

ные соединения. В лесной подстилке и гумусовом горизонте загрязненных почв дополнительно накопилось свыше 400 кг/га фосфора, что составляет около 90% его начальных запасов. За 10 лет в почвы должно было поступить около 350 кг/га фосфора. Несколько большее реальное накопление, вероятно, связано с заниженной оценкой поступления. Во всяком случае полученные результаты подтверждают, что практически весь фосфор, поступающий в почвы в составе атмосферных выбросов, закрепляется в верхней части почвенного профиля.

Таким образом, атмосферные выбросы комбината по производству минеральных удобрений вносят изменения в естественные циклы азота и фосфора в лесных биогеоценозах. Растительный опад в условиях поступления атмосферных выбросов обогащен азотом и фосфором и способствует дополнительному накоплению биогенных элементов в лесной подстилке. Поступление дополнительных количеств азота и фосфора в почвы приводит к накоплению их в верхней части почвенного профиля. Существенно увеличивается миграция минеральных соединений азота и фосфора с фильтрующими водами: фосфора — в пределах верхнего 20—30 см слоя почвы, азота — вплоть до уровня почвенно-грунтовых вод. Эффект удобрения от поступления в почву биогенных элементов нивелируется токсичностью для растений газообразных выбросов и отравлением почвенно-грунтовых вод.

Московский госуниверситет
имени М. В. Ломоносова

Поступила в редакцию
26 марта 1986 г.

ЛИТЕРАТУРА

- Ковригин С. А. Динамика нитратов, аммония и подвижных форм фосфора и калия в почвах под различными древесными породами. — Почвоведение, 1952, № 7, с. 628—642.
- Негруцкий С. Ф., Попов В. А., Роевко Т. А. и др. Рост сельскохозяйственных растений при загрязнении воздуха оксидами азота. В кн.: Физиолого-биохимические механизмы повреждения и устойчивости растений. Новосибирск, 1981, с. 132—136.
- Попов В. А., Негруцкая Г. М., Шишмарева А. Г. Влияние элементов минерального питания на устойчивость растений к аммиаку и оксидам азота. — В кн.: Растения и промышленная среда. Киев, 1976, с. 122—124.
- Попова Э. П. Азот в лесных почвах. Новосибирск: Наука, 1983, 136 с.
- Сахарцев В. П. Содержание и формы соединений азота в дерново-подзолистых почвах легкого механического состава. — В кн.: Гумус и азот в почвообразовании и земледелии Нечерноземной зоны РСФСР. Л., 1983, с. 34—38.
- Шилова Е. И. Метод получения почвенного раствора в природных условиях. — Почвоведение, 1955, № 11, с. 86—90.
- Awasthi S. K., Pandey G. N. Pollution in fertilizer industry—its abatement and prevention. — Met. and Minerals Rev., 1979, 18, № 6, p. 6—12.
- Pierrou U. The global phosphorus cycle. Nitrogen, phosphorus and sulphur—global cycles. — Ecol. Bull., 1976, 22, p. 75—88.

УДК 581.524.34→56.074.6

ОЦЕНКА ИЗМЕНЕНИЙ УСЛОВИЙ ГУМУСООБРАЗОВАНИЯ В ГОЛОЦЕНЕ ДЛЯ СТЕПНЫХ ЭКОСИСТЕМ ПРИЧЕРНОМОРЬЯ

Ф. Н. Лисецкий

Изучены поступление и трансформация органического вещества в фитоценозах, характеризующих основные этапы эволюции растительного покрова причерноморских степей в голоцене. Установлено, что в результате антропоизации степных экосистем изменение видового состава фитоценозов приводило к снижению количества поступающего в почву растительного вещества (до 45 ц/га) и гумуса (до 9 ц/га). Определены уровни возможного поддержания скорости процесса гумусообразования в соответствии с экологическими условиями района исследований.

Анализ эволюции растительного покрова может служить важнейшим ключом в объяснении характерных особенностей экосистем. При-

менение всесторонней оценки процесса обмена веществ между почвой и растительностью позволяет воссоздать генетически predeterminedные эволюционные фазы экосистемы. Благодаря этому удастся не только объяснить современное «накопленное» состояние экосистемы, но и создать по совокупности ответных реакций, полученных ретроспективным методом, информационную основу для прогнозирования. Решение первой проблемы также входит в круг прогностических задач, так как сущность прогнозирования справедлива и в отношении предвидения неизвестного положения вещей, которые уже имеются, а не только появятся в будущем (Бауэр и др., 1971).

Из всех компонентов природной среды максимальной отражательной способностью обладает почва (Таргульян, Соколов, 1978). По сравнению с генетическим исследованием зрелой почвы использование возможностей педореконструкции отдельных стадий эволюции позволяет получить значительно больше информации. Для анализа рассматриваемого нами вопроса необходимо было выбрать периоды такой длительности, которая превышала бы характерное время процесса гумусообразования (по Таргульяну, Соколову, 1978 — сотни, тысячи лет). Устойчивое изменение скорости процесса гумусообразования успевает реализоваться на отдельных этапах эволюции (Соколов, 1984), что связано с продолжительностью саморазвития почв умеренного пояса на рыхлых породах от нуля-момента до зрелого состояния профиля — порядка 1000—3000 лет (Stevens, Walker, 1970; цит. по Александровский, 1983, с. 21).

В последние годы в результате палинологических исследований почвенных профилей голоцена установлены основные этапы эволюции растительного покрова. Это создает предпосылки для решения обратной задачи: изучения эволюции почв и, в особенности, условий гумусообразования, происходивших под влиянием меняющегося состава растительности. Растительность Причерноморья на протяжении голоцена (последние 10 тыс. лет) носила степной характер. Однако более детальный анализ результатов исследований (Динесман, 1977; Александровский, 1983; Пашкевич, 1981 и др.) позволяет выделить отдельные этапы эволюции растительного покрова, связанные с воздействием антропогенного фактора.

В бореальный и I фазу атлантического периода растительность Причерноморья была представлена разнотравно-дерновинно-злаковыми степями. Начиная со среднего голоцена (7700 лет назад) появились первые признаки воздействия пастбищной нагрузки и пожаров. Особенно существенное влияние этих факторов на рассматриваемой территории начало проявляться с середины IV тысячелетия до н. э. (Пашкевич, 1981). Под влиянием начавшейся ксерофитизации типчаково-ковыльных степей в составе травостоя уменьшилось участие ковылей и существенно возросла роль типчака (*Festuca sulcata*). Это согласуется со статистически обоснованным доказательством (Тарасов, Сукачев, 1981) того, что обилие типчака при уменьшении влажности почвы (с 15 до 8%) повышается. Специальные исследования (Шалыт, Калмыкова, 1935б) показали быстрое восстановление и усиленное плодоношение типчака после обгорания.

Влияние пастбищной дигрессии на растительный покров дерновинно-злаковых степей проявляется также в увеличении доли полыней (Динесман, 1977), что приводит к изменению химического состава поступающего в почву органического вещества. Происходящее при выпасе уплотнение верхнего слоя почвы приводит к усиленному испарению влаги, а в конечном счете и к осолонцеванию почвенного профиля (Мордкович, 1982), что в свою очередь создает более благоприятные условия для произрастания полыней.

Начиная с позднего голоцена (3200 лет назад) и особенно в скифское время выпас, выжигание становятся ведущими факторами эволюции растительности. После скифов на протяжении 2000 лет сменявшие друг друга кочевники-скотоводы относились к природе аналогично (Кириков, 1983). Необходимо отметить, что пожары — это смены, которые не превышают порог устойчивости экосистемы. Выжигание степного войлока для улучшения пастбищ, а также во время войн относится к наиболее древним формам антропогенного влияния на растительность. Умеренный выпас важен в жизни экосистем, так как этим сдерживается образование подстилки, уничтожаются пришлые сорняковые растения (Мордкович, 1982). Но в ходе прогрессирующей активизации хозяйственной деятельности человека менялась доля участия диких копытных и домашнего скота в их воздействии на растительность степи. Так, дикая лошадь (тарпан), довольно многочисленная в XVIII в., составляла конкуренцию скотоводству и была истреблена по мере исчезновения целинных участков. В 1863 г. в малопосещаемой степи Херсонского уезда еще оставался косяк тарпанов в 5—6 голов.

Таким образом, представление о формировании зонального облика степной растительности неотделимо от учета воздействия диких копытных (умеренного выпаса), естественных и искусственных пожаров. По нашему мнению, нельзя рассматривать влияние антропогенного фактора только в нарушении климакса, представляя его как зрелое сообщество в условиях абсолютной заповедности. Следуя концепции поликлимакса, правомерно выделить ряд климаксовых состояний экосистем, обусловленных возникновением новых форм хозяйственной деятельности человека, влияющих на растительный покров. При этом длительность отдельных смен растительности, характеризующихся существенными изменениями продуктивности, зольного состава, а следовательно, и интенсивности процесса гумусообразования, достаточна для формирования зрелых почв.

Проведенный нами ретроспективный анализ сопряженного изменения растительности и почв основан на эргодической теореме. Взаимосвязи природных процессов позволяют вместо измерений во времени использовать оценки уровня продуктивности в специально подобранных пространственно-временных рядах экосистем.

В течение 1981—1984 гг. нами изучены особенности поступления и трансформации растительного вещества для отдельных ландшафтных ключей. На территории Николаевской и Одесской областей УССР были выбраны участки, имеющие сходные условия экотопа и наиболее характерно отражающие сопряженный ряд фитоценозов, под которыми то или иное время осуществлялся процесс почвообразования: типчково-ковыльная ассоциация (целина) — ковыльно-типчковая ассоциация (целина) — разнотравно-ковыльно-типчковая ассоциация (пастбище).

Величину надземной фитомассы травостоя оценивали методом учетных площадок (25×25 см) в 4—6-кратной повторности с последующим высушиванием проб до абсолютного сухого веса. Для зеленой фитомассы относительная ошибка средних колебалась в пределах 9—13% и лишь на пастбище в отдельные сроки могла быть выше (до 18%). Для ветоши и подстилки в целом отмечено более значительное варьирование, особенно характерное для пастбища, которое имеет мозаичное распределение мертвого растительного вещества. В этом случае относительная ошибка достигает 20—30%. Фитомассу подземных органов определяли путем отбора монолитов почвы объемом 1 дм³ в трехкратной повторности по слоям 0—10 и 10—20 см. Корни отмывали на сите с размером ячеек 0,25 мм и разделяли на корневища, деятельные и недейательные корни. При использовании длительной декантации относительная ошибка средних значений не превышала 8%.

Скорость разложения корней типчака определяли в полевом опыте. Корни живых растений после кратковременной отмывки в неизмельченном виде и сухом состоянии взвешивали и помещали в мешочки из стеклоткани. В ризосфере ковыльно-типчковой ассоциации (целина) скорость разложения корней оценивали по убыли массы образцов, заложенных 26 августа 1981 г. на глубины 10—12, 24—26 и 55—57 см. Мешочки отбирали для каждого срока в трехкратной повторности. Почва участка — чернозем южный супесчаный слабосмытый (мощность горизонта А — 26 см, гумусового — 60 см). В пределах гумусового горизонта показатели физико-химических свойств почвы изменяются следующим образом: содержание гумуса 3,5—2,3%, карбонатов 12%, сумма

поглощенных оснований 24,2—20,6 мг-экв/100 г, отношение поглощенных кальция к магнию от 25 (10 см) до 16 (55 см). Полевой опыт на участке разнотравно-ковыльно-типчакковой ассоциации был заложен 4 сентября 1981 г. Почва — чернозем южный тяжелосуглинистый слабосмытый. Скорость разложения корней определяли для глубины 10 см. Содержание гумуса здесь 2,8%, карбонатов 4%, сумма поглощенных оснований 24,9 мг-экв/100 г, отношение кальция к магнию равно 9.

К коренным группировкам зонального облика наиболее близка формация *Stipeta cappillatae* (Шеляг-Сосонко, Костылев, 1981). В ковыльно-типчакковой ассоциации возможен (конец лета) более или менее значительный всплеск продуктивности субдоминантного вида — ковыля-волосатика. В отдельные периоды его вклад в величину надземной массы достигал 40%. Зеленая масса типчака максимальна в фазу колошения (в июне) (табл. 1). За девять месяцев (до первых побегов следующего года) разлагается 54—57% надземной массы типчака. После пожара структурные элементы надземной массы достигают своих исходных значений уже через два года (см. табл. 1).

Таблица 1
Динамика количества растительного вещества в надземном ярусе
некоторых биогеоценозов Причерноморья (результаты 327 определений)

Местоположение участка	Тип фитоценоза и его антропогенная измененность	Дата определения	Надземная масса, г/м ²		Подстилка, г/м ²
			зеленых частей	отмерших частей	
Николаевская область, Николаевский район, долина Бугского лимана	Типчакково-ковыльная ассоциация (целина)	26.VIII.81 г.	778,7		—
		18.IX.81 г.	—		212,2
		22.III.82 г.	0	276,4	87,8
		21.VI.82 г.	913,0		398,4
		29.VIII.82 г.	1207,0		157,6
		22.XI.82 г.	25,6	772,2	135,4
		25.III.83 г.	13,6	654,4	197,5
		20.VII.83 г.	1321,2		194,1
		26.VIII.83 г.	334,4	845,1	236,1
		26.VIII.84 г.	462,6	497,5	237,1
То же	Ковыльно-типчакковая ассоциация (целина)	19.VI.81 г.	299,2	—	187,2
		22.III.82 г.	0	81,7	170,0
		21.VI.82 г.	270,6	—	199,4
		31.VII.82 г.	184,3+268,6	119,5	—
		26.IX.82 г.	284,1		181,0
		22.XI.82 г.	42,2	608,2	198,4
	Пожар, соседний участок	25.III.83 г.	31,4	137,7	217,1
		26.VIII.83 г.	70,9+190,5	429,3	107,0
		18.XI.83 г.	—	485,1	220,3
		17.VI.83 г.	150,1	13,9	101,6
		26.VIII.83 г.	80,1+154,0	83,9	79,3
		18.XI.83 г.	—	168,7	103,0
		26.VIII.84 г.	72,6+113,4	110,5	176,7
Одесская область, Коминтерновский район, верхняя часть склона балки Глубокой	Разнотравно-ковыльно-типчакковая ассоциация (пастбище)	26.VI.81 г.	143,4	—	149,2
		10.VIII.81 г.	77,1	—	80,0
		14.V.82 г.	—	49,4	—
		16.VI.82 г.	124,8	—	—
		20.VII.82 г.	107,7	—	—
		8.VIII.82 г.	75,1+109,1	57,3	—
		3.IX.82 г.	215,9		75,6
		8.XI.82 г.	24,4	71,8	68,6
		22.III.83 г.	14,2	124,8	142,1
		18.V.83 г.	77,1	25,4	81,4
		8.VI.83 г.	114,8	13,6	84,1
		12.VIII.83 г.	51,8	14,5	178,2
		10.XI.83 г.	—	52,7	129,0
23.IX.84 г.	34,7	72,8	127,9		

Примечание. В период с преобладанием субдоминантного вида его продуктивность показана путем прибавления к массе доминанта.

Биологическая особенность типчака — приуроченность максимума в накоплении подземной массы к завершению фазы плодоношения (Бажецкая, 1972). Поэтому максимальное количество корней определяли в этот период. Второй срок был выбран в конце вегетационного периода (табл. 2). По диапазону изменения сезонной фитомассы деятель-

Таблица 2
Фитомасса подземных органов ковыльно-типчаковой ассоциации
(чернозем южный супесчаный, целина), г/м²

Дата определения	Слой почвы, см	Корневища	Корни	
			деятельные	недеятельные
21.VI.82 г.	0—10	48,5	834,5	283,0
	10—20	16,5	240,0	130,0
	0—20	65,0	1074,5	413,0
22.XI.82 г.	0—10	129,0	556,5	304,5
	10—20	8,0	147,0	87,5
	0—20	137,0	703,5	392,0
17.VI.83 г.	0—10	41,5	758,9	294,9
	10—20	3,2	168,7	118,5
	0—20	44,7	927,6	413,4
18.XI.83 г.	0—10	49,0	762,7	565,3
	10—20	10,0	102,1	185,9
	0—20	59,0	864,8	751,2

ных и недейтельных корней рассчитан годичный прирост. Кроме того, до 200 г/м² в год могут достигать корневые выделения (Lucas et al., 1977). Расчет интенсивности обновления корней в 1982 г. (табл. 3) про-

Таблица 3
Скорость разложения корней в ковыльно-типчаковой ассоциации

Слой почвы, см	Корневая масса, г/м ² (макс./мин.)	Годичный прирост, г/м ²	Продолжительность корнеобмена, годы *	Интенсивность обновления корней **
0—10	1117,5/861,0	256,5	4,36	0,23
10—20	370,0/234,5	135,5	2,73	0,37

* Отношение максимальной фитомассы корней к годичному приросту.

** Величина, обратная продолжительности корнеобмена.

веден по Дальману (1968). В среднем для слоя 0—20 см скорость обновления корней составляет 30% всей корневой массы. В годичной динамике эта величина, по-видимому, варьирует незначительно. Однако определения в ноябре 1983 г., проведенные после пожара, показали, что в слое 0—20 см значительно увеличилась (до 45%) доля недейтельных корней от общей массы подземных органов по сравнению с аналогичным сроком в 1982 г. По результатам полевого опыта за один год в слое 10—12 см разложилось 32% корней типчака, в слое 24—26 см — 22%, а за два года — 54 и 51% соответственно. Анализ наблюдений за динамикой влажности показывает, что верхние 10 см почвы весной и летом более иссушены, чем нижележащие слои, а осенью более увлажнены. Только через три года процесс разложения корней типчака в слое 10—12 см можно считать в основном завершенным (степень разложения — 83%). Это согласуется с оценками, приведенными в табл. 3.

В разнотравно-ковыльно-типчаковой ассоциации (условия периодического выпаса) доля ковыля становится существенной лишь в отдельные годы. В составе детрита значение экскрементов крупного рогатого скота невелико (до 34 г/м²). Для пастбища характерно существенное участие в составе надземной массы полыни австрийской (в среднем 10%). Результаты опыта с использованием капроновых мешочков показали, что с зимы до лета (продолжительность разложения 6 мес. в 1982—1983 гг.) убыль массы ветоши составляла 32,3%, а подстилки — 25,7%. Зима в этот период была бесснежной и очень теплой. Интересно, что подобные исследования, проведенные на пастбище в условиях прямого контакта материала со снежным покровом (Bleak, 1970), показали близкие результаты: за пять месяцев разложилось 27—31,5% ветоши. По фитомассе подземных органов пастбище практически не отличается от целинного участка (табл. 4). Меньшее количество недействительных корней может быть обусловлено большей скоростью деструкционных процессов в почвах тяжелого гранулометрического состава, что подтверждают результаты опыта по разложению корней типчака. За год (с 4.IX.81 г. по 4.IX.82 г.) разложился 51% корней типчака. Опыт в следующем году проводился с отдельными фракциями корней.

Таблица 4
Фитомасса подземных органов разнотравно-ковыльно-типчаковой ассоциации (чернозем южный тяжелосуглинистый, пастбище), г/м²

Дата определения	Слой почвы, см	Корневища	Корни	
			деятельные	недействительные
8.VI.83 г.	0—10	26,9	874,5	202,8
	10—20	4,2	204,9	51,2
	0—20	31,1	1079,4	254,0
11.X.83 г.	0—10	140,5	653,8	308,7
	10—20	29,8	129,7	161,9
	0—20	170,3	783,5	470,6

В литературе каких-либо данных о различии в трансформации деятельных и недействительных корней мы не обнаружили. Между тем привлечение таких данных и исследование структуры фитомассы подземных органов позволяют точно рассчитать интенсивность обновления корней. За один год деятельные корни разложились на 52,3%, а недействительные — на 36,6%. По соотношению этих фракций (см. табл. 4) доля разложившихся корней после максимума в их накоплении составит за год 49%. Сходный результат получен при использовании методики Дальмана. За два года (с 1981 по 1983 гг.) степень разложения корней достигла 60%.

Анализ результатов, приведенных в табл. 1, позволяет заключить, что в ассоциациях с доминированием ковыля приход органического вещества с опадом по крайней мере в 1,5 раза больше по сравнению с ассоциациями, в которых преобладает типчак. Изучение ковыльных ассоциаций Аскании-Нова (Шалыт, Калмыкова, 1935а) показало, что в слое 0—20 см ежегодно накапливается в 1,5 раза больше корней, чем под ассоциацией с доминированием типчака в наших исследованиях.

Полученные результаты создают основу для ретроспективного анализа этапов формирования степных экосистем на протяжении голоцена. Для перехода от исходной массы органических остатков к количеству новообразованных гумусовых веществ использованы усредненные по литературным данным значения коэффициента гумификации: для

поверхностных остатков — 0,10—0,12, для корневых — 0,21 (в супесчаных почвах) и 0,24 (в тяжелосуглинистых).

В раннем и частично среднем голоцене (на протяжении 3500 лет) напряженность процесса гумусообразования характеризовалась ежегодным приходом 60 ц/га растительного вещества за счет опада и 50 ц/га за счет отпада корней в слое 0—20 см. Поступление гумуса составляло 23—24 ц/га. Можно предположить, что в этих условиях на территории Причерноморья сформировалась почва, которая в результате стабилизовавшегося соотношения интенсивности процессов минерализации и гумификации органического вещества с факторами среды имела наибольшее содержание гумуса. Позднее, на протяжении 3280 лет, влияние пастбищной нагрузки и пожаров привело к значительному снижению прихода растительного вещества (до 26 ц/га за счет опада и до 39 ц/га за счет отпада корней) и соответственно поступления гумуса (до 19—20 ц/га для почв тяжелосуглинистых и до 15—16 ц/га в почвах облегченного гранулометрического состава). Определенное влияние на продуктивность степей оказала усилившаяся солонцеватость почв.

Начиная с позднего голоцена дальнейшая антропоизация степных экосистем приводила к резкому уменьшению образования гумуса за счет надземной массы (0,7—0,8 ц/га), а общая величина поступления для тяжелосуглинистых почв составляла 18 ц/га при среднем приходе растительного вещества 72 ц/га в год. Именно в таких условиях на территории Причерноморья сформировались почвы, которые 130—150 лет назад были вовлечены в обработку. Под влиянием первых форм хозяйственной деятельности человека они уже характеризовались потерей 25% запасов гумуса в слое 0—20 см. Проведенные нами исследования на Нижнем Траяновом валу — оборонительном сооружении, построенном около 2000 лет тому назад, — показали, что за период земледельческого использования южные черноземы утратили 19% запасов гумуса пахотного слоя.

Изложенные выше результаты использованы при выборе на ближайшую перспективу оптимальной величины поступления гумуса в почвозащитных системах земледелия. Поддержание этой величины обосновано важнейшим условием целенаправленного управления интенсивностью культурного почвообразовательного процесса. Кроме того, оценка параметров функционирования отдельных климаксовых состояний позволяет наметить дальнейшие реальные уровни оптимизации плодородия почв в конкретных экологических условиях.

Одесский госуниверситет
имени И. И. Мечникова

Поступила в редакцию
6 декабря 1984 г.

ЛИТЕРАТУРА

- Александровский А. Л. Эволюция почв Восточно-Европейской равнины в голоцене. М.: Наука, 1983, 152 с.
- Бажецкая А. А. Биология доминантов степных и лугостепных фитоценозов северного склона хребта Таласский Ала-Тоо. Фрунзе: Илим, 1972, 147 с.
- Бауэр А., Эйхгорн В., Кребер Г. и др. Философия и прогностика. М.: Прогресс, 1971, 424 с.
- Дальман Р. Корневая продукция и углеродный обмен в системе корни—почва в экосистеме высокозлаковых прерий. — В кн.: Методы изучения продуктивности корневых систем и организмов ризосферы. Л.: Наука, 1968, с. 42—53.
- Динесман Л. Г. Биогеоценозы степей в голоцене. М.: Наука, 1977, 160 с.
- Кириков С. В. Человек и природа степной зоны. Конец X—середина XIX в. М.: Наука, 1983, 128 с.
- Мордкович В. Г. Степные экосистемы. Новосибирск: Наука, 1982, 206 с.
- Пашкевич Г. А. Динамика растительного покрова Северо-Западного Причерноморья в голоцене, его изменение под влиянием человека. — В кн.: Антропогенные факторы в истории развития современных экосистем. М.: Наука, 1981, с. 74—86.
- Соколов И. А. Почвообразование и время: поликлимакность и полигенетичность почв. — Почвоведение, 1984, № 2, с. 102—112.

- Тарасов А. О., Сукачев В. С. Связь степной растительности с рельефом. — Экология, 1981, № 1, с. 86—88.
- Таргульян В. О., Соколов И. А. Структурный и функциональный подход к почве: почва—память и почва—момент. — В кн.: Математическое моделирование в экологии. М.: Наука, 1978, с. 17—33.
- Шалыт М. С., Калмыкова А. А. Корневая система растений в основных почвенных типах Украины. — Бот. журнал, 1935а, 20, № 4, с. 357—410.
- Шалыт М. С., Калмыкова А. А. Степные пожары и их влияние на растительность. — Бот. журнал, 1935б, 20, № 1, с. 101—110.
- Шеляг-Сосонко Ю. Р., Костылев А. В. Степная растительность склонов Тилигульского лимана. — Укр. бот. журнал, 1981, 38, № 4, с. 10—13.
- Bleak A. T. Disappearance of plant material under a winter snow cover. — Ecology, 1970, 51, № 5, p. 915—917.
- Lucas R. E., Holtman J. B., Connor L. J. Soil carbon dynamics and cropping practices. — In: Agriculture and energy, 1977, p. 333—351.

УДК 519.272 : 575.22 : 581.45/524

ПРИМЕР ЭФФЕКТИВНОСТИ АНАЛИЗА ОБОБЩЕННОЙ ДИСПЕРСИИ ПРИЗНАКОВ ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ

Л. Ф. Семериков, Н. В. Глотов, Л. А. Животовский

Проведен анализ обобщенной дисперсии признаков листьев 39 выборок из популяций трех видов дуба в Дагестане. Установлено, что обобщенные показатели дисперсии имеют хорошие дифференцирующие свойства при сравнении популяций как одного, так и разных видов и дают возможность анализа новой информации, связанной с процессами адаптации популяций.

Поскольку разнообразие значений количественного признака в природных популяциях обусловлено различиями по множеству генов, изучение структуры изменчивости и выявление многообразия норм реагирования генотипов по этому признаку позволяет получить более полное представление о генотипе как целостной системе и оценить генетическую гетерогенность природных популяций не по отдельному локусу, а по их совокупности (Глотов, 1983). Понятно, что при изучении нескольких количественных признаков, характеризующих различные морфофункциональные системы организма, возникает возможность оценки значительной выборки генов. Однако до сих пор не существует методов статистического оценивания изменчивости совокупности признаков.

Классические методы многомерного анализа (Андерсон, 1963) не дают возможности вычисления внутри- и межгрупповых компонент дисперсии и их сравнения, как это делается в случае одного признака. Поэтому предложенный Л. А. Животовским (1980) метод оценки обобщенной дисперсии и разложения ее на компоненты представляется нам очень перспективным. Метод позволяет анализировать совокупность скоррелированных признаков, так что обобщенный коэффициент внутриклассовой корреляции R_w учитывает взаимозависимость признаков. Такой подход принципиально отличается от обычного стремления «уйти» от корреляций путем разного рода преобразований и получить в итоге независимые новые признаки. При анализе обобщенной дисперсии появляется новый показатель, характеризующий степень совпадения направления корреляций внутри особи в пределах одного генотипа и между особями в популяции. Необходимость рассмотрения такой задачи уже отмечалась (Sokal, 1978). Наконец, введение обобщенных показателей R_w и R_i позволяет «свернуть» информацию, уменьшить число обсуждаемых показателей. Это, конечно, не означает отказа от анализа изменчивости отдельных признаков.

Цель настоящей работы — показать эффективность анализа обобщенной дисперсии на примере изучения признаков листьев трех видов дуба в Дагестане.