии насекомых. - М.: Высшая школа. 1961. 283с.
- Корчагин А.А. Строение растительных сообществ. - В кн.: Полевая геоботаника. - Л. 1976. т. 5. с. 7-313.
- Литвинова Н.Ф., Гусева В.С., Крыгин А.Ю. Суточная динамика беспозвоночных в травостое крупнотравных полусаванн. - Зоол.журн. 1982, т. 61, вып. 6. с. 945-947.
- Мазинг В.В. Консорции как элементы функциональной структуры биоценозов. - Тр. МОИП. 1966, т. 27. с. 117-127.

- Мамаева Х.П., Воронцова Л.И. Значение насекомых в семенном возобновлении анабазиса безлистного (*Anabasis arhylla* L.). - Уч. зап. МГУ им. В.И.Ленина. - М. 1978. с. 145-156.
- Мамаева Х.П., Краснова Н.К. Опылители безвременника великолепного (*Colchicum* sp.) и их значение в естественном возобновлении растений. - Уч. зап. МГУ им. В.И.Ленина. Фауна и экология животных. - М. 1971. с. 40-60.
- Правдин Ф.Н. Закономерности формирования новых комплексов вредных и полезных насекомых при введении в культуру сложноцветных растений. - Уч. зап. МГУ им. В.И.Ленина. 1957. т. 100, вып. 5. 190с.
- Правдин Ф.Н., Гусева В.С., Крицкая И.Г., Черняховский М.Е. Некоторые принципы и приемы исследования смешанных популяций несладких саранчовых в разных ландшафтных условиях. - Уч. зап. МГУ им. В.И.Ленина. Фауна и экология животных. - М. 1972. с. 3-16.
- Работнов Т.А. Еще раз о консорциях. - Бюл. МОИП, отд.биол. 1978. т. 83, вып. 2. с. 88-95.
- Рафес П.М. Принцип консорции в биогеоэкологическом исследовании насекомых. - В сб.: Значение консортивных связей в организации биогеоценозов. - Пермь. 1976. с. 263-266.
- Резолюция Всесоюзного совещания "Значение консортивных связей в организации биогеоценозов". - В сб.: Значение консортивных связей в организации биогеоценозов. - Пермь. 1976, с.300-301.
- Селиванов И.А. Некоторые вопросы учения о консорциях. - Уч. зап. Перм. пед. ин-та. 1974, вып. 133, с. 5-14.
- Селиванов И.А. Консорции в системе биотических взаимоотношений в биогеоценозах. - Пермь. 1976. с. 11-18.
- Селиванов И.М. Теоретические и практические проблемы изучения консорций. - В сб.: Общие проблемы биогеоэкологии. тезисы докл. 1966. ч. I, с. 120-122.
- Сычев М.М. Экология конька закавказского *Euchorthippus transcasicus* Tarb. в Западном Копетдаге. - Энтомологическое обозрение. 1968. т. 47, вып. 4. с. 757-766.
- Ценопопуляции растений (основные понятия и структура). Наука. - М. 1976. 216с.
- Singh A. The food preference of *Chrotogonus trachypterus* (Blanchar) (Orthoptera; Acridioidea; Pyrgomorphae). Pros. Roy. Entomol. Soc.-Lond., (A), 36, 1961, s.1-4.

3. Статистическая обработка наблюдений

При проведении экспериментальных исследований мы обычно встречаемся с изменчивостью изучаемых объектов. В ценопопуляции практически невозможно найти два растения, полностью одинаковых по всем характеристикам. Измеряя N растений, мы получаем N разных чисел только при изучении одной характеристики. Изменчивость измеряемых величин может быть очень большой. При этом на полученные результаты может накладываться и ошибка применяемого метода измерений, также приводящая к "ослучайливанию" полученного набора чисел.

По такому набору чисел мы должны получить ответы на два вопроса. Во-первых, надо найти величины, определяющие состояние изучаемого объекта. Во-вторых, мы должны уметь сравнивать величины (и наборы величин), характеризующие разные состояния ценопопуляции. Это можно сделать разными способами, однако естественнее всего придерживаться универсальных и общепринятых методов. Такими методами являются методы математической статистики.

Для правильного применения необходимо знать предположения, лежащие в основе этих методов. Главными являются два понятия: 1) понятие о генеральной совокупности и выборке, 2) понятие статистической гипотезы.

Остановимся на первом понятии. Представим себе в с в изучаемую нами ценопопуляцию растений. Как правило, она состоит из очень большого, практически бесконечного множества растений. Пусть каким-то фантастическим способом в некоторый момент времени мы у с е х растений определили, например, высоту. В результате мы получили набор значений высоты (с точностью метода, например, с точностью до одного мм.), причем каждое значение встретится в этом наборе со своей частотой (или, что в этом случае то же самое, со своей вероятностью). Если мы знаем весь набор возможных значений высоты и соответствующие этим значениям вероятности, то говорят, что мы знаем закон распределения вероятностей высоты растений в г е н е р а л ь н о й с о в о к у п л о с т и, то есть во всей изучаемой ценопопуляции. Закон распределения вероятностей можно записать в виде:

$$a_1, a_2, a_3, \dots, a_n$$

$$p_1, p_2, p_3, \dots, p_n$$

где в верхней строке стоят возможные значения генеральной совокупности, а в нижней под каждой величиной стоит вероятность того, что в генеральной совокупности встретится это значение, причем $\sum_{i=1}^n p_i = 1$

Работать с такой таблицей неудобно (хотя в ней и содержится вся информация о генеральной совокупности). Для многих задач достаточно ввести величины, характеризующие центр и размах распределения.

Математическим ожиданием генеральной совокупности называется сумма

$$\mu = \sum_{i=1}^N a_i p_i, \quad (1)$$

то есть нулю значения генеральной совокупности умножить на их вероятности и сложить все полученные распределения.

Дисперсией генеральной совокупности назовем сумму

$$\sigma^2 = \sum_{i=1}^N (a_i - \mu)^2 p_i, \quad (2)$$

то есть для каждого значения a_i мы должны подсчитать разницу $(a_i - \mu)$ и квадрат этой разницы умножить на вероятность, соответствующую значению a_i .

Из формулы (2) видно, что наибольший вклад в значение дисперсии дают значения генеральной совокупности, далеко отстоящие от математического ожидания и чем больше таких значений, тем больше дисперсия σ^2 генеральной совокупности.

С помощью этих характеристик мы можем сравнивать средние значения разных генеральных совокупностей по математическим ожиданиям и величине разброса по дисперсиям.

Мы рассмотрим идеальную ситуацию, в которой мы можем измерить все элементы интересующей нас совокупности. При изучении природных ценопопуляций, как правило, так не бывает, за исключением, может быть, малочисленных ценопопуляций редких видов. Обычной процедурой является измерение только некоторой части ценопопуляции. Любое конечное подмножество генеральной совокупности называется в ы б о р к о м. По выборке, которая всегда меньше генеральной совокупности, мы можем оценить параметры генеральной совокупности. Оценки будут тем точнее, чем больше выборка. Однако по выборке мы не можем получить ни всех возможных значений интересующей нас величины, ни соответствующих вероятностей. Поэтому для вычисления параметров генеральной совокупности мы не можем пользоваться формулами (1) и (2). При некоторых специальных предположениях, о которых речь будет идти далее, можно строго показать, что оценкой математического ожидания является среднее арифметическое, которое вычисляется по формуле:

$$\bar{x} = \frac{1}{N} \sum_{i=1}^N x_i, \quad (3)$$

где N - объем выборки, а x_i - полученные экспериментальные зна-

чения. Выборочной оценкой для дисперсии является выборочная дисперсия, вычисляемая по формуле:

$$s^2 = \frac{1}{N-1} \sum_{i=1}^N (x_i - \bar{x})^2 \quad (4)$$

При росте выборки, то есть при $N \rightarrow \infty$ выборочные оценки стремятся к характеристикам генеральной совокупности. Отметим, что в отличие от детерминированных значений параметров генеральной совокупности выборочные оценки являются случайными числами. Это можно понимать следующим образом. Если мы возьмем из одной и той же генеральной совокупности несколько разных выборок по N чисел, то каждый раз \bar{x} и s^2 будут получаться разными, в то время как математическое ожидание и дисперсия, вычисленные, естественно, один раз по σ в \bar{y} генеральной совокупности, будут детерминированными, и, как их часто называют, истинными значениями. Из этого, в частности, следует, что если мы провели исчерпывающее описание малочисленной ценопопуляции, то она может быть описана детерминированными характеристиками, а для ее анализа не требуются статистические методы. Но такие случаи встречаются редко.

Итак, если мы имеем дело с выборочными данными, то задача сравнения случайных элементов выборки сводится к задаче сравнения случайных выборочных характеристик. Без дополнительных предположений о свойствах генеральной совокупности эту задачу решить невозможно. Обычно делается предположение о том, что вероятности, соответствующие возможным значениям генеральной совокупности, не произвольны, а могут быть описаны некоторой функцией, которая называется законом нормального или гауссовского распределения. В дальнейшем мы не будем пользоваться этим предположением, но несколько слов сказать об этом необходимо.

Как мы уже отмечали, случайность получаемых в эксперименте чисел зависит от двух причин. Первая заключается в случайной изменчивости самого объекта, а вторая — в погрешностях измерений. Вклад этих причин в суммарную вариабельность может быть разным. Исторически математическая статистика возникла из задач, в которых изменчивость объекта отсутствовала и нужно было учесть только погрешность измерений, складывающуюся из множества мелких неучитываемых факторов, действующих независимо друг от друга. Оказалось, что в этом случае вероятность отклонений измерений от истинного значения может быть вполне удовлетворительно описана упомянутой функцией нормального распределения. Поэтому большинство методов математической статистики используют этот факт, позволяющий получить ряд строгих результатов о свойствах генеральной совокупностей, удовлетворяющих

этому условию. В частности, в этом случае выборочные оценки при $N \rightarrow \infty$ стремятся к характеристикам генеральной совокупности.

В нашем случае погрешность измерений можно считать малой по сравнению с вариабельностью самого объекта. Как устроено распределение вероятностей характеристик растений в ценопопуляции, обычно бывает неизвестно, а выяснение характера распределения требует очень большого количества наблюдений. Поэтому при обработке экспериментального материала мы вынуждены обходиться без знания закона распределения вероятностей.

Первое замечание о литературе

Методы математической статистики для нормально распределенных выборок достаточно хорошо описаны в учебной литературе. Необходимо отметить, что учебная литература по математической статистике для биологов, как правило, написана сухим рецептурным языком. Обилие предлагаемых рецептов зачастую подменяет суть методов. Поэтому из большого описки литературы только немногие книги полезны для первого чтения. Приведем некоторые названия:

Дайменц С. Мир вероятностей. Статистика в науке. - М., Статистика. 1970. 155с.

Популярное изложение логики математико-статистических методов в экспериментальной работе. Автор - профессор психологии, книга написана прекрасным языком.

Тычки Дв. Анализ результатов наблюдений. Разведочный анализ. - М. Мир, 1981. 693с.

Оригинально написанная книга по методам обработки данных фактически без статистических методов. Большое внимание уделяется графическим методам. Для понимания не требуется специальной математической подготовки. Автор - крупнейший специалист в области обработки экспериментальных данных. Многие методы, приведенные в книге, еще ни разу не использовались в отечественной биологической литературе.

Урсах В.Ю. Биометрические методы. - М., Наука, 1964, 415с.

Урсах В.Ю. Статистический анализ в биологических и медицинских исследованиях. - М., Наука, 1975, 295с.

Обе книги являются прекрасным учебным пособием для биологов, не требуют специальной математической подготовки.

Глотов Н.В., Кириловский Л.А., Хованов Н.В., Хромов-Борисов Н.Н. Биометрия. Изд-во Ленинградского ун-та. - Л. 1982. 263с.

Учебник по математической статистике для биологов. Много био-

логических примеров, представлен широкий спектр статистических методов. По-видимому, на настоящее время один из лучших учебников по математической статистике.

Ван дер Варден Б.Л. Математическая статистика. — Л., ИЛ, 1960, 434с.

Одна из лучших в мировой литературе книг по математической статистике. Очень точна методологически, приведено много примеров из биологии. Написана для читателей с уровнем математической подготовки, примерно соответствующим инженерному образованию.

Итак, мы ввели понятия генеральной совокупности и выборки, как ее конечного подмножества. Мы также ввели характеристики генеральной совокупности — математическое ожидание и дисперсию и их выборочные оценки — среднее арифметическое и выборочную дисперсию. С помощью двух последних величин мы можем оценить примерное среднее значение интересующей нас характеристики и примерно оценить вариативность выборки (а, следовательно, и генеральной совокупности) как меру разброса данных относительно среднего значения.

Наиболее распространенной задачей является выяснение следующего вопроса. — Пусть у нас есть две выборки. Мы можем определить для них два средних арифметических и две выборочные дисперсии. Нам нужно выяснить различаются ли эти выборки между собой. Корректно этот вопрос может быть сформулирован следующим образом: взяты ли эти две выборки из одной генеральной совокупности (то есть из генеральной совокупности с некоторым законом распределения вероятностей и математическим ожиданием и дисперсией) или из разных (то есть из генеральных совокупностей, различающихся хотя бы по одной из приведенных выше характеристик). Если мы покажем, что выборки взяты из разных генеральных совокупностей, то это эквивалентно утверждению, что выборки взяты при разных комплексах условий, а обнаружение этого факта обычно и является нашей задачей. Для корректного выполнения подобного анализа нам потребуется ввести некоторые определения, связанные с упомянутым в начале понятием статистической гипотезы.

Введем эти определения на примере. Пусть у нас есть две выборки $X=(x_1, x_2, \dots, x_N)$ и $Y=(y_1, y_2, \dots, y_M)$, где N и M — объемы выборок. Мы можем по формулам (3) и (4) определить средние арифметические \bar{X} и \bar{Y} и выборочные дисперсии S_X^2 и S_Y^2 соответственно. Выборочные значения \bar{X} и \bar{Y} обычно не совпадают друг с другом в силу того, что они являются не точными значениями, а случайными оценками математических ожиданий. Возникает вопрос, являются ли \bar{X} и \bar{Y} оценками одного и того же математического ожидания или разных? Предло-

ловым, что они являются оценками одного и того же математического ожидания. Предположения такого рода называются нулевыми гипотезами. Насколько сильно должны отличаться выборочные значения средних арифметических, чтобы в достаточной мере обоснованно можно было бы отвергнуть нулевую гипотезу? Учтем при этом, что выборочные средние являются случайными величинами.

Для проверки нулевых гипотез вычисляются статистические критерии. Для их вычислений используются либо параметры выборки — среднее арифметическое, выборочная дисперсия и размер выборки, либо выборочные значения. В первом случае критерии называются параметрическими, во втором — непараметрическими. Для вычисления параметрических критериев, как правило, используются формульные выражения, для непараметрических, как будет показано дальше, не всегда.

В результате вычисления статистических критериев получаются некоторые числа, которые в зависимости от выборочных параметров или от значений выборки могут меняться в широких пределах. Вся область возможных значений статистического критерия делится на две части: область принятия гипотезы и критическая область. Смысл этого деления заключается в том, что если вычисленное значение статистического критерия попадает в область принятия гипотезы, то мы считаем, что у нас нет оснований отклонить нулевую гипотезу, если же вычисленное значение попадает в критическую область, то нулевая гипотеза отклоняется, то есть в приведенном выше примере мы считаем, что выборочные значения \bar{x} и \bar{y} являются оценками разных математических ожиданий, что в свою очередь говорит о том, что выборки взяты из генеральных совокупностей, находящихся в разных условиях.

Граница между областью принятия гипотезы и критической областью находится из следующих соображений (которые одни и те же для разных нулевых гипотез и разных критериев). Мы предполагаем, что справедлива нулевая гипотеза. Тогда для каждого статистического критерия можно указать, в каких пределах могут изменяться его значения при многократном его применении для разных выборок, взятых из одной и той же генеральной совокупности. Более того, можно указать с какой частотой будут встречаться те или иные значения. При справедливости нулевой гипотезы некоторые значения должны встречаться чаще, некоторые — исключительно редко, например, один раз на миллион случаев. Это даст нам ключ к выделению критической области. К ней мы можем отнести те значения, которые должны встречаться редко. Границу между кри-

тической областью и областью принятия гипотезы проводят так, чтобы редкие значения составляли α процентов. Тогда, если вычисленное по нашим данным значение статистического критерия попадает в критическую область, мы отклоним нулевую гипотезу. При этом мы рискуем допустить ошибку с вероятностью α . Это, грубо говоря, означает, что в 100% случаев мы α % раз принимаем неправильное решение. Из этого следует, что α необходимо выбрать достаточно маленьким. α называется уровнем значимости, а величина $(1-\alpha)$ — доверительной вероятностью. Практика работы с биологическими данными показывает, что при работе с полевыми материалами вполне достаточно принимать уровень значимости равным 5–10%. Это обычно не приводит к противоречиям при интерпретации результатов. Мы не будем останавливаться на способах, с помощью которых вычисляются границы критических областей. Эти границы или, как их часто называют, критические значения приведены в таблицах в Приложении для тех критериев, которые мы будем использовать. Как ими пользоваться, будем видно из примеров.

Статистические критерии можно грубо разделить на две группы. К одной можно отнести параметрические критерии, то есть те критерии, которые используют при вычислениях параметров выборки. К другой группе — непараметрических критериев — относятся критерии, которые вычисляются непосредственно по значениям выборки. Кроме формального разделения между этими группами существует и принципиальная разница. Параметры выборки являются компактной характеристикой свойств выборки — среднего положения и размаха. При их вычислении теряется информация. Эту потерю приходится компенсировать дополнительными предположениями, обычно предположением о нормальности распределения вероятностей.

Параметрические критерии (t — критерий Стьюдента, F — критерий Фишера и χ^2 — критерий) достаточно полно описаны в руководствах по математической статистике, в частности и в приведенных в первом замечания по литературе. Мы их рассматривать не будем, так как при исследовании ценопопуляций растений условия нормальности распределения вероятностей, как правило, не выполняются.

Мы ограничивая рассмотрением непараметрических критериев, тем более, что эта богатая группа критериев еще не получила достаточно-го освещения в учебной литературе. Это связано с тем, что, во-первых, эти критерии разработаны сравнительно недавно и не успели попасть в классические учебники; во-вторых, основное внимание статистиков, а, соответственно, и наибольшее число приложенных методов

математической статистики приходится на теорию измерений, а также физическое и химические ситуации, где предположения о нормальности распределения вероятностей в генеральной совокупности выглядят естественными.

Статистической проверке подвергается чаще всего гипотеза о том, что члены одной выборки по своей величине больше членов другой выборки. С математической точки зрения это значит, что две сравниваемые выборки различаются по своим средним тенденциям (характеристикой средней тенденции может служить, например, среднее арифметическое).

Для оценки различий в средних тенденциях мы рассмотрим следующие непараметрические критерии: критерий знаков, критерий T (парный критерий Вилкоксона), критерий U (Вилкоксона-Манна-Литни).

Критерий знаков

В начале приведем еще одно определение. В эксперименте часто встречаются ситуации, когда выборки связаны, то есть когда каждому элементу одной выборки можно поставить в соответствие элемент другой выборки. Примером тому могут являться две величины, измеренные на одном и том же растении, при этом объем выборки — это число измеренных растений. Можно также, например, сопоставить измерения, проведенные на одном уровне градиента и т.д. В таких случаях мы будем называть выборки **п а р н ы м и**.

С помощью критерия знаков проверяется нулевая гипотеза о том, что две парные выборки взяты из одной и той же генеральной совокупности, то есть за интервал между наблюдениями свойства генеральной совокупности не изменились. Рассмотрим применение критерия знаков на примере.

Пример 1. Проводились измерения длины листовой пластинки у луговика дернистого на одних и тех же растениях до и после обработки гербицидом 2,4Д.

20.IX.1981 г.	45	39	39	41	36	41	37	44	38	27
26.IX.1981 г.	48	31	33	29	32	39	39	46	26	20
	-	+	+	+	+	+	-	-	+	+

В последней строке приведены знаки разности между длинами листовых пластинок, измеренных на одних и тех же растениях в указанные сроки наблюдений. Мы видим, что в 3 случаях из 10 после обработки гербицидом длина листовой пластинки увеличилась, а в 7 уменьшилась. Является ли этот факт следствием применения 2,4Д, либо это результат естественной вариабельности? Если бы листовые пластинки

образовались меньших размеров во всех 10 случаях, то наличие воздействия 2,4Д было бы видно и без применения статистических методов. Если бы тех и других случаев было поровну, то естественно сделать вывод, что 2,4Д не оказывает влияния на эту величину. Однако здесь мы имеем дело с некоторой промежуточной ситуацией, а в этом случае как раз и необходимо применение методов математической статистики.

Предположим, что 2,4Д не оказывает влияния на изменение длины листовой пластинки — это наша нулевая гипотеза. Какова в этом случае вероятность того, что из 10 равностей у нас получилось 3 отрицательных и 7 положительных. Обратимся к таблице I Приложения. В ней в зависимости от объема выборки (I столбец) приводятся вероятности случайной встречаемости того или иного количества разниц определенного знака. При этом берутся разницы с тем знаком, который встречается чаще. В нашем случае чаще встречаются отрицательные разницы — их 3. Из таблицы I при $n = 10$ следует, что вероятность того, что из 10 случаев две равности будут другого знака, равна 0,10, а вероятность того что будет только одна разница другого знака, равна 0,05. Теперь вспомним, что у нас говорилось про уровень значимости и область отклонения нулевой гипотезы. Мы договорились, что если вычисленное значение критерия попадает в область маловероятных значений, то мы нулевую гипотезу отклоняем. Область отклонения нулевой гипотезы мы устанавливаем так, чтобы на все маловероятные значения пришлось $\alpha\%$ всех возможных случаев. В нашем случае, если мы принимаем $\alpha = 0,10$ или, что то же самое, доверительная вероятность $P=0,90$, то границей критической области является значение 2, то есть две и меньше разниц другого знака (при 10 растениях) попадут в область отклонения гипотезы. В нашем случае отрицательных разниц три. Этого не достаточно, чтобы мы могли отклонить нулевую гипотезу. То есть на основе критерия знаков нельзя утверждать, что применение гербицида 2,4Д оказывает влияние на длину листовой пластинки.

Однако легко увидеть, что мы использовали не всю информацию, заключенную в экспериментальных данных. Мы использовали только знак разницы в парных выборках, но не использовали абсолютные значения этих разниц. Их мы используем в следующем критерии.

Критерий T (парный критерий Вилкоксона)

Этот критерий также, как и критерий знаков, предназначен для оценки различий в парных выборках. Он является более мощным крите-

рием, чем критерий знаков в том смысле, что, используя большую информацию, он точнее проверяет статистические гипотезы.

Критерий T вычисляется следующим образом. Вычисленными разностями между наблюдениями в соответствующей паре присваивают номера (ранги) в порядке возрастания абсолютных значений разности (без учета ее знака). Совпадающим значениям присваивают ранги, равные средним из их порядковых значений. Например, одинаковые разности, стоящие на 3-м и 4-м местах, получают ранг $(3+4)/2=3,5$. Далее вычисляется величина T, равная сумме рангов разностей, имеющих отрицательное значение (т.е. разностей, противоположных наблюдаемым в большинстве случаев). В таблице 2 Приложения для числа парных наблюдений N приводятся максимальные значения T, при которых различия можно считать неслучайными.

Пример 2. Рассмотрим опять связанные выборки из примера I. Составим таблицу.

X	Y	разность	порядковый номер разности	ранговый номер разности
45	48	-3	4 - 5	$(4+5)/2=4,5$
39	31	8	8	8
39	33	6	6	6
41	29	12	9 - 10	$(9+10)/2=9,5$
35	32	3	4 - 5	$(4+5)/2=4,5$
41	39	2	1 - 3	$(1+2+3)/3=2$
37	39	-2	1 - 3	$(1+2+3)/3=2$
44	48	-2	1 - 3	$(1+2+3)/3=2$
38	26	12	9 - 10	$(9+10)/2=4,5$
27	20	7	7	7

Разности с отрицательным знаком имеют сумму рангов $4,5+2+2=8,5$. При $n=10$ и $P=0,95$ критическая сумма рангов - 10 (табл. 2). В качестве нулевой гипотезы мы, как и раньше, предполагаем, что 2,4Д не оказывает влияния на длину листовая пластинки, а соотношение между рангами, соответствующими отрицательным (8,5) и положительным (41,5) разностям, возникли случайно. Однако из таблицы следует, что значения суммы рангов, меньшие 10, встречаются при справедливости нулевой гипотезы очень редко, реже, чем в 5% случаев. А в этом случае значение критерия Вилкоксона, т.е. сумма рангов, попадает в область отклонения нулевой гипотезы. Следствием является вывод, что экспериментальные данные противоречат нулевой гипотезе, мы ее отклоняем и принимаем альтернативное утверждение о том, что такие различия образовались не случайно, а вследствие

того, что применение геронцида 2,4Д оказывает влияние на длину листовую пластинки.

Необходимо отметить, что как мы только что увидели, разные критерии приводят к разным выводам о принятии нулевой гипотезы. Это объясняется тем, что разные критерии используют разный объем информации, содержащийся в экспериментальных данных. Некоторые данные таковы, что выводы можно сделать, и не используя всей информации. В других случаях необходимо применять более тонкие, и, соответственно, более сложные методы. В этом смысле критерии надо упорядочить по так называемой мощности, то есть по частоте правильных выводов о нулевых гипотезах. Так, мы видели из предыдущего примера, что критерий знаков обладает меньшей мощностью, чем критерий Вилкоксона, потому что он не использует всей информации, содержащуюся в данных. Поэтому вывод, полученный с помощью более мощного критерия, обладает меньшей вероятностью ошибки. Выводы об относительной мощности тех или иных критериев, в математической статистике могут быть строго доказаны. Отметим два факта, которые нам будут полезны. Во-первых, если нулевая гипотеза отклонена с помощью критерия с меньшей мощностью, то она будет отклонена и с помощью более мощного критерия. Это позволяет, например, для экспресс-анализа использовать критерий знаков, как более легкий в вычислениях, а в неочевидных случаях применять более сложные критерии. Во-вторых, наиболее мощным непараметрическим критерием сравнения является критерий U , к рассмотрению которого мы сейчас перейдем.

Критерий U (Вилкоксона-Манна-Уитни)

Рассмотрим практику применения критерия U также на примере. Пример 3. Пусть у нас есть две (уже не парные выборки) X и Y . Определялась длина листовая пластинки луговика извилистого в молодом генеративном состоянии при разном уровне влажности.

X - нормальной влажности:

4,3	6,8	9,0	6,0	7,5	11,7	10,0	9,0	12,0	8,0
14,0	11,6	7,7	14,1	13,0	14,0	11,5	8,5	9,5	11,0

Y - угнетенные:

4,0	3,5	3,0	6,2	5,0	6,0	5,0	8,5	9,0	5,5
-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----

Упорядочим (расположим в порядке возрастания) обе выборки в виде одного, так называемого общего упорядоченного ряда.

Для критерия U существенны не сами значения результатов наблюдения, а порядок их расположения. Обозначим члены выборки X через x , а члены выборки Y соответственно через y . Будем считать

8,5		7	
	9,0		9
9,0		8	
	9,0		10
	9,5		10
	10,0		10
	11,0		10
	11,5		10
	11,6		10
	11,7		10
	12,0		10
	13,0		10
	14,0		10
	14,0		10
	14,1		10
	Итого инверсий		

21 179

(Обратите внимание на способ записи значений, совпавших в обеих выборках). Итак, мы высказываем нулевую гипотезу о том, что обе выборки взяты из одной и той же генеральной совокупности, а различия в значениях получились только вследствие случайности выборок. Посмотрим на полученный упорядоченный ряд. Если бы выборки даже частично не пересекались, то, как легко увидеть, число инверсий для выборки X было бы равно 0, а для выборки Y — равно $N_1 N_2 = 10 \times 20 = 200$. Суммарное число инверсий для обеих выборок всегда будет равно $N_1 \cdot N_2$. Поэтому достаточно рассматривать минимальную из двух возможных сумм инверсий. Если минимальное число инверсий близко к половине от $N_1 \cdot N_2$, то выборки как бы "вставлены друг в друга", и оснований считать их различающимися у нас нет. Если же U мало, то выборки следует считать различными. Какие значения для данных объемов выборок можно считать малыми, определяется границей между областью принятия гипотезы о равенстве выборок и областью отклонения нулевой гипотезы. Эти границы определяются как и раньше уровнем доверительной вероятности. Вычисленные граничные значения для двух уровней вероятности ($P=0,95$ и $P=0,99$) приведены в таблице 3 Приложения. Так, при $P=0,95$, $N_1=10$, $N_2=20$ граничным значением в таблице 3 является 62. Наше число $U=21$ меньше критического. Следовательно, мы можем, грубо говоря, с вероятностью, не меньшей, чем 0,95 утверждать, что наши выборки взяты из разных ге-

неральных совокупностей, то есть при разных уровнях изменности у дуги: как дугинотого длина листовых пластинок различается.

Второе замечание о литературе

Литература по непараметрическим методам статистики сравнительно малочисленна, однако уже существует ряд учебных пособий, рассчитанных преимущественно на неподготовленного читателя.

Гублер Е.В., Генкин А.А. Применение непараметрических критериев статистики в медико-биологических исследованиях. - Л., Медицина, 1973, 141с.

Хорошее методическое пособие по непараметрическим критериям сравнения. Написано хорошим ясным языком, не требует специальных математических знаний.

Рунин Р. Справочник по непараметрической статистике. Современный подход. - М., Финансы и статистика, 1982. 198с.

Книга представляет собой собрание проработанных примеров применения непараметрических методов. Основное внимание уделено вычислительной стороне. От читателя не требуется специальной подготовки. Есть все необходимые статистические таблицы. Может быть рекомендована как лучшее пособие по непараметрическим методам статистики.

Турин Е.Н. Непараметрические методы статистики. - М., Знание. 1978. 64с.

Пособие по непараметрическим методам. Не требует специальной подготовки, может быть рекомендована как аналог книги Р.Рунина.

Благовещенский Ю.А., Дмитриев Е.А., Самонова В.П. Применение непараметрических методов в почвоведении. М., Изд-во Моск. ун-та, 1985. 97с.

Учебное пособие для студентов почвенных и биологических специальностей. Разобрано большое количество примеров и методов. Написано последовательно и хорошим языком. Не требует специальной математической подготовки.

Холлендер М., Вулф Д.А. Непараметрические методы статистики. М., Финансы и статистика, 1983. 518с.

Руководство по непараметрическим методам. Много примеров, приведены таблицы. Формально не требует специальных знаний, но для неподготовленного читателя написана тяжело.

Остановимся еще на одном методе математической статистики, необходимом при анализе ценопопуляций. При анализе состава ценопопуляций растений строятся возрастные спектры, спектры по баллам:

жизненности, виталитетные спектры. Общим для всех этих спектров является выявление распределения растений по тому или иному дискретному признаку. Важной задачей является сравнение таких спектров, полученных для разных ценопопуляций или в разных условиях. Существуют разные методы сравнения данных, представленных в таком виде. Мы остановимся на одном из них, показателе сходства γ , подробно изученном Л.А. Мивотовой (1979).

Пусть мы имеем два спектра ценопопуляций по M дискретным признакам. Пусть P_1, P_2, \dots, P_M - частоты встречаемости того или иного признака, оцененные по выборке объема N_1 из одной ценопопуляции, а q_1, q_2, \dots, q_M - соответствующие частоты, оцененные по выборке объема N_2 из второй ценопопуляции. Показатель сходства вычисляется по формуле

$$\gamma = \sqrt{P_1 q_1} + \sqrt{P_2 q_2} + \dots + \sqrt{P_M q_M} \quad (5)$$

γ изменяется в пределах от 0 до 1. Единиче он равен только в тех случаях, когда сравниваемые ценопопуляции идентичны по частотам одних и тех же признаков. $\gamma = 0$ тогда, когда ценопопуляции не имеют ни одного общего признака. В остальных случаях он имеет промежуточное значение между 0 и 1. Из формулы (5) видно, что если в одном из спектров данный признак отсутствует, то он ничего не вносит в величину γ ; если его частота одинакова в обеих ценопопуляциях, то его вклад в величину γ равен общей частоте этого признака; при $P_i \neq q_i$ вклад признака в величину γ является промежуточным между P_i и q_i .

Итак, если $\gamma = 1$, то спектры в обеих ценопопуляциях совпадают, если $\gamma = 0$, то в спектрах нет ни одного общего признака. Это крайние и очевидные ситуации. Реально при анализе мы получаем значение γ между 0 и 1. Возникает вопрос, при какой близости к 1 мы можем считать, что анализируемые спектры относятся к одной и той же ценопопуляции (то есть к одной и той же генеральной совокупности). Для этого вычисляется так называемый критерий идентичности I:

$$I = \frac{8 N_1 N_2}{N_1 + N_2} (1 - \gamma)$$

Оказывается, что если мы предположим в качестве нулевой гипотезы утверждение о том, что оба спектра принадлежат к одной и той же генеральной совокупности, то можно вычислить распределение вероятностей для величины I , а по нему установить, как и в предыдущих случаях, области принятия нулевой гипотезы и области ее отклонения. Это распределение оказывается хорошо известным в математической статистике и носит название χ^2 -распределения. Критические значения для этого распределения в зависимости от числа срав-

ниваемых признаков (от которого надо отнять единицу) приведены во всех учебниках по математической статистике. Если вычисленное по экспериментальным данным значение I превышает табличное значение при заданной доверительной вероятности, то мы отвергаем нулевую гипотезу и говорим о существовании различий между спектрами, и, следовательно, о различиях в составе ценопопуляций по тем или иным дискретным признакам.

Пример 5. Сравним спектры возрастных состояний ценопопуляций луговика дернистого в разные годы на сенокосном участке. В таблице в первых трех столбцах приведены численности растений в разных возрастных состояниях (наблюдения 1957, 1959 и 1969 гг.). В следующих трех столбцах приведены частоты (доли от общей численности) для соответствующих численностей растений. И, наконец, в последних трех столбцах приведены слагаемые для вычисления индекса χ . Сначала приведены слагаемые для проверки сходства между данными 1957 и 1959 гг., затем для сравнения данных 1957 и 1969 гг., и, наконец, между данными 1959 и 1969 гг.

	1957	1959	1969	P_{11}	P_{12}	P_{13}	$\sqrt{P_{11}P_{12}}$	$\sqrt{P_{11}P_{13}}$	$\sqrt{P_{12}P_{13}}$
j	12	10	5	0,374	0,217	0,091	0,286	0,141	0,185
$1a$	2	8	4	0,063	0,109	0,073	0,082	0,089	0,067
v	2	8	0	0,063	0,109	0	0,082	0	0
$с_1$	10	12	9	0,312	0,261	0,164	0,286	0,207	0,226
$с_2$	1	3	10	0,033	0,065	0,182	0,045	0,109	0,075
$с_3$	8	8	4	0,155	0,109	0,073	0,130	0,089	0,107
$с$	0	8	2	0	0,109	0,418	0	0,213	0
$св$	0	1	0	0	0,021	0	0	0	0
$N_1=32$	$N_2=46$	$N_3=55$				Σ	0,911	0,847	0,860

Таким образом, индекс сходства χ для возрастных спектров ценопопуляций по наблюдениям 1957 и 1959 гг. составляет 0,911, для наблюдений 1957 и 1969 гг. - 0,847, и для сравнения наблюдений в 1959 и 1969 гг. - 0,860. Вычислим соответствующие критерии идентичности. Для сравнения ценопопуляций в 1957 и 1959 гг.

$$I = \frac{8 \times 32 \times 46}{32 + 46} \cdot (1 - 0,911) = 13,4$$

Аналогично вычисляем значения критерия идентичности для пар 1957-1969 - $I_{1,3} = 30,6$; 1959-1969 - $I_{2,3} = 55,0$. Так как в нашем случае число признаков равно 8, то соответствующее ему табличное значение при доверительной вероятности $P=0,95$ равно 14,08. Из этого следует, что во втором и третьем случаях гипотеза о наличии сходства отвергается, то есть спектры ценопопуляций в 1957 и 1959 годах мож-

но считать неразличимыми, спектры в 1959 и 1969 годах уже различаются. Если мы сравним спектры за 1957 и 1969 годы, то они также будут различны. Возникает вопрос, в каком случае различия будут больше - между данными 1959 и 1969 годов, или между 1957 и 1969 годом?

Для ответа на этот вопрос следует вычислить статистическую ошибку показателя сходства π_T по формуле

$$\pi_T = \frac{1}{2} \left[\frac{p_0 - r^2}{N_1} + \frac{q_0 - r^2}{N_2} \right]^{1/2} \quad (6)$$

где p_0 - суммарная частота в первой популяции тех возрастных групп, которые есть в обоих сравниваемых спектрах. Аналогично q_0 - суммарная частота во второй популяции этих общих значений. Для первой пары популяций общими являются первые 6 значений. Для первой популяции сумма частот для общих значений равна 1, у второй - 0,870. Тогда ошибка равна 0,035. Аналогично для второй и третьей популяций $\pi_T = 0,047$, для показателя сходства между первой и третьей популяциями $\pi_T = 0,059$.

Полученные ошибки можно использовать для сравнения равных показателей сходства. Следует вычислить величину

$$v = \frac{r_1 - r_2}{\left[\pi_{T1}^2 + \pi_{T2}^2 \right]^{1/2}} \quad (7)$$

где r_1, r_2 - показатели сходства, а π_{T1} и π_{T2} соответственно их статистические ошибки. Если полученное значение больше, чем 1,96 (Ливотовский, 1979), то различие между этими показателями сходства значимо при доверительной вероятности $P = 0,95$.

Сравним с помощью формулы (7) критерии сходства между последовательными сроками наблюдений - r_{12} (между первым и вторым сроком) и r_{23} (между вторым и третьим сроками). Значение $v = 1,09 < 1,96$. Можно сделать вывод, что сходство между ними примерно одинаковое, так как гипотеза о равенстве показателей сходства не отвергается. Если же мы сравним показателя сходства для первого и третьего сроков, то величина $v = 3,33 > 1,96$. Из этого следует, что сходство более далеких друг от друга сроков значимо меньше, чем для соседних сроков.

Отметим, что в случае, когда в сравниваемых популяциях все признаки общие, т.е. когда $p_0 = 1$, $q_0 = 1$, то формула (6) упрощается:

$$\pi_T = \frac{1}{2} \left[\frac{N_1 + N_2}{N_1 N_2} (1 - r^2) \right]^{1/2}$$

Третье замечание о литературе

Описанный выше критерий сходства популяций по комплексу дис-

кретных признаков обоснован в работе Л.А. Животовского "Критерий сходства популяций по комплексу дискретных признаков" (Журнал общей биологии, 1979 г., № 5, с. 587-609). В этой работе также приводятся примеры других индексов сходства.

В заключение отметим, что описанные выше методы относятся только к выявлению основных статистических характеристик выборок и сравнению этих характеристик. Здесь не рассматривались многие статистические методы, применяемые при статистическом анализе экспериментальных данных по ценопопуляциям растений, с помощью которых можно установить связь между признаками. Это так называемые методы корреляционного анализа, в частности и непараметрические методы. Представление о них можно получить из рекомендуемой литературы.

ТАБЛИЦА 1
КРИТЕРИЯ ЗНАКОВ

МАКСИМАЛЬНОЕ ЧИСЛО ЗНАКОВ (МЕНЕЕ ЧАСТО ВСТРЕЧАЮЩИХСЯ), ПРИ КОТОРЫХ РАЗЛИЧИЯ В ПАРНЫХ СРАВНЕНИЯХ МОЖНО СЧИТАТЬ СУБСТАНЦИАЛЬНЫМИ С $P=0.90$ И $P=0.95$

	0.10	0.05		0.10	0.05
5	0	0	28	18	9
6	0	0	29	18	9
7	1	0	30	18	10
8	1	1	31	11	10
9	2	1	32	11	10
10	2	1	33	12	11
11	2	2	34	12	11
12	3	2	35	13	12
13	3	3	36	13	12
14	4	3	37	14	13
15	4	3	38	14	13
16	4	4	39	15	13
17	5	4	40	15	14
18	5	5	41	15	14
19	6	5	42	16	15
20	6	5	43	16	15
21	7	6	44	17	16
22	7	6	45	17	16
23	7	7	46	18	16
24	8	7	47	18	17
25	8	7	48	19	17
26	9	8	49	19	18
27	9	8	50	19	18

ТАБЛИЦА 2
КРИТЕРИЯ T (ПАРНЫЕ КРИТЕРИЯ ВИЛКОКСОНА)

МАКСИМАЛЬНЫЕ ЗНАЧЕНИЯ T, ПРИ КОТОРЫХ РАЗЛИЧИЯ МЕЖДУ ДВУМЯ ГРУППАМИ МОЖНО СЧИТАТЬ ЗНАЧИМЫМИ С $P=0.95$ И $P=0.99$

	$P=0.95$	$P=0.99$		$P=0.95$	$P=0.99$
5	0	-	13	21	12
6	2	0	14	25	16
7	3	0	15	30	19
8	5	1	16	35	23

9	8	3	17	41	28
10	10	5	18	47	33
11	13	7	19	53	38
12	17	10	20	60	42

ТАБЛИЦА 3
КРИТЕРИИ U (ВИЛКОКСОНА-МИННА-ХИТНО)

МАКСИМАЛЬНОЕ ЧИСЛО ИТЕРАЦИЙ U, ПРИ КОТОРЫМ РАЗЛИЧИЯ МЕЖДУ ГРУППАМИ НАБЛЮДЕНИЯ МОЖНО СЧИТАТЬ ЗНАЧИМЫМИ С $P=0.95$

	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
2	-												
3	-	0											
4	-	0	1										
5	0	1	2	4									
6	0	2	3	5	7								
7	0	2	4	6	8	11							
8	1	3	5	8	10	13	15						
9	1	4	6	9	12	15	18	21					
10	1	4	7	11	14	17	20	24	27				
11	1	5	8	12	16	19	23	27	31	34			
12	2	5	9	13	17	21	26	30	34	38	42		
13	2	6	10	15	19	24	28	33	37	42	47		
14	3	7	11	16	21	26	31	36	41	46	51		
15	3	7	12	18	23	28	33	39	44	50	55		
16	3	8	14	19	25	30	36	42	48	54	60		
17	3	9	15	20	26	33	39	45	51	57	64		
18	4	9	16	22	28	35	41	48	55	61	68		
19	4	10	17	23	30	37	44	51	58	65	72		
20	4	11	18	25	32	39	47	54	62	69	77		
21		19	26	34	41	49	57	65	73	81			
22		20	28	36	44	52	60	69	77	85			
23		21	29	37	46	55	63	72	81	90			
24		22	31	39	48	57	66	75	85	94			
25		23	32	41	50	60	69	79	89	98			
26		24	33	43	53	62	72	82	93	103			
27		25	35	45	55	65	75	86	96	107			
28		26	36	47	57	68	79	89	100	111			
29		27	38	48	59	70	82	93	104	116			
30		28	39	50	62	73	85	96	108	120			
31		29	41	52	64	76	88	100	112	124			
32		30	42	54	66	78	91	103	116	129			

33	31	43	56	68	81	94	107	120	133
34	32	45	58	71	84	97	110	124	137
35	33	46	59	73	86	100	114	128	142
36	35	48	61	75	89	103	117	132	146
37	36	49	63	77	92	106	121	135	150
39	37	51	65	79	94	109	124	139	155
39	38	52	67	82	97	112	128	143	159
40	39	53	69	84	100	115	131	147	163
41	40	55	70	86	102	118	135	151	168
42	41	56	72	88	105	121	138	155	172
43	42	58	74	91	107	124	142	159	176
44	43	59	76	93	110	128	145	163	181
45	44	61	78	95	113	131	149	167	185
46	45	62	80	97	115	134	152	171	189
47	46	64	81	100	118	137	156	175	194
48	47	65	83	102	121	140	159	178	198
49	48	66	85	104	123	143	163	182	202
50	49	68	87	106	126	146	166	186	207

	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24
13	51											
14	56	61										
15	61	66	72									
16	65	71	77	83								
17	70	77	83	89	96							
18	75	82	88	95	102	109						
19	80	87	94	101	109	116	123					
20	84	92	100	107	115	123	130	138				
21	89	97	105	113	121	130	138	146	154			
22	94	102	111	119	128	136	145	154	162	171		
23	99	107	116	125	134	143	152	161	170	180	189	
24	103	113	122	131	141	150	160	169	179	188	198	207
25	108	118	128	137	147	157	167	177	187	197	207	217
26	113	123	133	143	154	164	174	185	195	206	216	226
27	118	128	139	150	160	171	182	193	203	214	225	236
28	122	133	144	156	167	178	189	200	212	223	234	245
29	127	139	150	162	173	185	196	208	220	232	243	255
30	132	144	156	168	180	192	204	216	228	240	252	265
31	137	149	161	174	186	199	211	224	236	249	261	274
32	141	154	167	180	193	206	219	232	245	258	271	284
33	146	159	173	186	199	213	226	239	253	266	280	293
34	151	164	178	192	206	219	233	247	261	275	289	303
35	156	170	184	198	212	226	241	255	269	284	298	312
36	160	175	189	204	219	233	248	263	278	292	307	322
37	165	180	195	210	225	240	255	271	286	301	316	332

38	170	185	201	216	232	247	263	278	294	310	325	341
39	175	190	206	222	238	254	270	286	302	318	335	351
40	179	196	212	228	245	261	278	294	311	327	344	360
41	184	201	218	234	251	268	285	302	319	336	353	370
42	189	206	223	240	258	275	292	310	327	345	362	380
43	194	211	229	247	264	282	300	318	335	353	371	389
44	199	216	235	253	271	289	307	325	344	362	380	399
45	203	222	240	259	277	296	315	333	352	371	390	408
46	208	227	246	265	284	303	322	341	360	380	399	418
47	213	232	251	271	290	310	329	349	369	388	408	428
48	218	237	257	277	297	317	337	357	377	397	417	437
49	222	243	263	283	303	324	344	365	385	406	426	447
50	227	248	268	289	310	331	352	372	393	414	435	457

	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36
25	227											
26	237	247										
27	247	258	268									
28	257	268	279	291								
29	267	278	290	302	314							
30	277	289	301	313	326	338						
31	287	299	312	325	337	350	363					
32	297	310	323	336	349	362	375	389				
33	307	320	334	347	361	374	388	402	415			
34	317	331	345	359	373	387	401	415	429	443		
35	327	341	356	370	385	399	413	428	442	457	471	
36	337	352	367	381	396	411	426	441	456	471	486	501
37	347	362	378	393	408	424	439	454	470	485	501	516
38	357	373	388	404	420	436	452	467	483	499	515	531
39	367	383	399	416	432	448	464	481	497	513	530	546
40	377	394	410	427	444	460	477	494	511	527	544	561
41	387	404	421	438	456	473	490	507	524	541	559	576
42	397	415	432	450	467	485	503	520	538	556	573	591
43	407	425	443	461	479	497	515	533	552	570	588	606
44	417	436	454	473	491	510	528	547	565	584	602	621
45	427	446	465	484	503	522	541	560	579	598	617	636
46	437	457	476	495	515	534	554	573	593	612	631	651
47	447	467	487	507	527	547	566	586	606	626	646	666
48	458	478	498	518	539	559	579	600	620	640	661	681
49	468	488	509	530	550	571	592	613	634	654	675	696
50	478	499	520	541	562	583	605	626	647	669	690	711

	37	38	39	40	41	42	43	44	45	46	47	48	49	50
37	531													
38	547	563												

22

С о д е р ж а н и е

Введение	- 3
I. Методика изучения жизненного состояния особи и ценопопуляции	- 3
I.1 Общие представления о жизненном состоянии особи и ценопопуляции (Л.Е.Гатцук, И.М.Ермакова)	- 3
I.2 Выделение трех уровней жизненного состояния в онтогенезе особей и применение этого метода для характеристики ценопопуляции (Л.И.Воронцова, Л.Е.Гатцук, А.А.Чистякова)	- 7
I.3 Метод многобалльной оценки жизнеспособности особи и его применение для характеристики ценопопуляции (И.М.Ермакова)	- 24
Литература	- 36
2. Некоторые аспекты организации и методики комплексных ботанико-зоологических исследований (В.Н.Егорова, В.С.Гусева, Н.Ф.Литвинова, Х.П.Мамаева, С.Н.Фирсов)	- 38
2.1 Основные принципы организации комплексных ботанико-зоологических исследований и этапы их проведения	- 39
2.2 Основные варианты подбора концентров-консорции	- 41
2.3 Принцип выделения признаков и свойств консорбиентов, подлежащих качественной и количественной характеристике при изучении консорции	- 42
2.4 Методы подбора биоценозов и свойства, подлежащие количественной и качественной характеристике	- 43
2.5 Методика определения кормовой базы для консортов, поселяющихся в генеративных органах концентров консорции	- 48
2.6 Методика изучения видового состава, численности консортов и выделения среди них групп: по специализации, активности, наиболее массовых	- 48
2.7 Методика изучения некоторых элементов пищевых цепей на примере ортоптероидной группы	- 52
2.7.1 Определение видового состава, численности и соотношения групп зоокомпонентов	- 52
2.7.2 Определение кормовой специализации и количества поедаемой пищи	- 53
Литература	- 54
3. Статистическая обработка наблюдений (А.С.Комаров)	- 57

Подходы к изучению ценопопуляций и консорциев

Методические разработки для студентов
биологических специальностей

Подп. к печ. 18.09.87.

Формат 60x90/16

Бум. тип №

Печать офсетная /ротапринт/

Уч.-изд. л. 5

Усл. печ. л. 5

Тираж 700 экз.

Заказ 1703

Цена 50 к.

Московский государственный педагогический институт
имени В.И.Ленина

Москва, 119882, Малая Пироговская ул., дом I

Типография МПТИ им. В.И.Ленина

Москва, 129243, ул.Кибальчича, дом 6