

М. Г. АГАЕВ

## ПОПУЛЯЦИОННАЯ ПЛОТНОСТЬ КАК РЕГУЛЯТОРНЫЙ ФАКТОР РАЗВИТИЯ РАСТЕНИЙ

(Представлено академиком М. Х. Чайлахяном 25 I 1974)

Целью данной работы является освещение некоторых новых фактов и обобщений по еще очень слабо разработанному вопросу о влиянии популяционной плотности на развитие растений, которые представляют принципиальный интерес для прогресса онтогенеза растений, популяционной фитоэкологии и эволюционной теории. Исследование регуляторной роли различных факторов онтогенеза растительных организмов, как свидетельствует история биологии развития растений, имеет огромное значение в познании его закономерностей. Поэтому вовлечение в сферу исследований развития растений новых факторов, влияющих на ход онтогенеза, и изучение их регуляторной роли является актуальной задачей. Принято считать<sup>(5, 16)</sup>, что регуляция развития растений осуществляется под влиянием как внешних абиотических (экзогенных), так и внутренних (эндогенных) факторов. Есть достаточное основание полагать, что экзогенные условия регулируют развитие опосредованно, т. е. через системы адаптивных реакций, а также внутренних генетических и физиолого-биохимических факторов.

Регуляторные функции только что упомянутых причин, очевидно, играют исключительно важную роль в ходе онтогенеза растений, но тем не менее для действительно всестороннего познания процессов развития необходимо исследовать еще и другие морфогенетические факторы. Мы имеем в виду популяционные и биоценотические факторы, влияние которых на ход онтогенеза подмечено растениеводами, лесоведами, фитоэкологами, а также физиологами и биохимиками растений<sup>(1, 2, 5)</sup>. Более того, еще в 1941 г. было сформулировано обобщение<sup>(14)</sup>, ныне известное под названием «правила Сукачева», согласно которому на загущенные насаждения, повышающее напряженность внутривидовой борьбы, однолетние растения реагируют ускорением, а многолетние растения, наоборот, — замедлением темпов развития. Однако А. Н. Папонов<sup>(10)</sup> в итоге своих исследований пришел к отрицанию «правила Сукачева» (по отношению к однолетним). А некоторые авторы<sup>(9)</sup> сделали заключение даже о том, что при загущении насаждений у всех растений замедляются темпы развития (плодоношения). Таким образом, вокруг концепции В. Н. Сукачева сложились серьезные противоречия<sup>(1, 2)</sup>, для преодоления которых требуются новые исследования.

Исходя из принципиального значения рассматриваемого вопроса, а также учитывая ограниченность и противоречивость литературных сведений, нами на протяжении многих лет исследовался характер зависимости генеративного развития особей различных видов однолетних растений от популяционной плотности. Модельные опыты по сравнительному изучению темпов развития однолетних растений в разреженных, загущенных и переизгущенных посевах производились в условиях Дагестанской АССР и Ленинградской обл. на тщательно подготовленных делянках.

Опыты показали, что среди однолетних растений, в отношении типа реагирования особей на обострения внутривидовой борьбы, имеются две большие группы видов, которые, в свою очередь, могут быть подразделены

на соответствующие подгруппы. На повышение популяционной плотности представители первой группы видов (*Arabidopsis thaliana*, *Avena sativa*, *Bulbine annua*, *Camelina sativa*, *Hordeum sativum*, *Lepidium sativum*, *Linum usitatissimum*, *Triticum aestivum*, *Tr. durum*, *Tr. monococcum* и др.) реагируют ускорением темпов развития, в то время как растения второй группы видов (*Anethum graveolens*, *Datura stramonium*, *Glycine max*, *Helianthus annuus*, *Phaseolus vulgaris*, *Zea mays* и т. п.), наоборот, реагируют замедлением темпов развития. Иначе говоря, первые обладают положительным «эффектом загущения», а вторые — отрицательным «эффектом загущения». Одно из любопытных обстоятельств заключается в том, что среди однолетних растений с положительным эффектом загущения явно преобладают длиннодневные формы с низкой потребностью в азоте, хотя известны и нитрофильные короткодневные виды (*Chenopodium album* и др.), относящиеся к этой группе. Однолетние растения с отрицательным эффектом загущения чаще всего являются короткодневными, характеризующимися высокой потребностью в азоте.

В настоящее время особо важное значение имеет получение массовых экспериментальных данных, убедительно говорящих в пользу наличия в составе типичных однолетних форм, особи которых на загущение реагируют не ускорением, а, наоборот, торможением развития. Вот почему далее рассматриваются только такого рода новые данные.

У всех упомянутых выше подопытных растений второй группы видов по мере увеличения степени загущения замедлялась скорость наступления фазы цветения, расширялась амплитуда внутривидовых индивидуальных различий по темпам генеративного развития, а кроме того удлинялась продолжительность жизненного цикла. Наибольшее количество опытов проводилось с различными сортами сои культурной (*Glycine max*), являющейся типично однолетним растением<sup>(6)</sup>, а также с дурманом обыкновенным (*Datura stramonium*).

Материалы табл. 1 и 2 доказывают, что достаточно высокая популяционная плотность оказывает сильнейшее тормозящее воздействие на развитие особей как сои, так и дурмана. И степень задержки развития растений в густом насаждении, и степень их дифференциации по темпам развития на субпопуляционные феногруппы может служить мерилем интенсивности внутривидовой конкуренции<sup>(12)</sup>, осуществляющейся среди «сотрапезников».

В наших модельных опытах загущенные растения сои напряженно конкурировали, видимо, в основном из-за света и азота. В пользу этого заключения можно привести ряд соображений. Так, соя — растение исключительно светочувствительное<sup>(3)</sup>; по этой причине в ее загущенных посевах не может не обостриться конкуренция за свет. И действительно, в густых посевах сои наблюдалось преждевременное отмирание листьев нижних ярусов. За обострение конкуренции за азот говорит то, что, во-первых, соя как короткодневное растение нуждается в повышенных дозах азота; во-вторых, опытные посевы производились на суглинистой почве (с невысоким уровнем плодородия) и, в-третьих, подопытная соя (из-за слабой приспособленности к экологическим условиям района Ленинграда) была лишена возможности получать азот за счет его симбиотической фиксации. Влагой соя была обеспечена достаточно хорошо.

В густых же посевах дурмана напряженная конкуренция происходила, очевидно, за влагу и компоненты минерального питания. С этим объектом экспериментировали в очень засушливых условиях 1972 г.; при этом сам опыт ставился на среднем агрофоне. В сильно загущенных посевах особи дурмана были очень мелколистны и низкорослы, поэтому они слабо затеняли друг друга. Отсюда можно полагать, что в рассматриваемом опыте среди растений дурмана острая конкуренция за свет не имела места.

Сведения, говорящие о том, что однолетние растения на увеличение плотности насаждений действительно реагируют не только ускорением

(как это принято считать), но и замедленном темпов развития, имеются и в работах целого ряда других авторов (4, 8, 10-13). Торможение процессов развития однолетников второй группы видов, с эволюционной точки зрения, является следствием отсутствия у них достаточно развитой приспособленности к напряженной внутривидовой конкуренции. В пользу правомерности этой интерпретации «поведения» растений с отрицательным

Таблица 1

Влияние густоты посева на развитие сои культурной (сорт Харьковская 149, данные 1969 г.)

Густота посева, см	Число растений в опыте	Число дней от появления всходов до цветения растений			Продолжительность перехода популяции (от первой особи до последней) в фазу цветения, дн.	Число растений в популяции к концу опыта (30 IX), %				
		первое	50 %	последнее		с крупными зелеными плодами	с недоразвитыми плодами	в фазе цветения	в фазе бутонизации	не достигших фазы бутонизации
50×50	70	55	69	86	33	83,3	16,7	—	—	—
10×10	120	57	75	—	8	50,0	39,2	8,3	2,5	—
6×6	165	60	86	—	8	15,2	54,6	17,5	7,9	4,8
3×3	300	64	100	—	8	—	51,7	26,7	14,9	6,7
1,5×1,5	576	69	—	—	8	—	17,4	20,8	26,1	35,7

Таблица 2

Влияние густоты посева на развитие дурмана обыкновенного (образец К-71-207, данные 1972 г.)

Густота посева, см	Число растений в опыте	Дата			Продолжительность перехода популяции (от первой особи до последней) в фазу цветения, в дн.	Число растений в популяции к концу опыта (15 X)					Средняя высота растений на 15 X, см
		цветение первого растения	цветение последнего растения	полное созревание первого плода		плодоносившие	в фазе цветения	в фазе бутонизации	не достигшие фазы бутонизации		
50×50	90	6 VII	18 VIII	10 VIII	13	100	—	—	—	—	68
10×10	96	9 VII	29 VIII	18 VIII	52	96,9	3,1	—	—	—	45
6×6	111	10 VII	—	20 VIII	8	87,4	9,0	3,6	—	—	34
3×3	361	12 VII	—	25 VIII	8	56,5	22,2	12,2	9,1	—	16
1,5×1,5	474	16 VII	—	3 IX	8	40,5	12,7	15,2	31,6	—	7

эффектом загущения свидетельствует и то, что при резком обострении конкуренции сильно нарушается их воспроизводительная функция: в итоге значительная часть особей вообще не оставляет потомства. Зато в популяциях такого рода однолетних растений внутривидовая конкуренция может выступать в роли высокоэффективного эволюционного фактора.

Итак, среди однолетних растений существует своеобразный популяционно-физиологический «дуализм», который, по всей вероятности, можно объяснить тем, что процессы эволюционного становления видов однолетних растений осуществлялись на основе доминирования трансформирующей деятельности разных форм естественного отбора. Вышеизложенные экспериментальные данные и теоретические соображения позволяют считать, что: 1) «правило Сукачева» в мире однолетних растений отражает не общую, а частную популяционную закономерность и 2) для выяснения его сферы действия в отношении многолетних растений необходимо про-

водить сравнительные исследования с охватом популяций большого количества таксономических и экологических групп.

Ленинградский государственный университет  
им. А. А. Жданова

Поступило  
18 I 1974

#### ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- <sup>1</sup> М. Г. Агаев, Бот. журн., т. 57, № 5 (1972). <sup>2</sup> М. Г. Агаев, Тр. Ленингр. общ. естествоисп., т. 72, в. 3 (1972). <sup>3</sup> Н. А. Bortwick, M. N. Parker, Bot. Gaz., v. 101, 341 (1939). <sup>4</sup> E. G. Buntig, L. A. Willey, Agric. Sci., v. 52, № 3 (1959). <sup>5</sup> П. И. Гупало, В. В. Скрипчинский, Физиология индивидуального развития растений, М., 1971. <sup>6</sup> П. М. Жуковский, Культурные растения и их сородичи, Л., 1971. <sup>7</sup> К. М. Завадский, Вид и видообразование, Л., 1968. <sup>8</sup> H. Kohnke, S. R. Miles, Agr. J., v. 43, № 10 (1951). <sup>9</sup> Б. С. Мошков, Роль лучистой энергии в выявлении потенциальной продуктивности растений, М., 1973. <sup>10</sup> А. Н. Папонов, Влияние площади питания и плодородия почвы на урожай и особенности развития растений. Кандидатская диссертация, Л., 1962. <sup>11</sup> C. G. Painter, R. W. Leamer, Agr. J., v. 45, № 6 (1953). <sup>12</sup> A. N. Probst, J. Am. Soc. Agron., v. 37, № 7 (1945). <sup>13</sup> E. D. Putt, S. A. Fehr, Sci. Agric., v. 31, № 11 (1951). <sup>14</sup> В. Н. Сукачев, ДАН, т. 30, № 8 (1941). <sup>15</sup> Дж. Харпер, Сборн. Механизмы биологической конкуренции, М., 1964. <sup>16</sup> М. Х. Чайлахян, Факторы генеративного развития растений, 1964.