

Федеральное агентство по образованию
ГОУ ВПО «Новосибирский государственный педагогический
университет»

Г.К. Зверева

АГРОЦЕНОЗЫ

***(ПОНЯТИЯ, СТРУКТУРА,
ОСОБЕННОСТИ ФУНКЦИОНИРОВАНИЯ)***

*Утверждено в качестве учебного пособия Редакционно-
издательским советом НГПУ*

Новосибирск

2006

УДК 633+574
ББК 41+2808
З–433

Рецензенты:

Доктор сельскохозяйственных наук, профессор

М.Д. Константинов

Доктор биологических наук, профессор

Ж.Ф. Пивоварова

Старший преподаватель

Н.П. Луцкевич

З – 433 **Зверева, Г.К.** Агроценозы (понятия, структура, особенности функционирования): учебное пособие / Г.К.Зверева. – Новосибирск: Изд. НГПУ, 2006. – 118 с.

В пособии изложены основные понятия и аспекты изучения сельскохозяйственных сообществ на разных уровнях организации: от агрофитоценозов до агроэкосистем и агроландшафтов. Даны представления о культивируемой растительности, при этом большое внимание уделяется особенностям структуры агрофитоценозов. Охарактеризованы продукционные процессы в естественных и аграрных фитоценозах. На основе показателей фотосинтетической деятельности агрофитоценозов показаны пути создания оптимальных посевов. Представлена сравнительная характеристика природных и аграрных экосистем. Рассмотрены структурные особенности и пути оптимизации агроландшафтов. Учебное пособие представляет интерес для студентов, аспирантов и преподавателей биологических и сельскохозяйственных ВУЗов.

Табл. 22, рис. 30, лит. 121 наим.

УДК 633+574
ББК 41+2808

©Зверева Г.К., 2006

СОДЕРЖАНИЕ

Введение	4
Глава 1. Понятие о природных и сельскохозяйственных сообществах	5
1.1. Естественные ценозы	5
1.2. Агроценозы	10
Глава 2. Агрофитоценозы	17
2.1. Структура агрофитоценоза	18
2.1.1 Видовая структура	18
2.1.2. Пространственная структура	26
2.1.3. Эколого-биологическая структура	33
2.2. Продукция агрофитоценозов	50
2.3. Фотосинтетическая деятельность растений и продуктивность агрофитоценозов	57
2.3.1. Продуктивность и показатели фотосинтетической поверхности растений	58
2.3.2. Оценка продуктивности по показателям, отражающим содержание хлорофилла в растениях.....	69
Глава 3. Агробиоценозы	81
Глава 4. Агроэкосистемы	87
4.1. Структура и типы агроэкосистем	87
4.2. Отличительные особенности природных и аграрных экосистем	95
Глава 5. Агроландшафты	99
Задания и тесты	105
Список литературы	108

ВВЕДЕНИЕ

Развитие сельскохозяйственного производства приводит к замене части естественных сообществ на аграрные. Вместо природных фитоценозов, экосистем и ландшафтов появляются агрофитоценозы, агроэкосистемы и агроландшафты со свойственными им особенностями. Ввиду этого при ознакомлении студентов с теоретическими основами сельскохозяйственных наук необходимо рассматривать закономерности формирования и функционирования агроценозов, имеющих большое значение в жизнеобеспечении общества и регуляции качества среды. Так, агрофитоценологический подход к возделыванию сельскохозяйственных культур через изучение процессов в посевах как в сообществе способствует совершенствованию пашенных ценозов, снижению производительных затрат и получению стабильных урожаев. Оптимизация путей управления сорным компонентом, подавление жизнедеятельности и ограничение численности фитофагов и фитопатогенов повышает степень использования ресурсов агробиоценозов. А соответствие агроэкосистем структуре и свойствам агроландшафтов лежит в основе устойчивости как агроэкосистем, так и агроландшафтов.

В настоящем учебном пособии раскрываются основные понятия и аспекты изучения сельскохозяйственных сообществ на разных уровнях организации: от агрофитоценозов до агроэкосистем и агроландшафтов. Дана сравнительная характеристика природных и аграрных ценозов, при этом большое внимание уделяется особенностям структуры и формирования продуктивности агрофитоценозов. Проанализированы показатели фотосинтетической деятельности растений, с помощью которых можно оценивать биологическую и хозяйственную продуктивность агрофитоценозов, показаны параметры оптимальных посевов. Рассмотрены структурные особенности и пути оптимизации агроэкосистем и агроландшафтов.

При составлении настоящего учебного пособия использованы материалы учебников, учебных пособий и научных статей по агрофитоценологии, агроэкологии, физиологии сельскохозяйственных растений и ботанике.

Знание понятий, структуры и особенностей функционирования агроценозов необходимо студентам при изучении курсов «Биологические основы сельского хозяйства» и «Прикладная экология». Пособие может быть использовано при изучении лекционного материала, а также для подготовки к практическим и семинарским занятиям.

Глава 1. ПОНЯТИЕ О ПРИРОДНЫХ И СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННЫХ СООБЩЕСТВАХ

1.1. ЕСТЕСТВЕННЫЕ ЦЕНОЗЫ

Под термином «*биотическое сообщество*» понимают совокупность популяций разных видов, населяющих определенную территорию или биотоп (Одум, 1975). Сообщество – общее понятие, прилагаемое к совокупности взаимодействующих живых существ любого ранга. Это своего рода организационная единица, так как обладает некоторыми особыми свойствами, не присущими слагающим ее компонентам – особям и популяциям, и функционирует как единое целое благодаря взаимосвязанным метаболическим превращениям. По Р. Уиттекеру (1980), сообщество – совокупность популяций растений, животных и микроорганизмов, взаимодействующих друг с другом в пределах данной среды и образующих особую живую систему со своими собственными составом, структурой, взаимоотношениями со средой, развитием и функциями. Синоним сообщества – *ценоз* (от греч. *koinos* – общий). *Ценоз* – это сообщество вообще, т.е. биоценоз, фитоценоз, микроценоз и т.д. (Словарь ботанических терминов, 1984).

Организмы сообщества различаются по роли в определении его природы и функций. Из многочисленных видов, входящих в состав сообщества, обычно лишь немногие виды оказывают на него определяющее воздействие, обусловленное их численностью, продукцией и другими параметрами. Такие виды или группы видов называют *экологическими доминантами*.

Устойчивое сообщество, составленное растительными организмами одного или многих поколений и образующее внутреннюю среду, называется *фитоценозом* (от греч. *phyton* – растение, *koinos* – общий). Фитоценоз, или растительное сообщество, – это естественная группировка растений в природе, находящихся во взаимодействии между собой и условиями среды.

Местообитание конкретного сообщества характеризует *экотон* (от греч. *oikos* – дом и *topos* – место), представляющий совокупность абиотических условий неорганической среды данного участка.

Совокупность совместно обитающих и взаимосвязанных популяций разных видов микроорганизмов, растений и животных составляет **биоценоз** (рис. 1). Термин «биоценоз» был предложен немецким зоологом К. Мебиусом в 1877 г. при изучении организмов устричной банки. Организмы в биоценозе связаны между собой сложными биотическими взаимоотношениями и трофическими связями. Одни организмы – *продуценты* – производят продукцию, к ним относятся наземные зеленые растения и водоросли. Другие – *консументы* – потребляют органические вещества, они могут быть травоядными (употребляющими только растительную пищу), плотоядными (хищники) и всеядными (питающимися растительной и животной пищей). Третьи организмы – *редуценты* или *деструкторы* – участвуют в разложении органических веществ до неорганических, возвращая в почву или в водную среду биогенные элементы, тем самым завершая биохимический круговорот. Это микроорганизмы и грибы. Таким образом, в биоценозе протекают процессы продуцирования и распределения биомассы, осуществляется круговорот веществ и биоценотический отбор видов (Быков, 1988).

Участок земной поверхности с однородными абиотическими условиями среды (воздуха, воды, почв и подстилающих их горных пород), занимаемый биоценозом, называется *биотопом*. То есть биотоп представляет тот участок абиотической среды, в котором существуют организмы, составляющие биоценоз. Многие авторы отмечают, что «биотоп» – термин, близкий к «экотопу».

Компоненты биотопа активно взаимодействуют между собой и биоценозом, создавая определенную биологическую систему – **биогеоценоз** (от греч. *bios* – жизнь, *ge* – земля, *koinos* – общий). Понятие «биогеоценоз» было сформулировано В.Н. Сукачевым (1940, 1942). По В.Н. Сукачеву (Основы лесной биогеоценологии, 1964, с.23), «*биогеоценоз* – это совокупность на известном протяжении земной поверхности однородных природных явлений (атмосферы, горной породы, растительности, животного мира, микроорганизмов, почвы и гидрологических условий), имеющая особую специфику взаимодействий этих слагающих её компонентов и определенный тип обмена веществом и энергией их между собой и с другими явлениями природы и представляющая собой внутренне противоречивое диалектическое един-

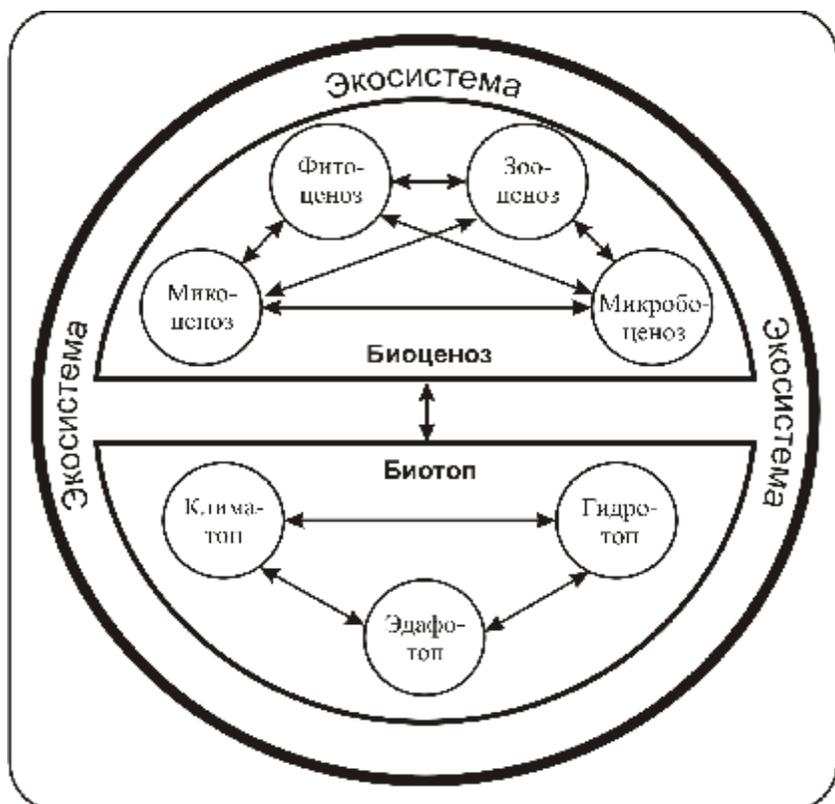


Рис. 1. Биоценоз в экосистеме (Киселёв В.Н., 1998)

ство, находящееся в постоянном движении и развитии». Биогеоценозы – наземные образования, имеющие четкие границы, обусловленные размещением растительного компонента – фитоценоза. Составными частями биогеоценоза являются материальные тела: живые (растения, животные и микроорганизмы), слагающие биотоп; косные (атмосфера, горная порода, вода) и биокосные (почва, донные осадки), слагающие экотоп. Таким образом, биогеоценоз представляет основную структурно-функциональную материально-энергетическую единицу биосферы, в которой совершаются обменные процессы, характерные для биогеохимической деятельности биосферы в целом.

Несколько ранее, в 1935 г., английским ботаником А. Тенсли (Tansley, 1935) был предложен термин «*экосистема*» (от греч. *oikos* – дом и система),

в котором также имелось сочетание биоценоза и биотопа. По А. Тенсли, *экосистема* – это совокупность комплексов организмов с комплексом физических факторов его окружения, т.е. факторов местообитания в широком смысле. Сторонники экосистемного подхода на Западе считают термины «*биогеоценоз*» и «*экосистема*» синонимами, однако ряд российских ученых видит в них определенные различия, связанные прежде всего с тем, что экосистема – природный комплекс, любой размерности – от капли воды и кочки на болоте до биосферы Земли в целом, а *биогеоценоз* – понятие территориальное, границы которого определяются наличием растительных сообществ.

Понятие «экосистема» шире, чем понятие «биогеоценоз». Экосистема может включать несколько биогеоценозов. Любой биогеоценоз является экологической системой, но не всякая экосистема может считаться биогеоценозом. Пространственная и функциональная структуры биогеоценоза разнообразны и завершены, экосистема же может быть неполной, её стабильность в этом случае поддерживается энергетическими дотациями. Фитоценоз чаще всего является основным организующим компонентом биогеоценоза, в экосистеме все компоненты признаются равноправными. В целом обе концепции – экосистем и биогеоценозов – дополняют и обогащают друг друга, позволяют более полно рассматривать взаимосвязи между сообществами и неорганической средой.

В последнее время часто используется распространенный географический термин – *ландшафт* (нем. *Landschaft, Land* – земля, *schaft* – суффикс, выражающий взаимосвязь, взаимозависимость) – это имеющий естественные границы участок земной поверхности, в пределах которого все природные компоненты (горные породы, рельеф, почвы, воды, биота, климат) образуют взаимосвязанное и исторически взаимообусловленное единство. В соответствии с ГОСТом под ландшафтом понимается территориальная система, состоящая из взаимодействующих природных или природных и антропогенных компонентов и комплексов более низкого таксономического ранга (ГОСТ 17.8.1.01-86). Синонимом ландшафта с некоторыми несущественными оговорками является *геосистема*, используемая для выделения и характеристики различных географических образований локального, регионального и глобального масштабов.

Ландшафт – более широкое понятие, чем биогеоценоз или экосистема. В число компонентов биогеоценоза не входит рельеф местности. В отличие от экосистемы в ландшафте исследуются все элементы и связи между компонентами, которые считаются равнозначными в его образовании и функционировании. Кроме этого, понятие «экосистема» безранговое, а ландшафт как географическое понятие всегда подразумевает наличие пространственных границ. Биогеоценозы (экосистемы) – неотъемлемая часть природных географических ландшафтов.

В понятии ландшафта как территориального образования взаимосвязаны природные компоненты и антропогенно-техногенные элементы. В связи с этим по происхождению выделяют два основных типа ландшафтов – природный и антропогенный.

Природный ландшафт не преобразован хозяйственной деятельностью человека и формируется под влиянием природных факторов. Антропогенный ландшафт – это бывший природный ландшафт, преобразованный хозяйственной деятельностью человека настолько, что изменена связь природных компонентов. Одним из таких ландшафтов является *агрокультурный (сельскохозяйственный)*, растительность которого в значительной степени заменена посевами и посадками сельскохозяйственных культур. Как считают многие ученые, антропогенные ландшафты по распространенности на суше сейчас или преобладают, или примерно равны природным.

Верхняя часть атмосферы, вся гидросфера и верхняя часть литосферы Земли, заселенные живыми организмами, составляют **биосферу** (от греч. *bios* – жизнь, *sphaira* – шар). В биосфере благодаря живым организмам преобразуется солнечная энергия, совершаются биогеохимические превращения веществ и преобладают вещества биогенного происхождения.

Границы ландшафтной (географической) оболочки Земли в целом совпадают с границами биосферы, но поскольку в географическую оболочку входят и участки, где нет жизни, можно условно принимать, что биосфера входит в ее состав. Для ландшафтной оболочки, как и для биосферы, основной источник энергии – солнечная радиация.

1.2. АГРОЦЕНОЗЫ

Неустойчивые сообщества, искусственно создаваемые человеком на более или менее продолжительное время, называют *агроценозами* (от греч. *agros* – поле, *koinos* – общий) (Словарь ботанических терминов, 1984). В зависимости от совокупности составляющих сообщество живых и косных компонентов, связанных между собой обменом веществ и энергией, агроценозы можно рассматривать на разных уровнях организации: от агрофитоценоза до агробиогеоценоза и агроэкосистемы.

Целенаправленно регулируемые естественные и искусственно создаваемые сообщества различных типов растительности (лесные, луговые, полевые, садово-парковые, клумбо-газонные и другие) относят к *культивируемой растительности*. Согласно А.П. Шенникову (1951, с. 5), под *культивируемой растительностью* следует понимать «целесообразно и сознательно организованную и управляемую человеком растительность, возникающую или в процессе окультуривания природной растительности, или при посевах и посадках желательных растений на почвах, освобожденных для этого от других растений».

Сообщество культивируемой растительности называют *культурфитоценозом*. Это широкое понятие, которым обозначаются любые растительные сообщества, созданные человеком или находящиеся под его интенсивным влиянием (Быков, 1988). Различают следующие культурфитоценозы:

- окультуренные (намеренно измененные человеком, например, удобряемые естественные сенокосные угодья);
- полукультурные (искусственно созданные, но не регулируемые человеком, например, лесные посадки);
- культурные из многолетних деревьев и кустарников (постоянно регулируемые уходом и эксплуатируемые, например, сады, чайные плантации);
- декоративные (парки и скверы);
- агрофитоценозы (полевые растительные сообщества, например, посевы пшеницы, ячменя и др. культур);
- закрытые культуры (с регулированием почвенной и воздушной среды, например, гидропоника).

Конкретная и важная единица культивируемой растительности – **агрофитоценоз** (от греч. *agros* – поле и фитоценоз) – искусственное растительное сообщество, создаваемое на основе агротехнических мероприятий и постоянно поддерживаемое человеком (Сельскохозяйственный энциклопедический словарь, 1989). Исследованиями было показано, что в посевах растений достаточно хорошо выражены основные признаки фитоценозов, и их с полным правом относят к особой группе растительных сообществ – агрофитоценозам (Работнов, 1978).

Компонентами агрофитоценоза являются высеянные культурные растения и их спутники – сорные (сегетальные) виды, которые, по выражению А.И. Мальцева (1909), помимо воли земледельца обитают на полях и приспособились к пашенным условиям. Агрофитоценозы могут быть однолетними (посевы зерновых, зернобобовых и др. культур) и многолетними (посевы многолетних трав). Считается, что обязательным признаком любого агрофитоценоза является абсолютное преобладание продуктивности возделываемой культуры над остальными растениями. Запущенные и заросшие сорняками паровые поля, непомерно засоренные посевы должны рассматриваться как сообщества залежной растительности. Посевы многолетних трав и травосмесей могут относиться к объектам агрофитоценологии лишь при явном превалировании культурных растений.

Доминирующей (господствующей, преобладающей по обилию, покрытию и массе) популяцией любого агрофитоценоза в большинстве случаев является популяция культурного растения. М.В. Марковым (1978) выделены особенности, характерные для культурных растений как доминантов.

Культурные растения являются основным звеном, его ядром, вокруг которого формируется вся структура агрофитоценоза. Они играют ведущую роль в развитии системы взаимоотношений между организмами в агрофитоценозе. Культурные растения хорошо выровнены по морфологическим и физиологическим показателям, так как в подавляющем большинстве случаев высеваются на участке чистыми сортами. Их семена дружно прорастают и практически одновременно проходят все фазы развития.

Вместе с тем считается, что культурное растение представлено в посевах видовой популяцией, состав которой зависит от внешних условий, в том числе и от создаваемых человеком. В то же время, как

правило, доминирующая ценопопуляция культурного растения состоит из одной популяционной группы.

В связи с этим выделяют понятие *агроценопопуляции* как популяции культурного или сорного растения в пределах агрофитоценоза (Миркин и др., 1989). Агроценопопуляции культурных растений отличаются слабой дифференцированностью особей, отсутствием механизмов поддержания стабильности, низким генетическим разнообразием. Агроценопопуляции сорных видов по своим свойствам близки к ценопопуляциям естественных сообществ. Высеваемые человеком растения поставлены в условия более благоприятного питательного и водного режимов, на них ослаблено влияние со стороны других видов. Это, с одной стороны, способствует повышению их урожайности, а с другой стороны – ослабляет в борьбе с неблагоприятными условиями среды.

По мнению многих исследователей (Камышев, 1967; Марков, 1967; 1978; Часовенная, 1967 и др.), культурные растения – не только доминанты, но и эдификаторы (от лат. *aedificator* – строитель) агрофитоценозов. Они формируют микросреду (микроклимат) всего сообщества, и их удаление связано с разрушением ценоза. Поэтому средообразующая (эдификаторная) роль культурных растений в агрофитоценозе очень велика, она определяет условия жизни всех входящих в сообщество организмов и позволяет понять дифференциацию экологических ниш в пространстве и во времени.

В то же время отмечается, что среди наших возделываемых растений практически нет культуры, которая бы резко выделялась по составу своих засорителей или сама справлялась бы с сорняками. Антропогенное влияние заметно перекрывает влияние культуры на состав сорных видов, что может служить показателем недостаточно сильной фитоценогической мощи возделываемых растений. В.В. Туганаев (1984) по особенностям воздействия культурных растений на среду выделил доминанты ложноэдификаторные, со средними эдификаторными свойствами и слабоэдификаторные. В первую группу он отнес культуры, бессменное воздействие которых при обычной агротехнике невозможно (лен, клевер, подсолнечник, сахарная свекла). За относительно короткий срок они так преобразуют среду, что уже не в состоянии сами успешно произрастать на этом месте, поэтому не могут считаться настоящими эдификаторами. Эти культуры как бы «выживают самих себя», а их конкуренты – сорняки в это время

усиленно разрастаются. Во вторую группу вошли культурные растения, успешно конкурирующие с сорными видами при обычной агротехнике и не испытывающие сильного угнетения при монокультуре: рожь озимая, пшеница мягкая яровая, овес, ячмень, гречиха и др. К третьей группе причислены культуры, требующие дополнительных мер борьбы с сорняками: большинство пропашных культур, просо, пшеница твердая. При бессменном возделывании это наиболее засоряющиеся культуры.

Сорно-полевые растения, входящие в состав агрофитоценоза, формируют, так называемое, *сегетальное* (от лат. *segetalis* – растущий среди хлебов) сообщество. Оно представляет совокупность популяций сорных сегетальных видов, которые поселяются на полях помимо воли человека и отличаются высокой приспособленностью к произрастанию совместно с культурными растениями. Сорные растения рассматриваются как естественный и постоянный элемент агрофитоценозов. В процессе длительной адаптации к полевым условиям у них выработались разнообразные формы размножения, устойчивости и распространения. Сегетальное сообщество в определенной мере независимо от культурных компонентов агрофитоценоза, т.к. организовано банками семян и вегетативных зачатков, сохраняющихся в почве.

В последнее время к агрофитоценозу относят не конкретный посев, а всю ротацию культур в пределах севооборота. При смене севооборота меняется и агрофитоценоз. Подобное положение основано на том, что сельскохозяйственные культуры взаимодействуют через кумулируемые в почве продукты жизнедеятельности и изменения в микробном населении почвы и создают определенную экологическую среду, свойственную данному севообороту (Гродзинский, 1979, 1984). Такой подход предполагает, что основным организующим началом агрофитоценоза выступают свойства экотопа и применяемая технология выращивания культур при сравнительно ослабленной ценообразующей роли культурного растения.

Таким образом, с современной точки зрения, основным организующим началом агрофитоценоза служит тип экотопа, а не кратковременно существующий доминант.

Главной особенностью любого фитоценоза, в том числе и агрофитоценоза, является наличие взаимных отношений растений друг с другом и со средой. Разнообразии природных свойств культурных и сорных растений определяет существование между ними сложных и

многообразных форм прямых и косвенных взаимовлияний (Мальцев, 1932; Марков, 1972). Так, по М.В. Маркову (1969, с. 14), «агрофитоценоз представляет собой сложную, развивающуюся в пространстве и во времени систему, все звенья которой связаны между собой сложными биоценотическими отношениями, в основе которых лежит взаимодействие организмов друг на друга».

Наука о полевых растительных сообществах (агрофитоценозах) носит название *агрофитоценология*. Она относится к числу специализированных разделов частной геоботаники (науки о растительном покрове земного шара и слагающих его растительных сообществ – фитоценозов) и представляет теоретическую основу создания искусственных посевов и посадок травянистых растений на специально выделенных и подготовленных участках – полях. Агрофитоценозы должны быть высокопродуктивными на основе наиболее полного использования ресурсов среды.

Агрофитоценология в своих исследованиях опирается на закономерности почвоведения, ботаники, физиологии растений, экологии, микробиологии, климатологии; в то же время она тесно взаимосвязана с такими сельскохозяйственными науками, как земледелие, растениеводство, селекция.

Основными методами исследования в агрофитоценологии являются *полевой маршрутный* и *стационарный с использованием эксперимента* путем постановки мелкоделяночных, вегетационных и лабораторных опытов.

Агрофитоценологический подход углубляет сельскохозяйственные исследования, подчеркивая необходимость понимания посевов культурных растений как сообществ с характерными для них взаимоотношениями между организмами. Так, анализируя историю развития представлений об агрофитоценозе, Б.М. Миркин (1986) подчеркивает, что органическое слияние агрономических и фитоценологических знаний позволяет агрофитоценологии как науке решать многие задачи сельского хозяйства.

Подобно тому, как естественный фитоценоз вместе с населяющими его животными и микроорганизмами входит в состав биоценоза, полевое растительное сообщество представляет часть *агробиоценоза*.

Совокупность агрофитоценоза и гетеротрофной биоты в пределах однородного участка называется *агробиоценозом* (от греч. *agros* – поле и

биоценоз) (рис. 2). Составными, образующими частями гетеротрофной биоты являются *зооценоз* (совокупность животных), *микоценоз* (совокупность грибов) и *микробоценоз* (совокупность микроорганизмов).

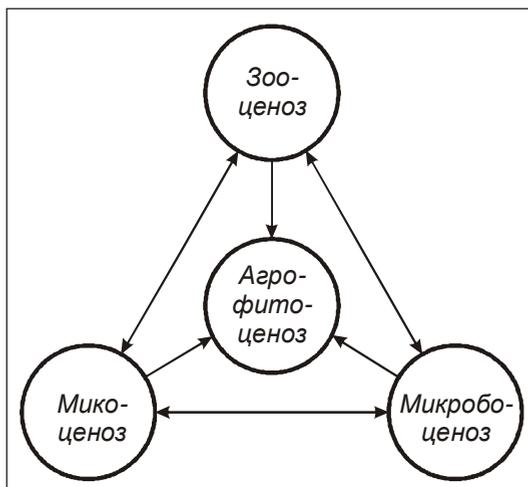


Рис. 2. Структура агробиоценоза

Агрофитоценозы тесно взаимодействуют с элементами не только живой, но и неживой природы. Совокупность агробиоценоза и биотопа составляет *агробиогеоценоз* (от греч. *agros* – поле и биогеоценоз). Биотоп представляет собой естественное, относительно однородное жизненное пространство. Однородность его климатических условий определяет *климатоп*, почвенно-грунтовых – *эдафотоп*, увлажнения – *гидротоп*. Среди группы абиотических факторов ведущую роль играет почва в составе почвенно-биотического комплекса (ПБК).

Несмотря на кратковременность существования отдельных агробиогеоценозов, следует отметить, что лежащие в их основе биосистемы формировались в течение многих тысячелетий, и это наложило отпечаток на все отношения и связи между организмами, входящими в их состав.

Подобно тому, как экосистема представляет природный комплекс, образованный живыми организмами и средой обитания, *агроэкосистема* (от греч. *agros* – поле и экосистема) объединяет совокупность биогенных и абиогенных компонентов участка суши, используемого для про-

изводства растениеводческой и животноводческой продукции (Миркин и др., 1989). А.С. Кольцовым (1995) предложено понятие *агросистемы* – динамической совокупности, составленной человеческим обществом и сельскохозяйственными ценозами. Как и экосистема, понятие «агроэкосистема» – безранговое. Основу агроэкосистемы составляют искусственно созданные биотические сообщества, которые формируют и регулируют люди для получения сельскохозяйственной продукции. С одной стороны, агроэкосистемы – это естественно-материальный источник производства, а с другой – объект и результат целенаправленной деятельности человека.

Наука об агроэкосистемах называется *агроэкологией*. Агроэкология – комплексная научная дисциплина, изучающая взаимодействие человека с окружающей средой в процессе сельскохозяйственного производства, особенности функционирования агроэкосистем и специфику круговорота в них вещества и энергии. Она исследует взаимоотношения в агроценозах между организмами, между организмами и средой, а также структуру, продуктивность, типы и районирование агроценозов. *Общая цель агроэкологии* – использование закономерностей функционирования агроэкосистем для повышения продуктивности культурной растительности и улучшения качества продукции при сохранении и воспроизводстве природно-ресурсной базы аграрного сектора и минимизации негативного воздействия на окружающую среду.

Сельскохозяйственное производство осуществляется в границах целостных природных образований – *агроландшафтов* (от греч. *agros* – поле и ландшафт), под которыми понимаются природно-производственные территориальные комплексы сельскохозяйственного назначения, функционирующие как природно-антропогенные ресурсно-воспроизводимые и средообразующие системы (Никляев и др., 2000). Агроландшафты относятся к антропогенным ландшафтам. Термин «агроландшафт» иногда употребляют как синоним сельской местности.

В состав агроландшафта входят пашня, посевы многолетних трав, кормовые угодья, лесные массивы, населенные пункты. Хорошо организованный агроландшафт должен иметь примерно сходное соотношение пашни, естественных кормовых угодий и леса.

По аналогии с понятием «биосфера» существует понятие «агросфера». *Агросфера* (от греч. *agros* – поле, *spaira* – шар) составляет часть биосферы, вовлеченную в сельскохозяйственное про-

изводство. Она представляет глобальную экосистему, объединяющую всю территорию Земли, преобразованную сельскохозяйственной деятельностью человека.

Контрольные вопросы

1. Какие сообщества относятся к культурфитоценозам?
2. Что входит в состав агрофитоценоза?
3. Каковы объекты и методы науки агрофитоценологии?
4. Каковы цели и задачи современной агрофитоценологии?
5. Что понимается под экосистемой?
6. В чем сходство и различие понятий «агробиогеоценоз» и «агро-экосистема»?
7. Что изучает наука агроэкология?
Почему агроландшафты относят к антропогенным ландшафтам?

Глава 2. АГРОФИТОЦЕНОЗЫ

Для агрофитоценозов, как и для природных сообществ, характерными признаками являются: состав видов и структура сообщества, наличие взаимоотношений растений между собой и со средой; определенная фитоценотическая среда, формирование которой зависит от особенностей возделываемых культур. В агрофитоценозах возможны проявления сезонной и разногодичной изменчивости. Таким образом, основные свойства естественного травянистого фитоценоза находят свое выражение в агрофитоценозе. Наряду с этим, агрофитоценоз отличается своими, специфическими чертами, к которым относятся: 1) господство культурных растений и способ их размещения в пространстве, 2) исторически обусловленная специфичность состава сопутствующих (сорных) растений, 3) кратковременность существования сообществ.

2.1. СТРУКТУРА АГРОФИТОЦЕНОЗА

2.1.1. Видовая структура

Разнообразие видов растений, соотношение их численности определяют *видовую структуру* фитоценоза. Агрофитоценозы относятся к сообществам с обедненным видовым составом. В целом *флористический состав* агрофитоценоза представляет совокупность всех видов растений, как культурных, так и сорных, как высших, так и низших, встречающихся в нем на протяжении всего времени его существования.

По *видовому составу* (числу видов, приходящихся на единицу площади) различают *простые* и *сложные* агрофитоценозы (Часовенная, 1975). В простых агрофитоценозах господствует одна культура и почти отсутствуют или не играют существенной роли сопутствующие виды. Это могут быть посевы культур элитными семенами при высоком уровне агротехники, возделывание пропашных культур, например, сахарной свеклы. В то же время надо иметь в виду, что сочетание «простой агрофитоценоз» применяется достаточно условно, так как даже в самых чистых посевах на поверхности почвы присутствуют низшие растения, например, водоросли.

Сообщества, в которых господствующая роль принадлежит двум и более культурам, относятся к *сложным* агрофитоценозам. Примерами могут служить различные травосмеси, например, викоовсяная, го-

рохочменная, овсяно-ячменно-гороховая и др., широко используемые для получения кормовой массы и зерна.

Во всех современных агрофитоценозах как постоянный компонент выступают сорные растения. Известно около 30 тысяч видов сорняков, но важное значение для растениеводства имеют примерно 1,8 тысячи. В пределах однородных ландшафтных регионов обычно отмечается до 200-250 видов сорняков, а на конкретном поле их чаще всего 15-50 видов. Так, в Западной Сибири насчитывается более 300 видов сорных растений (Ионин и др., 1996). Флора агрофитоценозов юга Западной Сибири, включая залежи, пустыри и обочины дорог, по данным Т.А.Терехиной (2000), состоит из 402 видов, 220 родов и 44 семейств. При этом для пашенных сообществ характерно 238 видов, примерно 80 из них встречаются по огородам.

Агрофитоценозы, состоящие из одной возделываемой культуры, но при значительном участии сорных видов, занимающих свободные экологические ниши, также относят к сложным. В результате число видов в агрофитоценозе с учетом сорняков может колебаться от одного-двух до нескольких десятков (табл. 1).

Таблица 1

**Видовая насыщенность агрофитоценозов
(по Маркову М.В., 1972; Часовенной А.А., 1975)**

Район	Число видов/100 м ²	
	<i>культурных</i>	<i>сорных</i>
Ленинградская обл.	1-2	24-49
Белгородская обл.	1-2	16-18
Республика Татарстан	1	11-38

В мировых системах земледелия возделывается большое разнообразие видов культурных растений. Для пищевых и кормовых целей, а также в качестве технического и лекарственного сырья человеком выращивается около 1500 видов растений. В полеводстве используется свыше 130 видов, среди них по продолжительности жизни выделяют однолетние (яровые и озимые), двулетние и многолетние (3 года и более) культуры.

Для оценки роли отдельного вида в агрофитоценозе используют показатели, основанные на количественном учете. Так, число особей

или побегов на единицу площади характеризует плотность агрофитоценоза. Густота посева влияет на другие факторы фитоценотической среды: световой, тепловой и газовый режимы в почве и надземном покрове сообщества, что отражается на интенсивности транспирации, фотосинтеза и корневого питания, а также характере взаимоотношений между растениями.

Число особей вида на единице площади свидетельствует о его численности. Но нередко по надземным частям растений, особенно при посеве многолетних трав, бывает трудно выделить отдельные особи, поэтому чаще подсчитывают общее число побегов, принадлежащих всем особям данного вида. Число побегов культивируемого растения, отмеченное на единице площади, преимущественно на 1 м², дает представление о *густоте стояния культуры*. Она зависит от способа и нормы высева, обусловленных биологическими свойствами и целями возделывания культурного растения.

Способ посева определяет характер размещения растений на площади с учетом необходимой глубины заделки семян (клубней, рассады и др.). Он может быть *разбросным* и *рядовым* (рис. 3).

Разбросной посев предполагает размещение семян по полю без рядков. Рядовой посев – размещение семян рядками с различной шириной междурядий (расстоянием между рядами). Он может быть узкорядным (междурядья до 10 см), обычным (10-25 см), широкорядным (свыше 25 см), ленточным, пунктирным, гнездовым, квадратным, полосным, бороздковым, гребневым, перекрестным. Способ посева должен обеспечивать для растений оптимальную площадь питания. *Площадь питания растений* – это площадь поверхности почвы, приходящаяся на одно растение. Она неодинакова у разных культур: чем крупнее растение, тем большая площадь питания ему необходима. Лучшая форма площади питания – круг или квадрат.

В зависимости от морфофизиологических особенностей сельскохозяйственные культуры различаются по густоте стояния, площади питания и способам посева (табл. 2).

Норма высева семян определяется количеством или массой высеваемых всхожих семян на 1 га. Норму высева семян устанавливают для каждой культуры и сорта с учетом их биологических особенностей, почвенно-климатических условий зоны возделывания, качества предшественника и обработки почвы, доз удобрений, засоренности поля, а также способов посева.

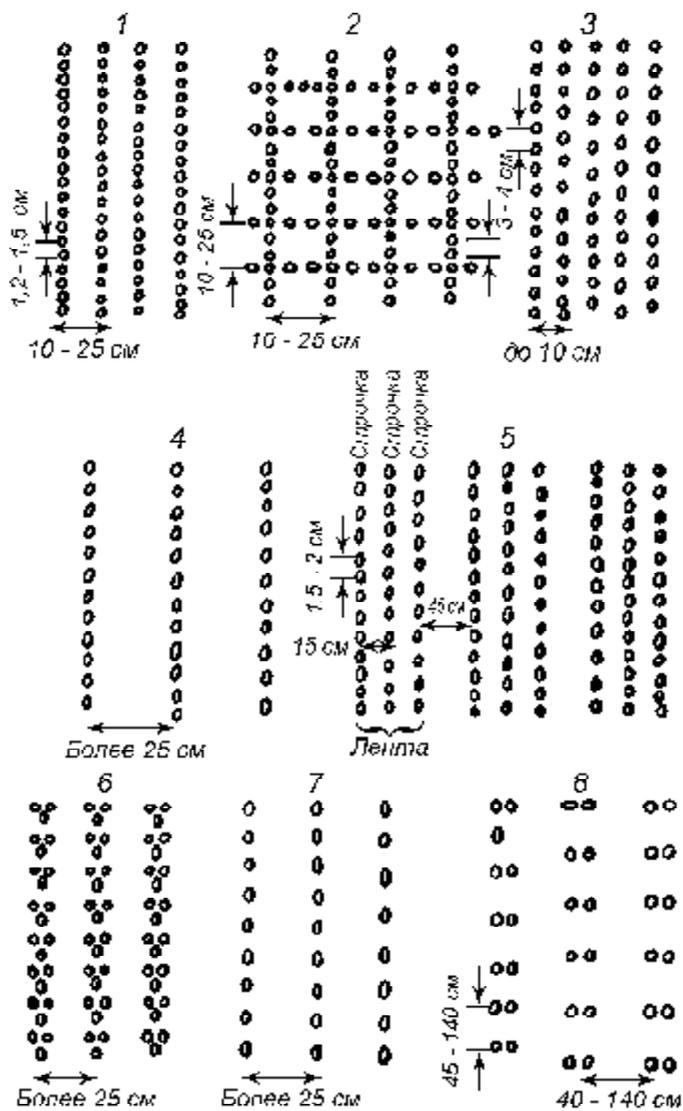


Рис. 3. Схема способов посева полевых культур (Никляев В.С. и др., 2000):

- 1 – обычный рядовой; 2 – перекрёстный; 3 – узкорядный;
 4 – широкорядный; 5 – ленточный; 6 – гнездовой; 7 – пунктирный;
 8 – квадратно-гнездовой

Площадь питания, густота стояния и способы посева культур
(Степанов В.Н. , Лукьянюк В.И. , 1974; цит. по: Алабушев В.А. и др., 2001)

Культура	Площадь питания, см²	Густота стояния, млн шт./га	Способ посева
Лен прядильный	3,3-4,0	30-35	Узкорядный (междурядья 7-8 см)
Пшеница, рожь, ячмень, овес	15-25	4-7	Узкорядный, обычный рядовой (междурядья 7,5; 15 см)
Просо, гречиха	25-40	4-25	Узкорядный, обычный рядовой, широкорядный (междурядья 7,5; 15; 45 см)
Соя	200-300	0,3-0,5	Широкорядный (междурядья 45; 60 см)
Сахарная свекла	650-1000	0,10-0,15	Широкорядный (междурядья 45; 60 см)
Кукуруза, подсолнечник	1650-3300	0,03-0,06	Широкорядный (междурядья 70 см)
Картофель	1650-2500	0,04-0,06	Широкорядный (междурядья 70 см)
Бахчевые	5000-20000	0,005-0,02	Широкорядный (междурядья 170; 210 см)

На формирование урожая большое влияние оказывает равномерное размещение растений по полю. Так, критическое расстояние между растениями зерновых колосовых культур в рядке составляет 1,0 – 1,4 см. При рекомендуемых параметрах посева с междурядьями 15 см и норме высева 5-6 млн/га всхожих семян среднее расстояние между растениями в рядке близко к критическому – 1,1-1,3 см. Из-за неравномерности сева многие семена располагаются в рядке еще ближе и с самых ранних этапов развития растения оказываются в условиях жесточайшей конкуренции. Это приводит к снижению полевой всхожести семян, жизнестойкости и продуктивности растений. Считается, что для реализации процесса первичного кущения оптимальное расстояние между особями – 3-4 см (Касаева, 1986; Ламан и др., 1987).

Для улучшения размещения растений и создания оптимальной площади их питания способы посева и соответствующая техника постоянно совершенствуются. В последнее время разрабатываются прогрессивные технологии точного (пунктирного), ленточного, бороздково-ленточного и

других способов посева. Так, при бороздково-ленточном посеве зерновых культур ширина полосы высева семян увеличивается до 10 – 20 см, а ширина междурядий – до 45 см. При этом резко возрастает эффективность рационального использования площади поля для развития растений, что способствует повышению их кустистости и урожайности.

Таким образом, плотность популяции культурного растения определяется параметрами посева. Различают посевы загущенные, изреженные и нормальной плотности.

Загущенные посевы создаются для повышения урожайности зеленой массы, также небольшое загущение посевов может быть благоприятным для борьбы с сорняками.

Загущение посева биологически означает его перенаселение. При очень высоких нормах высева наблюдается угнетение всех особей или даже их отмирание. У растений ухудшается воздушное питание, слабо развиваются механическая ткань и основная паренхима стебля, сокращается листовая поверхность, уменьшаются размеры репродуктивных органов, возрастает повреждаемость от грибных заболеваний. При несколько меньших значениях плотности за счет внутренней гетерогенности популяции культурного растения происходит усиленное развитие одних особей при угнетении и отмирании других. Так, в опытах с зерновыми культурами, а также с клевером луговым и тимофеевкой луговой было установлено благоприятное влияние некоторого загущения посевов одной культуры в ранний период жизни, что выразилось в лучшей всхожести и более высокой энергии прорастания семян, в повышенном темпе роста побегов и корней (Часовенная, 1952; 1954). Чрезмерное загущение способствовало задержке роста надземных и особенно подземных органов и в дальнейшем ускоряло сроки созревания семян. У кукурузы с увеличением загущения устойчиво повышается урожайность фитомассы, но, начиная с определенной пороговой плотности (разной для разных сортов и условий выращивания), наблюдается снижение урожая зерна (рис. 4). Внешним критерием загущения посева может служить состояние краевых растений. Если они более крупные и продуктивные, то посев излишне загущен.

Заниженные нормы высева способствуют изреженности посевов и увеличивают их засоренность. Изреженность посева может быть результатом ошибки в определении нормы высева, посева семенами низкого качества или выпадения части растений под действием не-

благоприятных факторов (засуха, низкие температуры, вредители). В изреженных посевах создаются свободные экологические ниши, которые немедленно занимают сорные виды. Бурно разрастаясь, они снижают жизнеспособность культурных растений.

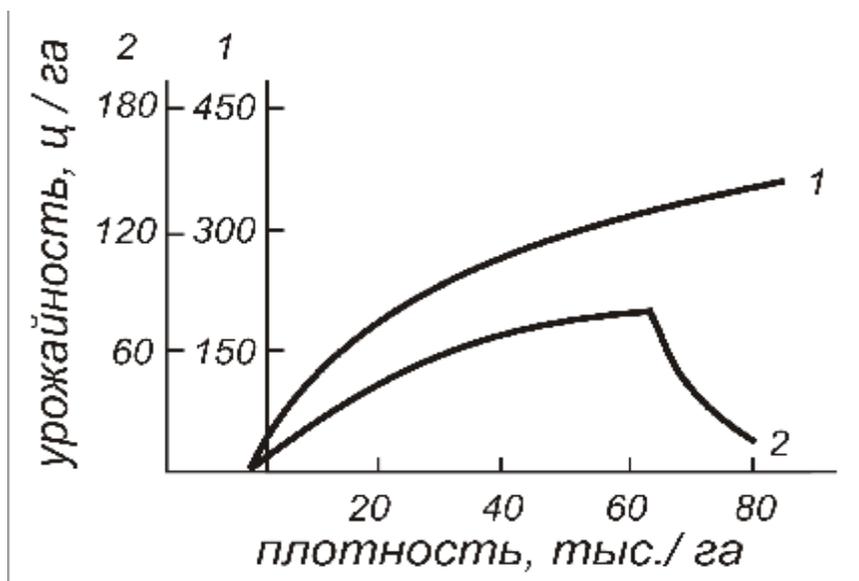


Рис. 4. Плотность и урожайность агрофитоценоза кукурузы (Злобин Ю. А., 1986):
урожайность: 1 – зелёной массы; 2 – зерна

Наряду с загущенными и изреженными посевами различают посевы оптимальной густоты. Оптимальная густота посева культуры непостоянна, она зависит от сорта, целей возделывания (на зеленую массу, на зерно), плодородия почвы, погодных условий года и других факторов.

Основным критерием уровня эффективности возделывания культур является их *жизненность* или *виталитет*. На уровне особей культурных растений жизненность определяется их состоянием и величиной продукции, получаемой с единицы площади агроценоза, например, урожайности зерна, зеленой массы, волокна и др.

Интенсивность роста и развития культур зависит от условий произрастания, способов возделывания, плотности сообщества и создающейся в нем фитоценотической среды. Так, недостаток влаги в

период кущения – выхода в трубку значительно снижает урожай зерновых культур даже при обильных последующих осадках, т.к. в результате растянутого периода кущения уменьшается *продуктивная кустистость* хлебов (среднее число стеблей на одном растении, давших зрелое зерно) и возрастает количество непродуктивных побегов (подгона и подседа). Побег, на которых сформировались соцветия, но зерновки не созрели, называют *подгоном*, а побег без соцветий – *подседом*. Наименьшее число продуктивных побегов наблюдается у кукурузы (1), наибольшее – у озимых хлебов (3-6), у которых за счет боковых стеблей формируется 30-50 % урожая зерна. Увеличение продуктивной кустистости, обуславливающей густоту продуктивного стеблестоя посева, способствует усилению жизнеспособности зерновых культур.

В целом относительно оптимального уровня кущения в формировании продуктивного стеблестоя нет единого мнения. Одни авторы указывают, что наиболее урожайным будет посев при низкой густоте стояния растений из-за хорошего кущения, повышения вертикальной устойчивости и продуктивности каждой особи. В других работах показано, что при высокой плотности и слабом кущении растений в посевах возрастает доля наиболее продуктивных главных побегов (Касаева, 1986; Ламан и др., 1987; Ковалев, 2003).

Оптимальная плотность продуктивного стеблестоя зависит от вида культуры, сорта и агроэкологических условий. Так, в средневропейской полосе России она варьирует от 400 до 800 у озимой пшеницы, от 500 до 1000 – у яровой пшеницы, от 700 до 1200 колосьев/м² – у ярового ячменя. Установлено, что уровень урожайности зерновых культур на 50% зависит от плотности продуктивного стеблестоя, на 25% – от числа зерен в колосе и на 25% – от массы 1000 семян.

При создании высокопродуктивных агрофитоценозов большую роль играет *глубина посева*. Так, биологически обоснованная глубина посева для ржи составляет 1-2 см, для пшеницы, ячменя и овса – 2-4 см. При более глубокой заделке семян (5-15 см) зона кущения хлебных злаков растягивается до 10 см и более, что приводит к расходованию энергетических ресурсов семени и снижению побегообразовательной способности, если проросток достигнет поверхности почвы (Петр, 1984; Ламан и др., 1987) (табл. 3). Преимущество мелкой за-

делки семян особенно проявляется при размещении их на плотное семенное ложе, обеспечивающее приток к семенам воды по капиллярам из нижних, более влажных слоев почвы.

Таблица 3

**Влияние глубины посева на полевую всхожесть озимой пшеницы
(Петр И.,1984)**

Глубина посева, <i>см</i>	Число взошедших растений, %		Полевая всхожесть, %
	<i>нормальных</i>	<i>ослабленных</i>	
2.5	92.7	2.8	95.5
5.0	76.1	15.3	91.4
7.5	31.6	52.3	84.1
10.0	4.9	45.9	50.8
12.5	0.5	32.5	33.0

Жизненность зависит и от степени устойчивости растений в данном агрофитоценозе. Например, клевер луговой в сообществе озимой ржи, как правило, отличается низкой жизненностью, что выражается в его угнетенном состоянии и преждевременном выпадении из травостоя. В сообществах ячменя или овса жизненность клевера выше, что проявляется в формировании более высокой массы (Часовенная,1975).

Оценку жизненности производят не только в отношении культивируемых, но и сорных растений. При этом показателями жизненности для сорняков являются высота побегов и их численность, соотношение вегетативных и генеративных побегов, способность проходить весь цикл развития в условиях той или иной культуры. Так, для щетинника зеленого, специализированного сорняка посевов проса, оптимальные условия складываются именно в его сообществах, а самые неблагоприятные – в посевах ржи.

2.1.2. Пространственная структура

Пространственная структура агрофитоценоза определяется распределением надземной и подземной фитомассы.

В агрофитоценозе совместно обитают культурные и сорные растения, они отличаются по высоте и занимают разные экологические

ниши. В связи с этим различают ярусное строение агрофитоценоза. На ярусную структуру посевов обратил внимание А.И. Мальцев (1909). Он впервые установил ярусность для сорных видов, в качестве масштаба для выделения ярусов им была использована высота культурного растения. На этот признак ориентируются и в настоящее время. При исследовании агрофитоценозов считается целесообразным выделение следующих ярусов (Марков, 1972):

1. Культурный ярус. Образован культурными растениями и играет решающую роль в создании внутренней среды сообщества. В состав этого яруса входят и сорняки, более или менее достигающие высоты растений культуры и созревающие практически одновременно с ними (*Bromus secalinus*; *Agrostemma githago*; представители рода *Lolium*).

2. Верхний ярус. Представлен сорняками, превышающими культурные растения. Обычно они созревают до уборки, их семена разносятся ветром на значительные расстояния (*Sonchus arvensis*, *Cirsium vulgare*).

3. Средний ярус. Расположен ниже культурного яруса и состоит из сорных видов, которые срезаются при уборке урожая. Их семена распространяются с урожаем культуры, частично самосевом до уборки (*Equisetum arvense*, *Elytrigia repens*, *Achillea millefolium*; *Linaria vulgaris*, *Chenopodium album*).

4. Нижний ярус. Включает виды растений, надземные части которых развиваются у поверхности почвы и не повреждаются во время уборки урожая. Приспособление к условиям местообитания у них осуществляется двумя путями. Одни принадлежат к числу эфемеров, они светолюбивы, успевают отцвести и обсемениться раньше, чем культурное растение создаст сильно затеняющий полог (*Arabidopsis thaliana*; *Arenaria uralensis*; *Veronica verna*). Другие отличаются теневыносливостью, они, напротив, сильно затягивают свое развитие, а энергично разрастаются и переходят к плодоношению после завершения уборки (*Galeopsis ladanum*; *Viola arvensis*; *Capsella bursapastoris*). Обе группы сорняков обсеменяются на поле и попадают в посев через почву.

Особую группу в агрофитоценозах составляют цепляющиеся и вьющиеся растения, такие, как *Convolvulus arvensis*, *Polygonum convolvulus*, *Viciacracca* и др. Их высота зависит от высоты растения, в котором они находят опору. Поэтому такие сорняки относят к внеярусным растениям.

На рисунке 5 показан вертикальный профиль сообщества озимой пшеницы. Имеется выраженный средний ярус, образованный горчицей полевой.

Нижний ярус представлен горцем шершавым. Есть в сообществе и внеярусное растение – вьюнок полевой.

В последнее время считается, что луговые и степные травостои отличаются нечеткой размытой ярусностью, в связи с чем более правильно следует говорить о вертикальном континууме. Это, вероятно, также имеет значение и при характеристике вертикальной структуры агрофитоценоза, когда чаще выделяются слои по разной высоте (от и до).

Изучение подземной ярусности агрофитоценозов связано с большими трудностями, поэтому нередко ограничиваются данными о глубине проникновения в почву корней культурных и сорных растений (табл. 4, 5).

Глубина проникновения корневых систем зависит от структуры, гранулометрического состава почвы, степени ее увлажнения и других показателей.

Основная масса подземных органов культурных и сорных растений сосредоточена в основном в пахотном слое почвы (0-25 см), в то же время отдельные корни, особенно у сорняков, могут проникать на значительную глубину. Считается, что если численность сорняков не достигает *экономического порога вредоносности* (когда затраты

Таблица 4

**Глубина проникновения корневых систем культурных растений
в почву (Гродзинский А.М., Гродзинский Д.М., 1964)**

Культура	Глубина, м	Культура	Глубина, м
Рожь озимая	1,0-2,1 (2,5)	Клевер	1,0-3,0
Пшеница озимая	1,1-2,2 (2,8)	Люцерна	до 5 м и больше
Пшеница яровая	1,1-2,1	Гречиха	0,8-1,0
Ячмень	1,5-2,2 (2,6)	Свекла	0,8-2,8
Просо	0,8-1,0	Картофель	1,1-1,6
Кукуруза	1,0-2,2 (2,6)	Подсолнечник	1,3-2,7
Горох	0,8-1,6	Вика яровая	0,9-2,4
Люпин	1,3-2,8	Лен	0,8-1,1

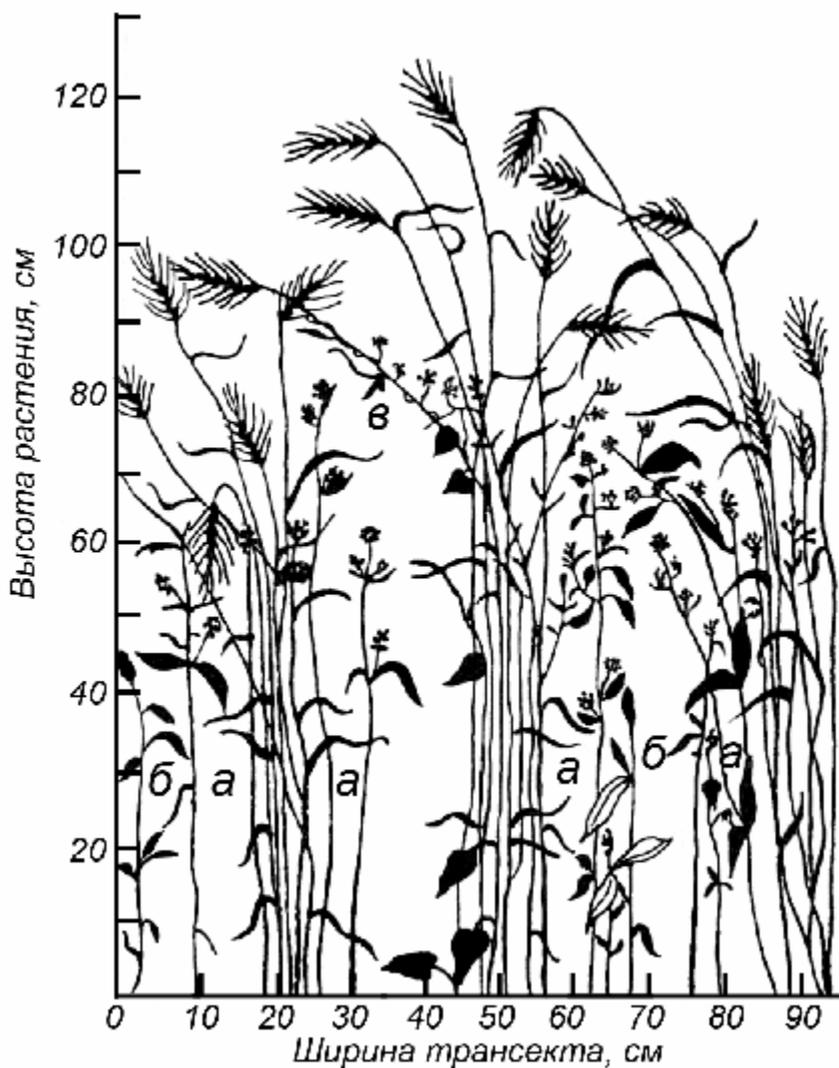


Рис. 5. Ярусное строение агрофитоценоза озимой пшеницы
(Часовенная А.А., 1975):

а – горчица полевая; *б* – горец шероховатый; *в* – вьюнок полевой

на проведение истребительных мероприятий выше, чем получаемая прибавка урожая), разноглубинность проникновения корневых систем культурных и сорных видов оказывается полезной для агрофитоцено-

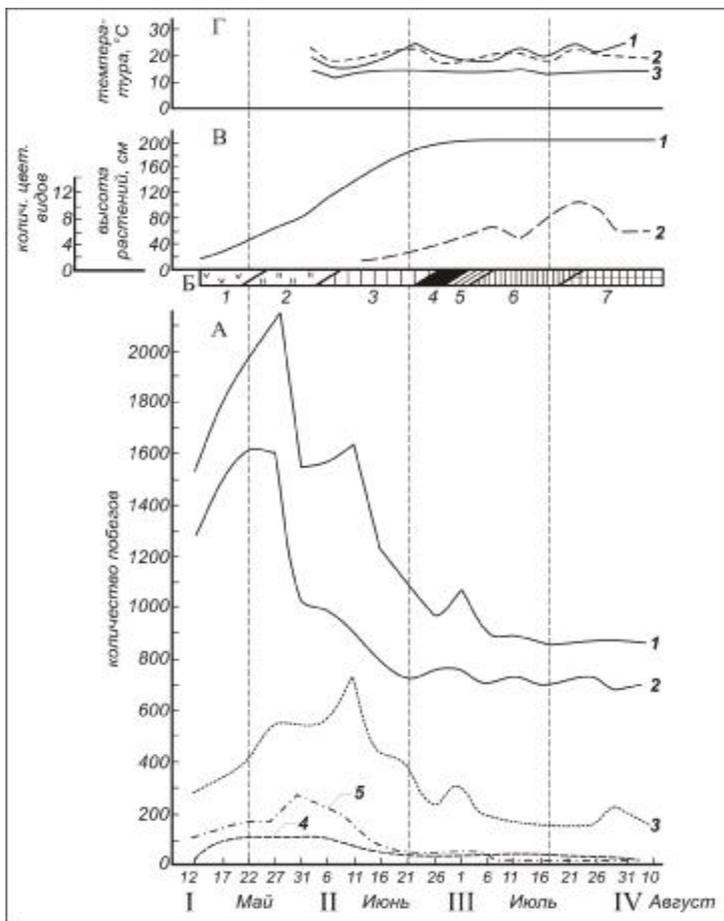


Рис. 6. Сезонные наблюдения в агроценозе озимой ржи сорта Вятка (Часовенная А.А., 1975):

А – количество побегов основных компонентов на 1 м²: 1 – культурных и сорных растений; 2 – только культуры; 3 – только сорных растений; 4 – Мари белой; 5 – Мокрицы средней.

Б – феноспектр культуры: 1 – кушение; 2 – выход в трубку; 3 – колошение; 4 – цветение; 5 – отцветание; 6 – молочная спелость; 7 – восковая спелость.

В – динамика роста культуры (1) и числа цветущих видов сорных растений (2).

Г – ход температур воздуха: 1 – на высоте 160 см; 2 – на высоте 50 см от поверхности почвы; 3 – у поверхности почвы. I – IV – стадии сезонных изменений растительности

**Глубина проникновения корневых систем сорных растений
(Баздырев Г.И., 2002)**

Вид	Глубина, м
Овсяг пустой (<i>Avena fatua</i> L.)	1,3-1,6
Щетинник зеленый (<i>Setaria viridis</i> (L.) Beauv)	0,7-1,7
Щирина запрокинутая (<i>Amaranthus retriflexus</i> L.)	1,3-2,4
Донник лекарственный (<i>Melilotus officinalis</i> (L.) Pall.)	2,5-3,0
Одуванчик лекарственный (<i>Taraxacum officinale</i> Wigg.)	до 0,5
Мать-и-мачеха обыкновенная (<i>Tussilago farfara</i> L.)	до 1,0
Сорго алепское, гумай (<i>Sorghum halepense</i> (L.) Pers.)	0,5-2,0
Хвощ полевой (<i>Equisetum arvense</i> L.)	до 1,0
Вьюнок полевой (<i>Convolvulus arvensis</i> L.)	до 6,0
Горчак ползучий (<i>Acroptilons repens</i> L.)	до 10,0
Осот полевой, желтый (<i>Sonchus arvensis</i> L.)	до 2,0 (в первый год жизни)
Амброзия полыннолистная (<i>Ambrosia artemisifolia</i> L.)	до 4,0

за. В этом случае сорняки, чаще обладая более глубокой корневой системой, интенсифицируют кругооборот элементов минерального питания, в частности, они могут возвращать в пахотный слой вымытые вглубь почвы удобрения. После отмирания запасующих органов сорных видов питательные элементы постепенно становятся доступны и для культурных видов.

Совмещение в одном посеве растений с разной высотой и глубиной корневых систем используется при создании смешанных посевов разных культур. В этом случае удачная реализация дифференциации экологических ниш может существенно повысить продуктивность и устойчивость агроценоза. Так, в Индии издавна практикуется выращивание кукурузы, сорго или американского проса под пологом кокосовой пальмы (Lourduraj, Christopher et. al., 1992). Совместный посев кукурузы и тыквы применяют в США. При этом общий урожай повышается на 20-40% (Елсуков, 1941). В условиях Сибири показано, что производительность смешанного посева гороха и суданки выше по

сравнению с одновидовым посевом суданки (Бенц, 1996). Агрофитоценотические основы создания поливидовых посевов подробно рассмотрены в учебном пособии В.Д.Василевского (2002).

Для агрофитоценозов из однолетних культур характерна сезонная изменчивость, в посевах многолетних трав возможно выделение как сезонной, так и разногодичной изменчивости.

Сезонная изменчивость (ярусность во времени) агрофитоценозов обусловлена прохождением растениями фаз развития и во многом зависит от метеорологических условий вегетационного периода. Разногодичная изменчивость агрофитоценозов связана с реакцией растений на погодные изменения в разные годы. Так, во влажные и холодные годы культурные растения растут и развиваются медленнее, чем сорняки.

В основе сезонной изменчивости лежит разновременное развитие надземных и подземных частей растений агрофитоценоза, предъявляющих разные требования к условиям произрастания. Так, наблюдения за сезонными изменениями в посевах овса, проведенные сотрудниками кафедры ботаники Казанского госуниверситета (Марков, 1972), показали, что в разные отрезки периода вегетации изменяется не только роль отдельных видов агроценоза, но и вся его пространственная структура. На основе фенологических наблюдений за культурными и сорными видами были установлены три волны в развитии сорняков: раннелетняя, позднелетняя (их развитие совпадает с развитием основной культуры) и пожнивная. Указанные этапы строго закономерны, т.к. основываются на биологических особенностях роста и развития сорных растений.

Сезонное развитие агроценоза озимой ржи показано на рисунке 6. В ранний период жизни культуры из-за ее малых размеров создаются большие возможности для поселения и развития сорняков. Поэтому в это время наблюдается наибольшая плотность побегов, как культивируемых, так и сорных растений. Максимальная густота стояния побегов озимой ржи приходится на конец кушения – начало трубкования. За вегетацию значительная часть побегов погибает в связи с нарастающим затенением, заражением ослабленных листьев болезнями и т.д. Рожь достаточно быстро формирует высокий травостой (180-210 см) и ввиду этого оказывает неблагоприятное влияние на сорняки, удерживая многие из них в ювенильном состоянии или в состоянии всходов. В

начале созревания семян ржи, когда происходит отмирание листьев нижних ярусов, сомкнутость травостоя уменьшается, что создает условия для роста и развития сорных растений среднего яруса.

С прохождением растениями фаз развития связана *физиономичность* агрофитоценоза, или его внешний вид (*аспект*).

Аспект агрофитоценозов определяет культурное растение. При этом менее резко выражена аспективность в сообществах злаковых культур. Так, физиономичность злаковых агрофитоценозов высокого агротехнического уровня проявляется в изменении только тональности окраски травостоя – от интенсивно-зеленого либо сизоватого или сиреневого на начальных фазах развития до желто-зеленого или белесого в период созревания и полной зрелости семян культур. Более ярко смена аспектов происходит в сообществах гречихи и бобовых культур. Цветистость агрофитоценозов усиливают сорные виды, особенно представители группы разнотравья. Поэтому более или менее ярко проявляющаяся аспективность может указывать на степень засоренности посевов.

В целом оптимизация пространственной структуры агрофитоценозов является одним из важнейших условий повышения урожайности сельскохозяйственных культур и составляет одну из задач агрофитоценологии.

2.1.3. Эколого-биологическая структура

Агрофитоценозы, представленные культурными и сорными видами, характеризуются определенным соотношением жизненных форм и экологических групп растительных организмов. Культурные и сеgetальные виды также различаются по эколого-фитоценотическим стратегиям.

По продолжительности жизни полевые культуры делят на однолетние, двулетние и многолетние. К однолетним относятся основные зерновые, а также многие технические и кормовые культуры: пшеница, рожь, ячмень, овес, просо, кукуруза, сорго, рис, бобы, горох, нут, чечевица, подсолнечник, рапс, горчица, лен, вика, суданская трава, могар, пайза и др. (рис. 7). Озимые хлеба вегетируют 280-340 дней (включая период перезимовки). Среди двулетних культур можно отметить сахарную и кормовую свеклу, морковь, брюкву, турнепс, донник. Многолетние культуры представлены преимущественно кормовыми травами с



Рис. 7. Зерновые культуры

(Сельскохозяйственный энциклопедический словарь, 1989):

- 1 – пшеница (1а и 1б – колос и зерно мягкой пшеницы, разновидности лютесценс и эритроспермум, 1в и 1г – колос и зерно твёрдой пшеницы, разновидности мелянопус и гордеиформе); 2 – ячмень обыкновенный (2а – колос многозерного ячменя, 2б – колос двузерного ячменя); 3 – рожь посевная (колос); 4 – овёс посевной (метёлка); 5 – рис посевной (5а – безостая метёлка, 5б – остистая метёлка); 6 – просо обыкновенное (метёлка)



Рис. 8. Кормовые бобовые травы

(Сельскохозяйственный энциклопедический словарь, 1989):

- 1 – вика посевная; 2 – чина посевная; 3 – люцерна посевная (синяя);
 4 – люцерна серповидная (жёлтая); 5 – сераделла посевная; 6 – лядвенец рогатый;
 7 – донник лекарственный (жёлтый); 8 – люпин жёлтый; 9 – клевер белый
 (ползучий); 10 – клевер красный (луговой); 11 – эспарцет обыкновенный

различными типами корневых систем: люцерной посевной, эспарцетом песчаным, клевером луговым, козлятником восточным, кострцом безостым, овсяницей луговой, ежой сборной и др. (рис.8,9).

Иногда такое деление носит условный характер. Так, многолетний тропический кустарник семейства мальвовых – хлопчатник – в странах СНГ выращивается как однолетнее растение. Клещевина – высокомасличное многолетнее растение тропического пояса, однако в России ее возделывают как однолетнюю. В районах умеренного кли-

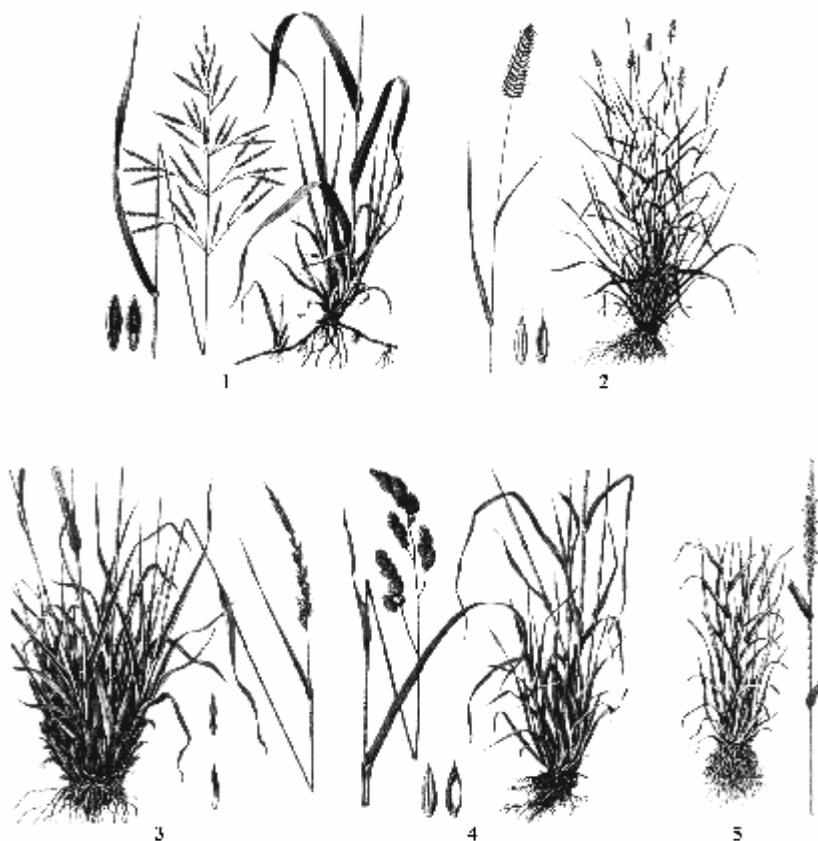


Рис. 9. Кормовые многолетние злаковые травы (Демарчук Г.А., 2002)
 1 – кострец безостый; 2 – житняк ширококолосьый; 3 – ломкоколосник ситниковый; 4 – ежа сборная; 5 – лисохвост луговой

мата картофель выращивают как однолетнюю культуру и размножают клубнями, хотя у себя на родине это растение – многолетнее.

Экологические особенности разных культур определяют основные зоны их распространения. Большинство культурных видов – *мезофиты*. В то же время по устойчивости к влаге среди них выделяют засухоустойчивые (сорго, просо, кукуруза, нут, чина, подсолнечник и др.) и влаголюбивые (пшеница, овес, рожь, ячмень, картофель, рапс, кормовые бобы, гречиха и др.).

Потребность растений во влаге определяют по *транспирационному коэффициенту*, который измеряется количеством воды (в граммах), необходимым для создания одного грамма сухого вещества. Величина транспирационного коэффициента зависит от вида и сорта растений, а также от почвенно-климатических и погодных условий. В среднем для озимой пшеницы он составляет 300-450, гороха – 400-500, кукурузы – 230-300, сахарной свеклы – 240-300. Поэтому, например, пшеницу и другие хлеба I группы возделывают преимущественно в умеренном климате. Хлебные злаки II группы более приспособлены к условиям субтропиков и тропиков.

Представители других экологических групп – немногочисленны. Так, рис относится к *гигрофитам*, некоторые кормовые растения степей и пустынь – к *ксерофитам* (ломкоколосник ситниковый, житняк гребенчатый и др.) и *суккулентам* (прутняк простертый).

Среди полевых видов большинство – C_3 -растения (пшеница, рожь, ячмень, овес, подсолнечник, соя, горох, чечевица, картофель и др.), но имеются и растения с C_4 -типом фотосинтетического метаболизма (кукуруза, просо, сорго, прутняк и др.).

Таблица 6

Биологическая классификация сорных растений

<i>Непаразитные</i>		<i>Паразитные и полупаразитные</i>
<i>Монокарпические</i>	<i>Поликарпические</i>	
Эфемеры	Стержнекорневые	Корневые Стеблевые Корневые полупаразиты
Однолетние яровые: а) ранние; б) поздние	Мочковатокорневые	
	Корнеотпрысковые	
Однолетние зимующие	Корневищные	
	Луковичные	
Озимые	Клубневые	
Двулетники	Ползучие	

В агрофитоценоз, как в единую систему, наряду с культурными растениями входят сорные виды.

В составе сорных растений на основе изучения способа питания, продолжительности жизни, повторяемости цветения, а также особенностей размножения выделяют следующие биологические группы (табл. 6).

К **непаразитным сорным растениям** относятся зеленые растения, имеющие самостоятельный тип питания. Они подразделяются на **монокарпические** и **поликarpические**.

К **монокарпическим** относятся малолетние сорняки, для полного развития которых требуется один год (однолетние) или два года (двулетние). Размножаются они, как правило, семенами. Среди них выделяют следующие группы.

Эфемеры – растения с очень коротким периодом вегетации (1,5-2,0 месяца), за лето они могут дать 2-3 поколения. Хорошо развиваются в сырых местах. К ним относится звездчатка средняя, или мокрица (*Stellaria media*) (рис. 10).

Яровые ранние сорняки прорастают рано весной и заканчивают развитие до уборки культурных растений или одновременно с их созреванием. К ним относятся овсюг (*Avena fatua*), марь белая (*Chenopodium album*), горец шероховатый (*Polygonum scabrum*), торица полевая (*Spergula arvensis*), пикульник красивый (*Galeopsis speciosa*) и др. (рис. 11).

Семена **яровых поздних сорняков** прорастают при устойчивом прогревании почвы. Созревают после уборки ранних культурных растений, при выращивании поздних культур – одновременно с ними. Наиболее распространены щирица запрокинутая (*Amaranthus retroflexus*), ежовник обыкновенный (*Echinochloa crusgalli*), щетинник зеленый (*Setaria viridis*), куриное просо (*Panicum crus*), паслен черный (*Solanum nigrum*) (рис. 12).

Зимующие сорняки при ранних весенних всходах заканчивают вегетацию в том же году, а при поздних всходах – способны перезимовать в любой фазе. После перезимовки образуют розетку прикорневых листьев, быстро растущий стебель и довольно рано заканчивают вегетацию. К этой группе относятся ярутка полевая (*Thlaspi arvense*), дескурация Софии (*Descurainia sophia*), василек синий (*Centaurea cyanus*), живокость полевая (*Consolida regalis*) и др.

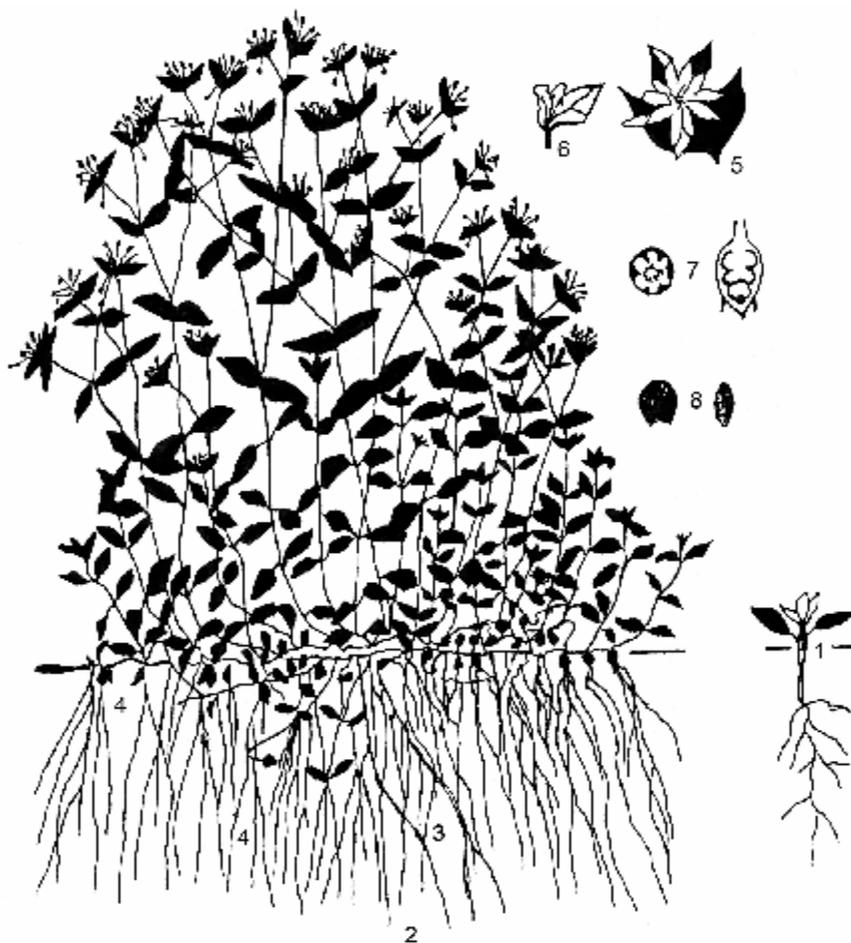


Рис. 10. Мокрица (*Stellaria media*, Долгачёва В.С., 1999):

1 – проросток, 2 – развитое растение; 3 – главный корень; 4 – придаточные корни;
 5 – цветок; 6 – цветок с удалёнными лепестками и чашелистиками (кроме 1 лепестка
 и 1 чашелистика); 7 – плод-коробочка с семенами;
 8 – семена

Озимые сорняки дают всходы осенью, а цветут и плодоносят в следующем году, в отличие от зимующих они требуют для своего развития пониженных температур осенью и зимой, независимо от сроков прорастания. К ним относятся засорители озимых хлебов: костер

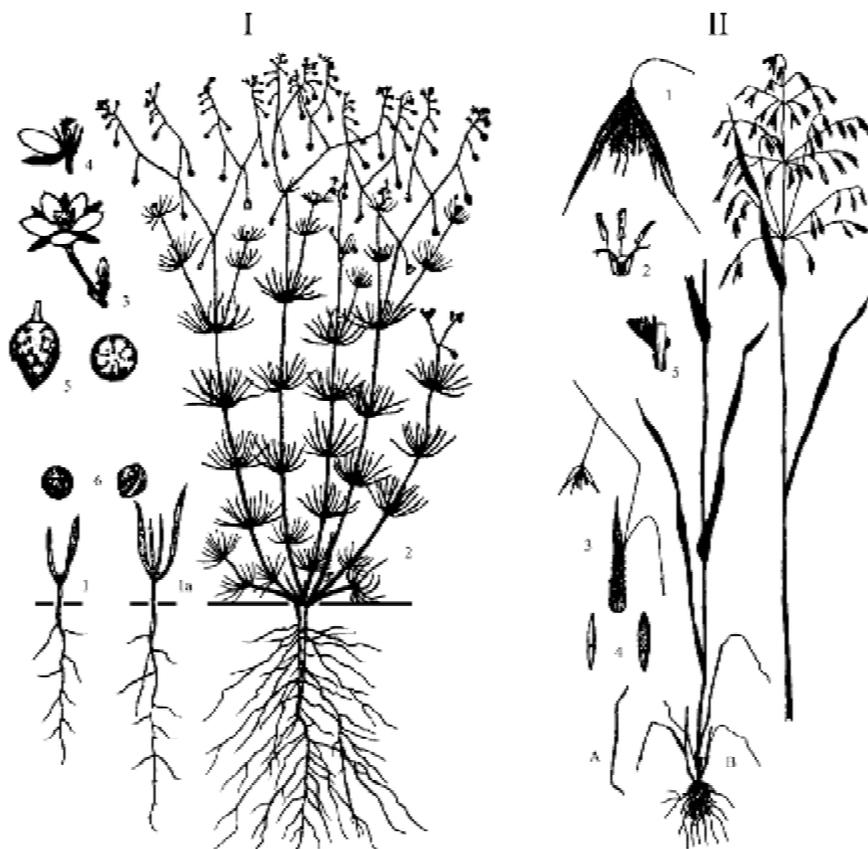


Рис. 11. Сорняки яровые ранние (Долгачёва В.С., 1999):

I – *Торица полевая* (*Spargula arvensis*): 1 и 1а – проростки; 2 – вполне развившееся растение; 3 – цветок; 4 – цветок с частично удалёнными цветочными покровами; 5 – плод-коробочка в поперечном и продольном разрезе; 6 – семя.

II – *Овсюг* (*Avena fatua*): А – проросток; В – взрослое растение;

1 – цветущий колос; 2 – оголённый от цветочных чешуй цветок; 3 – семя;

4 – зёрна; 5 – участок листа с перепончатым язычком

ржаной (*Bromus secalinus*), к. полевой (*B. arvensis*) и метлица обыкновенная (*Apera spica-venti*).

Двулетние сорняки полный цикл развития проходят за два года. В первый год образуют мощную корневую систему и прикорневую розетку листьев. Весной следующего года развивается стебель и ге-

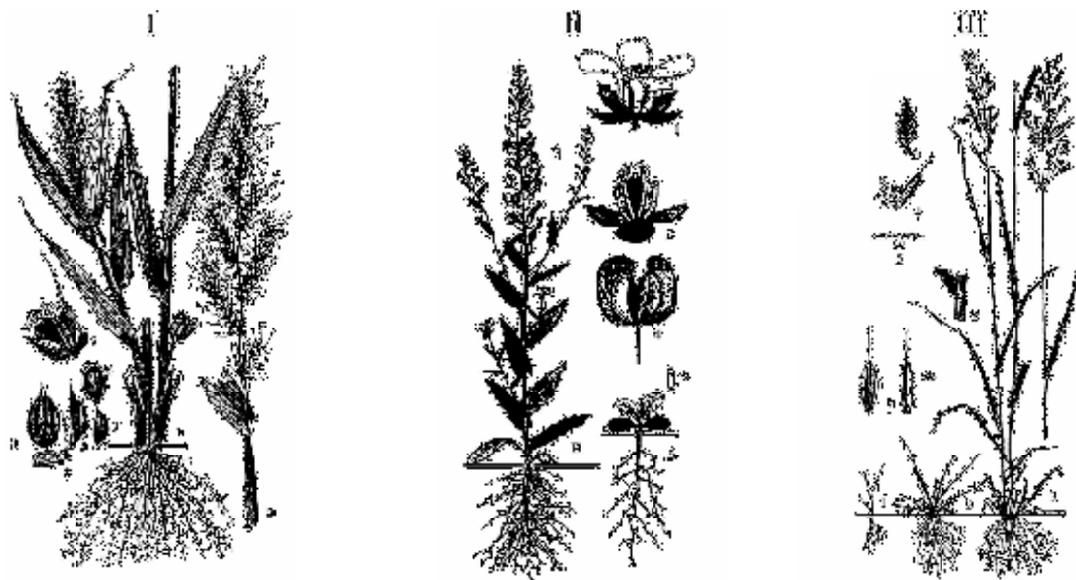


Рис. 12. Яровые поздние, зимующие и озимые сорняки (Долгачёва В.С., 1999):

I – Куриное просо (*Panicum crus*): 1 – взрослое растение; 2 – верхний участок соцветия; 3 – колосок в цвету; 4 и 5 – семя с разных сторон; 6 и 7 – зерно; 8 – плод.

II – Ярутка полевая (*Thlaspi frvensis*): A – проросток; B – взрослое растение; 1 – цветок; 2 – цветок без лепестков; 3 – плодоносящая часть побега; 4 – раскрывшийся стручок с семенами на перегородке; 5 – семя.

III – Костёр ржаной (*Bromus secalinus*): 1 – проросток; 2 – он же осенью; 3 – растение на втором году жизни; 4 – цветок; 5 – завязь с рыльцем; 6 – колосок; 7 – семянка с цветочными чешуями; 8 – участок стебля, лист и язычок листа

неративная сфера, в конце лета плодоносят. К ним относятся донник желтый (*Melilotus officinalis*), д. белый (*M. albus*), чертополох поникший (*Carduus nutans*), ч. кудрявый (*C. crispus*), пастернак дикий (*Pastinaca sylvestris*), икотник серый (*Berteroa incana*), белена черная (*Hyoscyamus niger*).

Поликарпические сорные виды – многолетние, в течение жизненного цикла они неоднократно плодоносят, размножаются семенами и вегетативно. Их подразделяют на следующие биологические группы.

Стержнекорневые сорняки образуют удлинённый и утолщённый главный корень. Специальных вегетативных органов размножения не имеют, но могут ежегодно давать новые побеги от почек нижней части стебля. У некоторых видов главный корень может расщепляться вдоль и давать начало новым побегам. Такие сорняки обладают ограниченной способностью к вегетативному размножению. К ним относятся одуванчик лекарственный (*Taraxacum officinale*), щавель кислый (*Rumex acetosa*), цикорий обыкновенный (*Cichorium intybus*) и др. (рис. 13).

Небольшая группа **мочковатокорневых сорных растений** – лютик едкий (*Ranunculus acris*), подорожник большой (*Plantago major*), кульбаба осенняя (*Leontodon autumnalis*), белоус (*Nardus stricta*) – имеет мощно развитые нитевидные корни. Размножаются преимущественно семенами.

Корнеотпрысковые сорняки интенсивно размножаются семенами и обладают сильно выраженной способностью к вегетативному размножению. Они имеют мощную, глубоко проникающую корневую систему, от которой отходят горизонтальные боковые корни. Почки на корнях способны давать молодую поросль. Среди них наиболее распространены вьюнок полевой (*Convolvulus arvensis*), бодяк полевой (*Cirsium arvense*), осот полевой (*Sonchus arvensis*), льнянка обыкновенная (*Linaria vulgaris*).

К **корневищным сорным растениям** относится большое число наиболее злостных и трудноискореняемых сорняков: пырей ползучий (*Elytrigia repens*), хвощ полевой (*Equisetum arvense*), свинорой пальчатый (*Cynodon dactylon*) и др. (рис. 14). Органами вегетативного размножения у них служат корневища, они имеют много жизнеспособных почек, из которых развиваются новые побеги. В результате такие сорняки быстро распространяются.

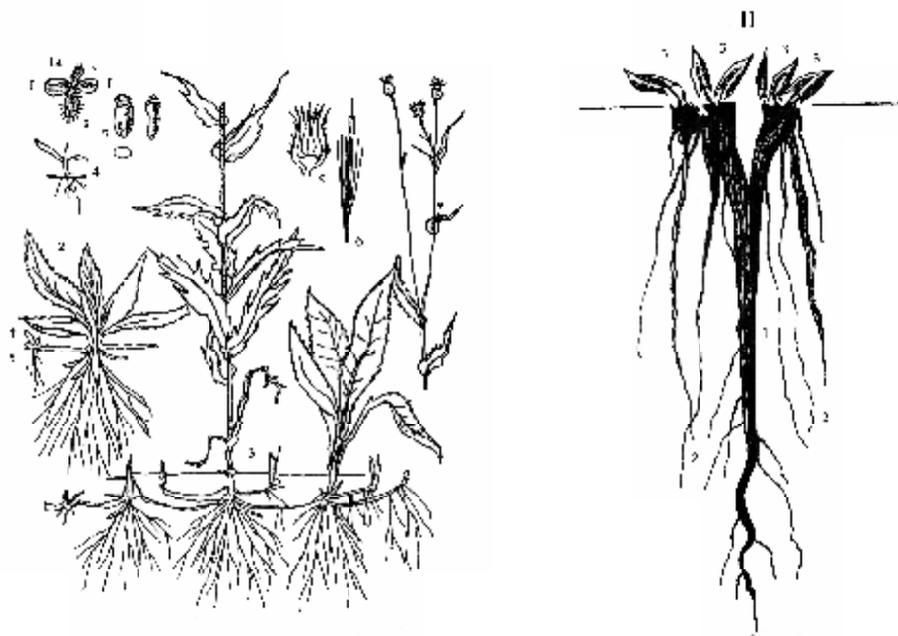


Рис 13. Стержнекорневые и корнеотпрысковые сорные растения (Долгачёва В.С., 1999):

I – Бодяк разнолистный (*Cirsium heterophyllum*): 1 – проросток; f – семядоли; s – стеблевые листья; 2 – он же осенью; 3 – более старое цветущее растение; 4 – прорастающая часть отпрыска; 5 – продольный разрез корзинки; 6 – цветок; 7 – семя.

II – корень Щавеля кислого (*Rumex acetosa*): главный корень (1) в конце своего развития распадается вверху на несколько частей, из которых возникают корни (2) и стеблевые побеги (3)

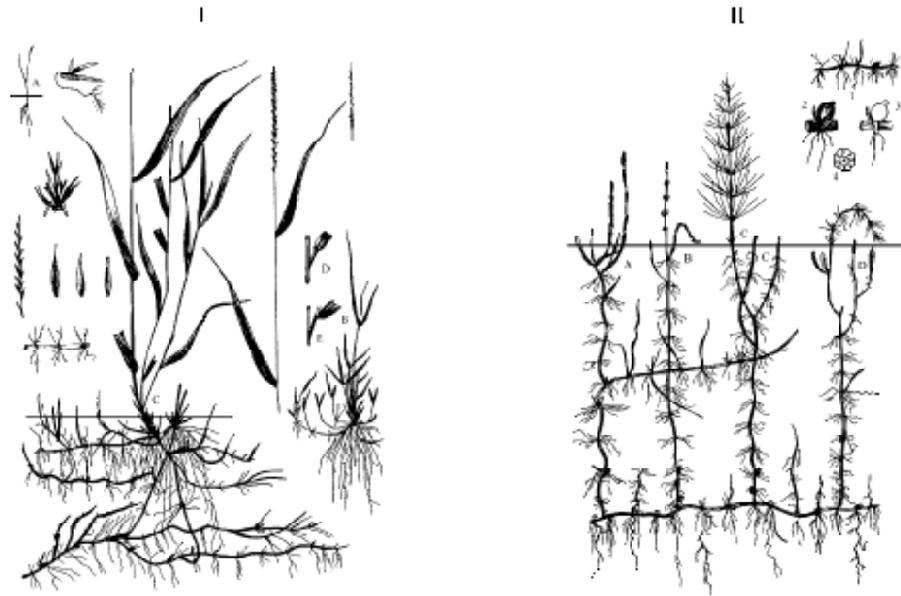


Рис. 14. Корневищные сорные растения (Долгачёва В.С., 1999):

I – Пырей ползучий (*Elytrigia repens*): *A* – проросток в возрасте нескольких дней; *B* – он же осенью; *C* – вполне развитое отцветшее растение; *D* – форма листового влагалища у пырея ползучего; *E* – то же у тимфеески.

II – Хвощ полевой (*Equisetum arvense*): *A* – побег со спороносным колоском; *B* и *C* – бесплодные листовые стеблевые побеги; *D* – листоносные побеги, спороносные побеги осенью; *1* – участок отпрыска, на котором развиваются облиственные стеблевые побеги; *2* – участок отпрыска с клубнем; *3* – он же в разрезе; *4* – отпрыск в поперечном разрезе

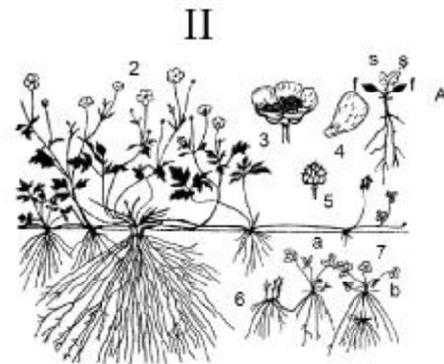
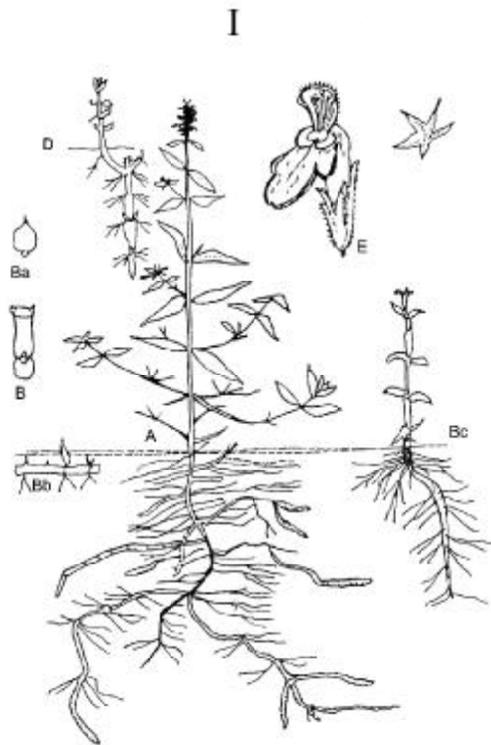


Рис. 15. Клубневые и ползучие сорняки

(Долгачёва В.С., 1999):

- I* – Чистец болотный (*Stachys palustris*): *A* – взрослое растение;
B – часть клубня; *Ba* – поперечный разрез клубня;
Bb – прорастающий клубень; *Bc* – стеблевой клубень, развивающий
облиственные побеги; *D* – клубень с облиственными побегами из
придаточных почек в пазухе листа; *E* – цветок.
- II* – Лютик ползучий (*Ranunculus repens*): *A* – проросток; *f* – семя-доли;
s – стеблевые листья; *2* – вполне развитое растение в цвету;
3 – цветок; *4* – лепесток с медовой ямкой; *5* – собрание плодиков, сложный
плод; *6* – срезанная шейка корня с новыми вегетативными побегами;
7 – часть наземного побега, зарытого в почву (*a*), развивается в новое
растение (*b*)

Клубневые сорняки образуют на корнях или подземных стеблях утолщения, которые после перезимовки дают начало новому растению. К ним относятся сыть круглая (*Cyperus rotundus*) и чистец болотный (*Stachus palustris*) (рис. 15).

Луковичные сорные растения – лук круглый (*Allium rotundum*), лук огородный (*A. oleraceum*) и др. – размножаются луковичками, образующимися в нижней части стебля у основания материнской луковицы. При обработке почвы луковички отделяются и переносятся на новое место. Прорастают осенью, а после перезимовки образуют стебель с соцветием, на котором развиваются семена.

Луковичные и клубневые сорняки кроме того хорошо размножаются семенами.

Ползучие сорняки в качестве органов вегетативного размножения используют стеблевые побеги (усы, плети и т.д.), стелющиеся по земле и укореняющиеся в узлах. Укореняясь, почка развивает розетку листьев. К ним относятся лютик ползучий (*Ranunculus repens*), лапчатка гусиная (*Potentilla anserina*), будра плющевидная (*Glechoma hederacea*) и др., распространенные преимущественно на сырых, пониженных местах и засоряющие, главным образом, сенокосы и пастбища.

Паразитные сорняки не имеют зеленых листьев, не способны к фотосинтезу и полностью питаются за счет растения-хозяина, контакт с которым осуществляется специальными органами-присосками. Это однолетние растения, размножающиеся семенами. По способу прикрепления к зеленым растениям выделяют *корневые* и *стеблевые паразиты*.

Корневые паразитные сорняки – все виды (около 100) заразих. Наиболее распространены зарази́ха подсолнечная (*Orobanche cistana*), з. ветвистая (*O. ramosa*), з. египетская (*O. aegyptiaca*).

К **стеблевым паразитным сорнякам** относятся все виды повилики. Наиболее распространены повилика клеверная (*Cuscuta epithymum*), п. льняная (*C. epilinum*), п. равнинная (*C. campestris*) (рис. 16).

К **полупаразитам** относятся сорняки, имеющие зеленые листья и обладающие способностью к фотосинтезу, но частично питающиеся за счет других растений, присасываясь к их корням или надземным органам. Среди них встречаются стеблевые (омела белая, ремнец-ветник европейский) и корневые полупаразиты (погремок большой

(*Rhinanthus major*), очанка мелкоцветная (*Euphrasia montana*), зубчатка обыкновенная (*Odontites rubra*) (рис. 17).

В настоящее время в России наблюдается тенденция к резкому повышению засоренности посевов. В сообществе сорняков доминируют корнеотпрысковые многолетники: осоты, выюнок полевой, латук татарский и др. (Милащенко и др., 2000а). По данным службы защиты растений, в Западной Сибири из 25,5 млн га пашни только корнеотпрысковыми сорняками засорено в средней и сильной степени более 6 млн га, овсюгом – более 3 млн га, просовидными – более 4,7 млн га (Ионин и др., 1996).

По своему происхождению полевые сорняки разделены на две группы: *антропохоры* и *апофиты*. В работах большинства исследо-



Рис. 16. Паразитные сорные растения (Никляев В.С. и др., 2000):

1 – повилика клеверная; 2 – заразиха подсолнечниковая

вателей под *антропохорами* подразумеваются чуждые для данной местности виды растений, прямо или косвенно обязанные человеку своим появлением и распространением. Антропохоры встречаются исключительно на полях в качестве примеси к культурным растениям. В естественных сообществах антропохоры могут встречаться как заносные с полей. К антропохорам можно, в частности, отнести специализированные сорняки: костер ржаной, к. полевой, овсюг, торицу льняную, рыжик льняной, гречиху татарскую и др.

По времени проникновения на исследуемую территорию сорняки-антропохоры делятся на *археофиты* и *неофиты*. *Археофиты* – сорные виды, известные с древнейших времен, они хорошо приспособились к почвенноклиматическим и антропогенным условиям. *Неофиты* – пришельцы относительно недавнего прошлого, часто на новой территории они закреплены не достаточно надежно.

Сорняки–апофиты, как правило, – виды природной флоры. Проникнув в посевы, они удерживаются и часто весьма успешно. К ним относятся многие виды родов Клевер (*Trifolium* L.), Тысячелистник (*Achillea* L.), Лапчатка (*Potentilla* L.), Звездчатка (*Stellaria* L.) и др.

По фитоценоотическому признаку апофиты подразделяются на луговые, лугово-степные, степные, лесные, лесо-луговые, лугово-болотные, растения открытых местообитаний.

Антропохоры В.В. Туганаевым (1984) разделены на *хомофиты* (рудеральные виды) и *агрофиты* (сеgetальные виды).

По отношению к обеспечению водой среди сеgetальных сорняков более всего мезофитов, но имеются и представители других экологических групп. Так, засорители рисовых полей – гигрофиты (болотница игольчатая, частуха восточная, сыть разнородная и др.), к ксеромезофитам можно отнести торицу полевую, подмаренник цепкий, ячмень гривастый, а также некоторые виды полыней, к суккулентам – солянки.

Большинство сорняков могут расти в широком диапазоне изменчивости освещения, питания и рН среды. Некоторые сорные виды, напротив, являются индикаторами рН среды. На кислых почвах преобладают торица полевая, горец почечуйный, г. вьюнковый, хвощ полевой, щавелек, лютик ползучий. Виды родов Лебеда, Клоповник, Солянка тяготеют к более высоким значениям рН. Бодяк и осот предпочитают тяжелые, глинистые почвы, богатые известью. Крапива

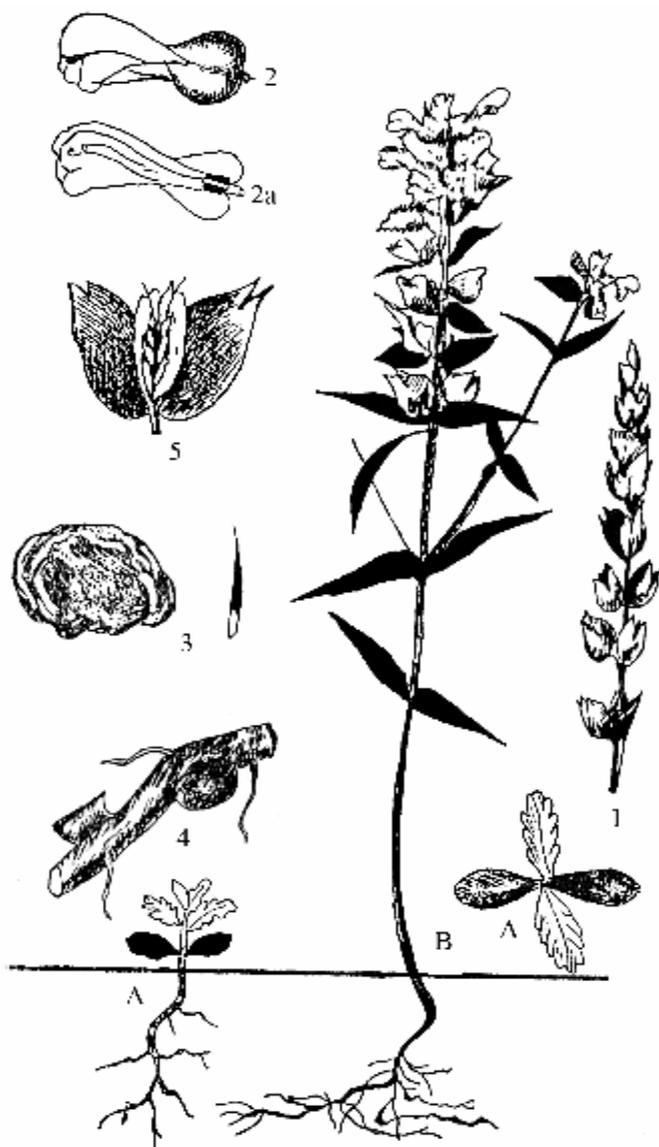


Рис. 17. Погремок большой (*Rhinanthus major*) (Долгачёва В.С., 1999):

A – проросток; B – взрослое растение; 1 – верхняя часть плодоносящего побега;
 2 – цветок; 2a – продольный разрез цветка; 3 – семена сбоку и с передней стороны;
 4 – часть корня с присосками; 5 – плод-коробочка с чашечкой

двудомная, марь белая, полынь горькая относятся к растениям–нитрофилам. В условиях повышенного увлажнения чаще встречаются мокрица и пикульник разноцветный.

Согласно системе жизненных форм Раункиера, позволяющей различать типы растений по расположению зимующих тканей (почек и семян), в агросообществах более всего терофитов и геофитов. Участие гемикриптофитов и хамефитов небольшое. Так, гемикриптофиты, как правило, представлены сеgetальными и рудеральными видами (апофитами).

Особенности поведения основных компонентов агрофитоценозов – культурных и сеgetальных видов – проявляются согласно их эколого-фитоценогическим стратегиям. Однолетние культуры представляют особый вариант эксплерентов, в результате многовековой селекции они утратили свойства виолентности и пациентности и обладают крайне низкой способностью к удержанию экологических ниш и к переживанию абиотического стресса (Миркин и др., 1989). В ходе искусственного отбора культурные растения утрачивали черты конкурентной способности, сорные виды, напротив, становились более пластичными и адаптированными к условиям внешней среды (Миркин, Злобин, 1990).

Сорно-полевые растения близки к эксплерентам, т.к. имеют специальные приспособления для жизнедеятельности в агрофитоценозах: банки семян и вегетативных зачатков, наличие гетерокарпии, соответствие феноритмики со сроками агротехнических мероприятий. У многих сорных видов проявляются черты пациентности. Так, сорняки-однолетники могут развиваться и обсеменяться при любой плотности посева, резко сокращая свои размеры при увеличении густоты стояния культурного растения. Таким образом, задачей селекции является выведение сортов культурных растений с выраженными свойствами виолентности и пациентности при сохранении свойств эксплерентности, что обеспечит получение высоких и стабильных урожаев.

2.2. ПРОДУКЦИЯ АГРОФИТОЦЕНОЗОВ

Живые организмы биосферы способны воспроизводить биомассу и тем самым образовывать биотический покров. *Биомасса* выражается в единицах массы живого функционирующего вещества (преимущественно в расчетах на сырое, воздушно-сухое и абсолютно сухое

состояние), отнесенных к единице площади или объема (например, г/м² или г/м³). Биомасса может выражаться также в единицах энергии (джоуль/м²). Различают фитомассу (высшие растения, водоросли, грибы), зоомассу (животные) и массу микроорганизмов.

Количество органического вещества, созданное сообществом за единицу времени, определяет продукцию (продуктивность) биоценоза. Автотрофы образуют первичную продукцию, а гетеротрофные организмы – вторичную.

Способность фитоценоза создавать и сохранять живую фитомассу определяет его продуктивность. Различают *чистую первичную продукцию* и *запас фитомассы*. *Чистая первичная продукция (продуктивность)* – это количество органического вещества, создаваемое фитоценозом на единице площади за единицу времени. Продукция измеряется в т/га, г/м², преимущественно воздушно-сухого вещества, за год или какой-либо другой промежуток времени – день, месяц, сезон. Измеряют надземную, подземную и полную продукцию. *Запас фитомассы* – масса надземных и подземных живых органов растений на единицу площади в момент наблюдения. Измеряется в г/м² или т/га с указанием толщины почвенного слоя, в котором определялись подземные органы. В течение сезона этот показатель изменяется. Более полное изучение фитомассы предполагает выделение живой и мертвой частей. Мертвая часть или мортмасса – это мертвое растительное вещество (сухостой, отмершие кусты, сухие ветви кроны, ветошь трав, подстилка, отмершие подземные органы). Так, надземная мортмасса травянистых ценозов представлена ветошью (пожелтевшими листьями и побегами, стоящими на корню) и подстилкой (опавшими мертвыми растениями и их органами). Соотношение зеленой и отмершей массы важно, в частности, для прогнозирования сукцессионных процессов в развитии растительных сообществ (табл. 7). Совокупность зеленой фитомассы и мортмассы, а также одревесневших надземных органов составляет *общий запас растительного вещества фитоценоза*.

В целом чистая первичная продукция, например, зернового агроценоза складывается из следующих составляющих: запас надземной и подземной фитомассы культуры и сорняков в момент уборки урожая; отмершие корни и выпавшие из посева побеги и целые растения; отмершие и осыпавшиеся на почву листья; осы-

Таблица 7

**Характеристика надземной фитомассы деградированного
разнотравно-мятликового пастбища Приобской лесостепи
при изоляции от выпаса, кг/га возд.-сух. массы (по Зверевой Г.К., 2001)**

Показатель	Пастбище	
	<i>Вольный выпас</i>	<i>Изоляция в течение 3-х лет</i>
Надземная зеленая фитомасса	1407	2562
Надземная мортмасса	131	1456
В том числе:		
ветошь	26	647
подстилка	105	809
Всего	1538	4018

павшиеся семена; прирост почвенных водорослей и мхов; количество вещества, отчужденное травоядными; корневые выделения (Титлянова, 1986).

Продуктивность агрофитоценозов во многом определяется их составом и структурой, а также природно-климатическими условиями района возделывания. Считается, что наибольшую фитомассу могут развивать посевы сахарного тростника и риса (50-70 т/га). В полевых сообществах часто выделяют продуктивность культурных и сорных растений, в кормовых ценозах обращают внимание на продукцию хозяйственно-ботанических групп (злаки, бобовые, осоки, разнотравье) (табл. 8).

В агроценозах основное количество органического вещества сосредоточено преимущественно в надземной сфере (за исключением корне- и клубнеплодных культур).

В полевых ценозах отношение надземной фитомассы к подземной составляет 1:0,1 – 1:3 (Гродзинский и др., 1991; Миркин, Наумова, 2003). Считается, что в оптимальных условиях подземная фитомасса превышает надземную в 3-5 раз. При ксерофитизации условий происходит нарастание этого соотношения. Для сравнения укажем, что подземная фитомасса превышает максимальную надземную на лугах в 2-30 раз, в степях – в 20-50 раз (Мирошниченко, 1973, 1986; Работнов, 1974; Горшкова, 1990; Харитонов, Бойков, 1999 и др.). Таким образом, в агрофитоценозах соотношение надземной и подземной фитомассы

Таблица 8

Структура надземной фитомассы злаково-люцерново-разнотравного сообщества остепненного луга Приобской лесостепи (по Зверевой Г.К., 2002)

Хозяйственно-ботаническая группа	Фитомасса	
	ц/га возд.-сух.массы	% от надземной массы
Злаки	3,1	10,3
Бобовые	14,4	48,0
Разнотравье	12,5	41,7
Всего	30,0	100,0

Таблица 9

**Урожайность зерновых культур в России, ц/га
(Муха В.Д., 2001)**

Культура	В среднем за год (после доработки зерна)			
	1976-1980 гг.	1981-1985 гг.	1986-1990 гг.	1998 г.
Озимая пшеница	21,6	20,1	28,2	13,9
Яровая пшеница	12,2	11,0	11,9	11,0
Рожь	11,1	13,0	16,4	8,5
Озимый ячмень	28,4	27,9	36,1	13,0
Яровой ячмень	13,9	12,2	14,9	11,0
Овес	12,2	12,3	12,8	8,9
Кукуруза на зерно	27,8	29,0	28,7	10,3
Просо	6,3	8,1	11,9	4,6
Гречиха	4,0	4,1	5,6	3,7
Зернобобовые	11,1	9,9	11,3	8,0

изменяется в более узких пределах, при этом основное количество органического вещества сосредоточено в надземной сфере.

Агрофитоценозы обеспечивают человека продуктами питания и сырьем для промышленности, а сельскохозяйственных животных – кормами. Поэтому при характеристике продукционных процессов в агрофитоценозах также еще важно оценить количество хозяйственно-полезной продукции, которое отражается в таких понятиях, как «урожай» и «урожайность». В последнее время второй термин считается более точным. *Урожай* – это валовая сельскохозяйственная продукция, получаемая с агроценозов. Урожай составляет часть раститель-

Таблица 10

**Средняя урожайность зерновых культур в странах мира, ц/га
(Сельское хозяйство России и зарубежных стран, 1996)**

Страна	1990 г.	1995 г.
Великобритания	60.1	63.2
США	47.1	46.4
Канада	26.3	26.0
Франция	59.8	63.2
Германия	53.7	59.4
Венгрия	44.1	44.3
Россия	18.5	11.6
Украина	34.9	24.4
В среднем в мире	25.9	26.0

Таблица 11

**Урожайность однолетних кормовых трав, ц/га
(по Кашеварову Н.И., Резникову В.Ф., 2004)**

Регион	В среднем за год			
	урожайность зеленой массы		урожайность сена	
	<i>1991-1995 гг.</i>	<i>1996-2000 гг.</i>	<i>1991-1995 гг.</i>	<i>1996-2000 гг.</i>
Российская Федерация	84	70	15,6	14,4
Западная Сибирь	75	62	12,6	12,2
Восточная Сибирь	76	65	17,2	15,1

ной продукции сообщества и измеряется в единицах массы или связанной энергии. Высокий выход валовой продукции может достигаться за счет использования передовых технологических приемов и возделывания высокопродуктивных сортов сельскохозяйственных растений.

Урожайность представляет количество полезной продукции, получаемой с определенной площади агроценоза, и выражается в ц/га

или т/га. Растительная продукция в зависимости от целей использования может измеряться в сырой (зеленой), воздушно-сухой и абсолютно сухой массе. Так, урожайность зерна определяют при его влажности 14-15 % (табл. 9, 10). Урожайность кормовых ценозов представляет массу скошенной травы на высоте 5-12 см, ее выражают в сырой (зеленой) или воздушно-сухой массе (сене) (табл. 11).

В мировом земледелии наибольшую площадь по сравнению с другими культурами – около 55 % пашни – занимают зерновые культуры. Валовое производство зерна в мире составляет около 2 млрд т при средней урожайности – 2,6 т/га. Увеличению урожайности зерна способствует совершенствование орудий труда, внедрение новых высокоурожайных сортов, применение высоких доз минеральных удобрений, использование экономически эффективных средств защиты растений. По мнению А.А. Жученко (1990), примерно 95 % сухого вещества растений – это аккумулированная в процессе фотосинтеза энергия Солнца. Привносимая в агрофитоценозы «антропогенная энергия» выступает в роли катализатора, стимулирующего более активное ее усвоение.

На размер и качество урожая оказывают заметное влияние природная зональность и погодные условия отдельных лет. В географических опытах с разными зерновыми культурами, проведенных по единой методике, установлено, что содержание белка в зерне под действием климатических факторов и разных погодных условий может изменяться в 1,5-2,0 раза (Новиков, 1998). Для накопления белка в зерне наиболее благоприятные условия складываются при продвижении зерновых, в первую очередь, пшеницы с северо-западных регионов нашей страны на юг и юго-восток. При этом возрастают среднесуточные температуры воздуха и интенсивность световой энергии, а дефицит влаги усиливается. Для повышения кормовой массы трав важно сочетание оптимальных условий тепла, света и влаги.

По максимальным величинам чистой продукции надземной фитомассы сельскохозяйственные культуры при достаточном обеспечении влагой и питательными веществами сравнимы с природными лесными и пойменными сообществами (Митчелл, 1987). Многочисленными исследованиями также показано, что в пределах определенной природно-климатической зоны полная первичная продукция агроценозов (включая надземную и подземную части), несмотря на вложения дополнительной антропогенной энергии, близка или даже меньше продук-

тивности природных экосистем (Титлянова, 1977, 1986; Шатохина, 1979; Титлянова и др., 1982; Базилевич, 1993). Так, в лесной зоне России, где лимитирующим фактором является тепло, величина продукции лесных сообществ варьирует от 950 до 1590 г/м²·год, а продукция агроценозов изменяется от 780 до 1230 г/м²·год. В лесостепной зоне европейской части России гидротермические условия наиболее благоприятны. В этом случае продукция несколько выше: 1100-1900 г/м²·год для луговых степей и дубрав, 730-2050 г/м²·год – для агроценозов. В лесостепной зоне Западной Сибири, где лимитирующими факторами являются влага и тепло, продуктивность природных сообществ значительно выше продукции агроценозов, которая в среднем не превышает 1000 г/м²·год. В степной зоне Казахстана при резко выраженном дефиците влаги продукция травянистых экосистем уже в 2 раза превышает продукцию агроценозов (табл. 12). На примере агрофитоценозов яровой пшеницы и ячменя в лесостепной и степных зонах показано, что при чистой первичной продукции 1100 г/м²·год отчуждение с урожаем составляет 52,3 %, поступление пожнивных и корневых остатков – 28,2 %, летнее поступление растительного вещества в почву – 19,5 %.

Таблица 12

**Чистая первичная продукция природных экосистем
и агрофитоценозов (Титлянова А.А. и др., 1982)**

Ценоз	Продукция, г/м ² ·год			Отношение подземной продукции к надземной
	полная	надземная	подземная (слой 0-40 см)	
Русская равнина, почва – тучный чернозем				
Луговая степь	1426	414	1012	2,4
Посев ячменя	1410	894	516	0,6
Западная Сибирь, почва - обыкновенный чернозем				
Луговая степь	1392	442	950	2,1
Посев яровой пшеницы	1370	1060	310	0,3
Северный Казахстан, почва - каштановая				
Сухая степь	1750	200	1550	7,8
Посев яровой пшеницы	730	535	195	0,4

Таким образом, в благоприятных экологических условиях природные экосистемы и агроценозы близки по накоплению продукции, при этом в отдельные годы продуктивность агроценозов бывает даже несколько выше. В условиях недостатка влаги и тепла чистая первичная продукция естественных сообществ выше, чем агроценозов.

Более низкая продуктивность агрофитоценозов во многом обусловлена тем, что монодоминантное и часто односортовое сообщество менее устойчиво к действию неблагоприятных факторов, а период его вегетации составляет лишь часть вегетационного сезона.

С ухудшением температурного и водного режимов как в естественных, так и агрофитоценозах снижается продукция надземных органов и возрастает подземная фитомасса. Однако в отличие от естественных экосистем в агроценозах это не приводит к заметному увеличению полной продукции, что свидетельствует о более низких их адаптационных возможностях.

2.3. ФОТОСИНТЕТИЧЕСКАЯ ДЕЯТЕЛЬНОСТЬ РАСТЕНИЙ И ПРОДУКТИВНОСТЬ АГРОФИТОЦЕНОЗОВ

Определяющую роль в энергетике биосферы играет фотосинтез, который осуществляют высшие растения, водоросли и некоторые бактерии. *Фотосинтез* – это процесс трансформации поглощенной организмом энергии света в химическую энергию органических (и неорганических) соединений (Полевой, 1989).

Фотосинтез агроценозов – сложный иерархический процесс, который определяется мощностью развития и структурой фотосинтетического аппарата на разных уровнях организации, а также интенсивностью функционирования единицы содержания хлорофилла или единицы фотосинтетической поверхности.

К настоящему времени разработаны основные положения теории фотосинтетической деятельности как отдельного растения, так и фитоценоза в целом. Это направление получило развитие в нашей стране в работах А.А. Ничипоровича, А.К. Оканенко, Л.М. Дорохова, И.С. Шаталова, Б.И. Гуляева, Ю.К. Росса, Х.Г. Тооминга, И.А. Тарчевского и других. В результате продуктивность фитоценозов, в том числе и хозяйственный урожай посевов, стали рассматривать прежде всего как результат фотосинтетической деятельности растений. Благодаря этим

работам показатели фотосинтетической деятельности агрофитоценозов стали успешно применять для решения вопросов агрономической практики.

В практических целях для получения высоких урожаев важно улучшать признаки сельскохозяйственных культур селекционно-генетическими методами, направленными, в частности, на повышение интенсивности фотосинтеза и скорости оттока ассимилятов, и разрабатывать технологические приемы выращивания растений, обеспечивающие повышение использования световой энергии в процессе фотосинтеза.

При современном уровне знаний фотосинтеза и дыхания повысить активность фотосинтетического аппарата селекционными методами пока не удастся. Считается, что рост урожайности зерна новых сортов зерновых культур примерно на 50% достигнут за счет изменения генетических систем, ответственных за распределение ассимилятов между органами растений в онтогенезе, и увеличения доли зерна в общей биомассе. При этом продуктивность надземной массы новых сортов кормовых культур повысилась только на 5-20 % (Кумаков, 1980, 1995 и др.).

Для дальнейшего роста урожайности необходимо глубокое изучение организации фотосинтетического аппарата и совершенствование фотосинтетической деятельности растений.

2.3.1. Продуктивность и показатели фотосинтетической поверхности растений

При поиске критериев, характеризующих потенциальную фотосинтетическую продуктивность, первоначально большое внимание было сосредоточено на таких показателях, как интенсивность фотосинтеза (Рабинович, 1951; Хит, 1972). Учитывая неоднозначность результатов, полученных при исследовании взаимосвязи интенсивности фотосинтеза и продуктивности, было предложено для оценки продукционных процессов использовать валовые показатели, в частности, листовой индекс (Watson, 1947a,b). И позднее мощность развития фотосинтетического аппарата широко характеризовалась с помощью таких показателей, как площадь листьев, листовой индекс и листовой фотосинтетический потенциал (Ничипорович и др., 1961; Ничипорович, 1963; 1972).

Листовой индекс (ЛИ) или *индекс листовой поверхности (ИЛП)* выражает отношение суммарной поверхности листьев к единице площади почвы, занимаемой посевом. Считается, что скорость накопле-

ния биомассы максимальна, когда растительным покровом поглощается примерно 90-95 % падающий световой энергии (Brougham, 1956). При этом соответствующая величина листового индекса называется *критическим индексом листовой поверхности*. Так, для посевов зерновых культур этот показатель составляет 4-5 м²/м², а у сортов с улучшенной формой листьев и оптимальным их распределением в пространстве при достаточном уровне минерального питания – 6-7 м²/м² (Ничипорович, 1956, 1972, 1982 и др.). Для посевов ежи сборной, картофеля и сои значения критического ЛИ находятся в пределах 3-6, а у кукурузы даже 8-9 (Brougham, 1960; Brown et al., 1966; Bremner et al., 1967).

После достижения критического значения ЛИ дальнейшее увеличение площади листьев не приводит к существенному увеличению скорости роста посевов, прежде всего из-за ограничения в обеспечении листьев ФАР (рис. 18-19). По данным А.А. Ничипоровича (1956), идеальный посев должен быстро достигать критического значения ЛИ и затем в течение длительного времени сохранять его на постоянном уровне. На практике у большинства однолетних зерновых культур кривые зависимости ЛИ от продолжительности роста гораздо чаще имеют резко выраженные максимумы. В связи с этим отмечается, что нельзя гарантировать максимальный урожай для зерновых злаков, если сразу после достижения критического значения ЛИ начинает снижаться.

В дальнейшем был предложен интегрированный показатель – фотосинтетический потенциал растений, объединяющий ЛИ и длительность функционирования листьев (Ничипорович и др., 1961). Таким образом, *листовой фотосинтетический потенциал (ЛФСП)* представляет сумму ежедневных показателей площади листьев (тыс.м²) посева (1 га) за весь вегетационный период (дни). В полевых условиях ЛФСП рассчитывается как произведение полусуммы площадей листьев за два последующих определения на длительность периода между этими определениями в днях. ЛФСП более тесно коррелирует как с биологической, так и хозяйственной продуктивностью растений и составляет для зрелых культур 1,5-2,0 млн м² дней/га, для позднеспелых – 3-5 млн.м² · дней/га за сезон.

Для характеристики фотосинтетической деятельности посевов широко используется такой показатель, как *чистая продуктивность фотосинтеза (ЧПФ)*. ЧПФ – это накопление надземной биомассы единицей

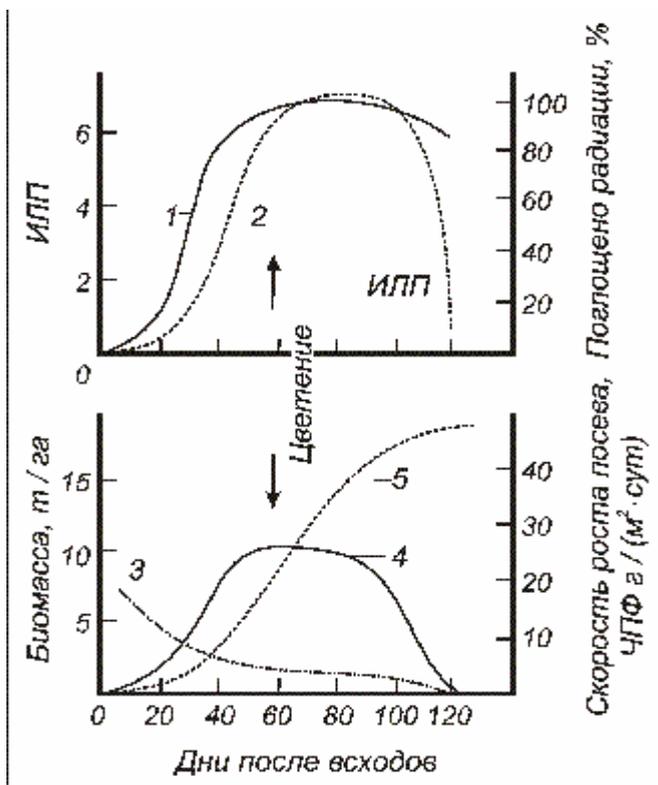


Рис. 18. Связь между ИЛП, поглощённой радиацией и скоростью роста посева в онтогенезе растений (Третьяков Н.Н., Кошкин Е.И. и др., 1998):

1 – поглощённая радиация; 2 – индекс листовой поверхности (ИЛП); 3 – чистая продуктивность фотосинтеза (ЧПФ); 4 – скорость роста посева (СРП); 5 – надземная биомасса

площади листьев за единицу времени. Она измеряется в граммах сухой массы на 1 м² за сутки и варьирует в зависимости от условий и периода

$$\times \dot{I} \dot{O} = \frac{2(\dot{I}_2 - \dot{I}_1)}{\dot{O}(\dot{E}_1 + \dot{E}_2)} (\tilde{a} / i^2 \tilde{n} \dot{o} \dot{o} .),$$

вегетации в широком диапазоне – от 7 до 20 г/м² · сут. и больше.

где $\dot{I} \dot{O}$ – прирост сухой надземной массы растений на 1 м² за T суток, г;

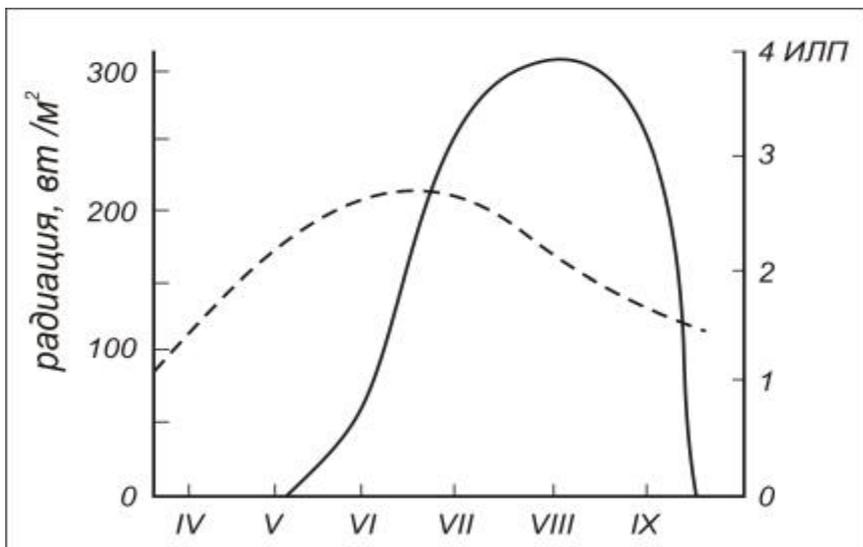


Рис. 19. Сезонный ход среднедневной радиации и ИЛП посевов картофеля (Moorby J., Milthorpe N., 1975; цит. по Третьяков Н.Н., Кошкин Е.И. и др., 1998); 1 – среднедневная радиация; 2 – ИЛП

$\frac{(\ddot{E}_1 + \ddot{E}_2)}{2}$ – усредненная площадь листьев растений на 1 м² посева за

время опыта, м²

ЧПФ характеризует среднюю эффективность фотосинтеза листьев в посеве, но, как и интенсивность фотосинтеза, слабо коррелирует с конечным урожаем. Она достаточно высока при низких величинах ЛИ, когда большинство листьев хорошо освещены. ЧПФ агроценоза зерновых злаков интенсивно возрастает в конце вегетации, когда прирост фитомассы рассчитывается на значительно сократившуюся листовую поверхность (табл. 13).

Эффективность работы фотосинтетического аппарата в посеве характеризуется КПД ФАР. Во время интенсивного развития травостоя сельскохозяйственных растений КПД ФАР достигает 6-8 %, однако для большинства важнейших культур период высокоэффективной работы агроценоза весьма непродолжителен. У зерновых культур велики потери углерода на темновое дыхание, а у таких культур, как сахарная свекла, картофель, – на отмирание ботвы. Так, средняя в мире

**Динамика урожайности и показатели фотосинтетической мощности
агроценоза овса посевного в течение вегетации,
Приобская лесостепь, 2000 г. (Зверева Г.К., 2004)**

Показатель	Дата								
	14.06	22.06	29.06	11.07	19.07	26.07	2.08	24.08	30.08
Общая сырая масса, ц/га	93,8	132,3	130,7	144,7	162,8	185,0	232,6	213,0	194,6
<i>В том числе:</i> листьев	52,9	66,8	49,4	36,4	28,2	38,5	29,1	14,5	8,1
стеблей с лист. влагалищами	40,9	65,5	81,3	79,7	102,2	106,4	141,4	121,8	107,2
репродуктивных органов	-	-	-	28,6	32,4	40,1	62,1	76,7	79,3
Общая абсолютная су- хая масса, ц/га	14,2	19,2	19,1	35,5	48,2	53,2	65,2	100,1	115,8
<i>В том числе:</i> листьев	9,4	11,5	9,6	10,3	8,1	9,7	8,7	6,7	4,9
стеблей с лист.влага- лищами	4,8	7,7	9,5	16,5	27,9	28,4	35,3	34,4	48,9
репродуктивных органов	-	-	-	8,7	12,2	15,1	21,2	59,0	62,0
Листовой индекс, м ² /м ²	3,75	4,83	3,01	2,52	2,28	1,98	1,62	0,18	0
Поверхностный индекс, м ² /м ²	5,00	6,91	5,16	6,14	7,72	6,87	9,67	5,89	0,31
Чистая фотосинтетиче- ская продуктивность, г/м ² *сутки	-	1,74	1,48	5,04	7,63	1,96	19,34	17,56	338,9
Количество хлорофилла, кг/га	20,90	17,92	24,12	22,08	22,24	20,20	22,08	12,60	5,44

урожайность пшеницы составляет 2 т/га, кукурузы – 3,5 т/га, что соответствует 0,2 и 0,4 % КПД ФАР. Повышение значений КПД ФАР в результате улучшения технологий возделывания и использования продуктов фотосинтеза на формирование урожая представляет собой главную задачу растениеводства и селекции.

Поглощение световой энергии посевом зависит от ЛИ и характера листорасположения, при этом в течение онтогенеза растений архитектура посева может меняться.

Наилучшими можно считать посевы, фотосинтетический аппарат которых способен быстро достигать оптимальных размеров (ЛИ=5-8) и сохранять их в течение длительного периода времени, синхронизируя свою работу с генетически контролируемой программой онтогенеза. Так, для получения урожая зерна 6 т/га в период наиболее ин-

тенсивного роста суточные приросты надземной массы должны достигать 400-600 и даже 1000 кг/га. Такие приросты возможны при ЛИ=5-8, ЧПФ=4-8 г/(м² · сут.) или средней интенсивности фотосинтеза 8-16 мг СО₂/(дм² · ч) (Третьяков, Кошкин и др., 1998). Для получения подобных приростов растения должны усваивать в день до 2000 кг/га СО₂, а в толще посева имеется всего 5-6 кг/га СО₂. Растения справляются с этой задачей за счет турбулентного перемешивания воздуха, которое за летний 16-часовой день в травостое происходит около 1500-3000 раз. Но в целом концентрация СО₂ в посевах (0,025-0,027%) оказывается ниже, чем над посевом (0,030-0,032%), что лимитирует фотосинтез.

По мнению А.А. Ничипоровича (1982), при оптимизации условий выращивания КПД ФАР можно повысить до 7-8 и даже 10%. В этом случае в районах с приходом ФАР за вегетационный период 2-3 млрд ккал/га, урожаем зерна пшеницы может достигать 10-15 т/га.

В дальнейшем было показано, что формирование урожая зерновых злаков – это результат согласованной деятельности листового аппарата, а также листовых влагалищ, стебля и плодоеlementов. Например, у таких культур, как овес и ячмень, вклад листьев и генеративных органов в фотосинтетический потенциал растения примерно одинаков и составляет 35-40%. При этом у ячменя среди листьев верхних ярусов ведущая роль принадлежит предфлаговому листу (Некрасова и др., 1986; Некрасова, 1988; Киселева, Гладилина, 1988). У ржи, наоборот, основная роль в образовании урожая принадлежит стеблю (50-55 %), листья значительно ему уступают (20%). Видимо поэтому пока не удастся вывести высокоурожайные короткостебельные сорта ржи. У пшеницы основной вклад в фотосинтетический потенциал вносят листья, особенно флаговый. Так, доля листьев пшеницы в суммарной ассимиляции СО₂ достигает 82%, однако в период налива и созревания зерновок роль нелистовых органов значительно возрастает (Кумаков, 1980; Гуляев, 1983).

Указанные особенности позволили условно отнести пшеницу к листовому типу, рожь – к стеблевому, а овес и ячмень – к листо-колосовому (Нальборчик, 1980). Принадлежность культуры к определенному типу необходимо учитывать при выведении новых сортов и разработке агротехники их возделывания.

Среди двудольных культур к стеблевому типу относятся выведенные за последнее десятилетие сорта зернобобовых культур с сильно

редуцированными листовыми пластинками (горох, люпин, кормовые бобы). Они отличаются высокой устойчивостью к загущению, неполегаетостью, а также экономным использованием ассимилированного углерода. Урожайность зерна этих сортов в расчете на одно растение ниже, чем у облиственных форм, а на единицу площади посевов – выше, благодаря большей густоте стояния побегов.

Исходя из того, что образование урожая, в частности, у злаков, лишь частично зависит от фотосинтеза листовых пластинок, были предложены новые показатели, учитывающие ассимиляционную поверхность всех надземных органов растения: *поверхностный индекс (ПИ)* и *поверхностный фотосинтетический потенциал (ПФСП)*. Поэтому для суждения о степени развития фотосинтетического аппарата, в частности, для колосовых злаков многими исследователями учитывается суммарная поверхность, включающая в себя 0,5 поверхности листьев + поверхность стебля+поверхность колоса (Кумаков, 1968; 1975 и др.).

Структура ПФСП отражает вклад отдельных органов растений в общую продукцию и изучается как на уровне агроценоза, так и отдельных побегов. Например, данные по динамике ассимиляционной поверхности разных органов пшеницы дают представление о классическом фотосинтетическом потенциале (рис. 20).

На примере однолетней зерновой культуры (*Avena sativa* L., овес посевной, сорт СИР-4) и многолетних кормовых культур (*Bromopsis inermis* (Leys.) Holub., кострец безостый, сорт СибНИИСХоз 189; *Galega orientalis* Lam., козлятник восточный, сорт Горноалтайский 87) в условиях Приобской лесостепи более подробно проследим за формированием продуктивности побегов и фотосинтетических потенциалов.

Накопление надземной массы побегов овса примерно в течение первой трети вегетации происходит преимущественно за счет листовых пластинок, в дальнейшем возрастает роль стебля с листовыми влагалищами и генеративных органов (рис.21). Так, к середине июня на побеге сформировалось 7 листьев, к концу месяца их число увеличилось до 8, но при подсыхании первых трех; в последующем происходило постепенное сокращение числа зеленых листьев. На фоне подсыхания листьев и позднее стебля повышается масса колосков. Сухая масса побега в течение всей вегетации увеличивается.

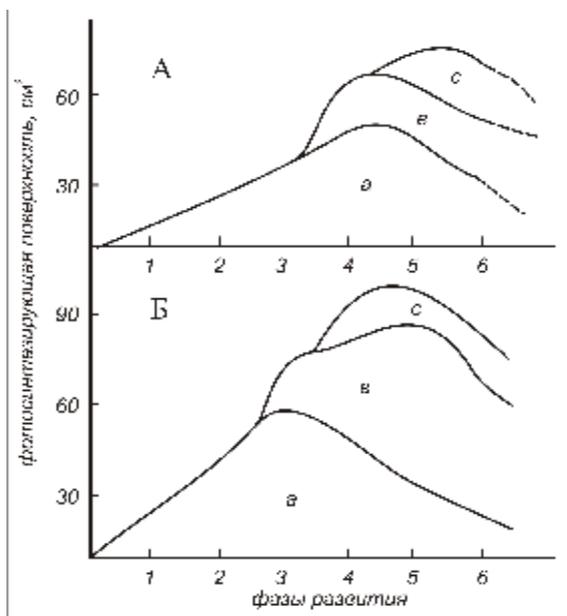


Рис. 20. Структура поверхностного фотосинтетического потенциала различных сортов пшеницы (Андреанова Ю.Е., Тарчевский И.А., 2000):

Сорта: А – Италия 178; Б – Кубанка. Фазы развития: 1-2 – кушение; 3 – трубкование; 4 – колошение; 5 – цветение; 6 – молочная спелость зерна. Органы: а – листья; в – стебель; с – колос

В общей фотосинтетической поверхности побега овса доля листовых пластинок достигает максимального уровня при трубковании, наибольшее участие стебля наблюдается в фазу колошения-начала цветения. Во второй половине вегетации при постепенном подсыхании листовых пластинок и их влагалищ довольно резко возрастает доля ассимиляционной поверхности формирующихся колосков метелки.

Для генеративных побегов коостреца безостого характерна хорошая облиственность, максимально на побеге развиваются 7-8 листьев. В середине мая функционируют 6 листьев, но первый лист уже начинает подсыхать. В дальнейшем, до конца июня, формирование седьмого и, иногда, восьмого листьев сопровождается засыханием первых двух листьев и частично третьего. Но в это время наблюдается наибольшее развитие фотосинтетической поверхности листовых пластинок и их влагалищ, масса листьев также достигает макси-

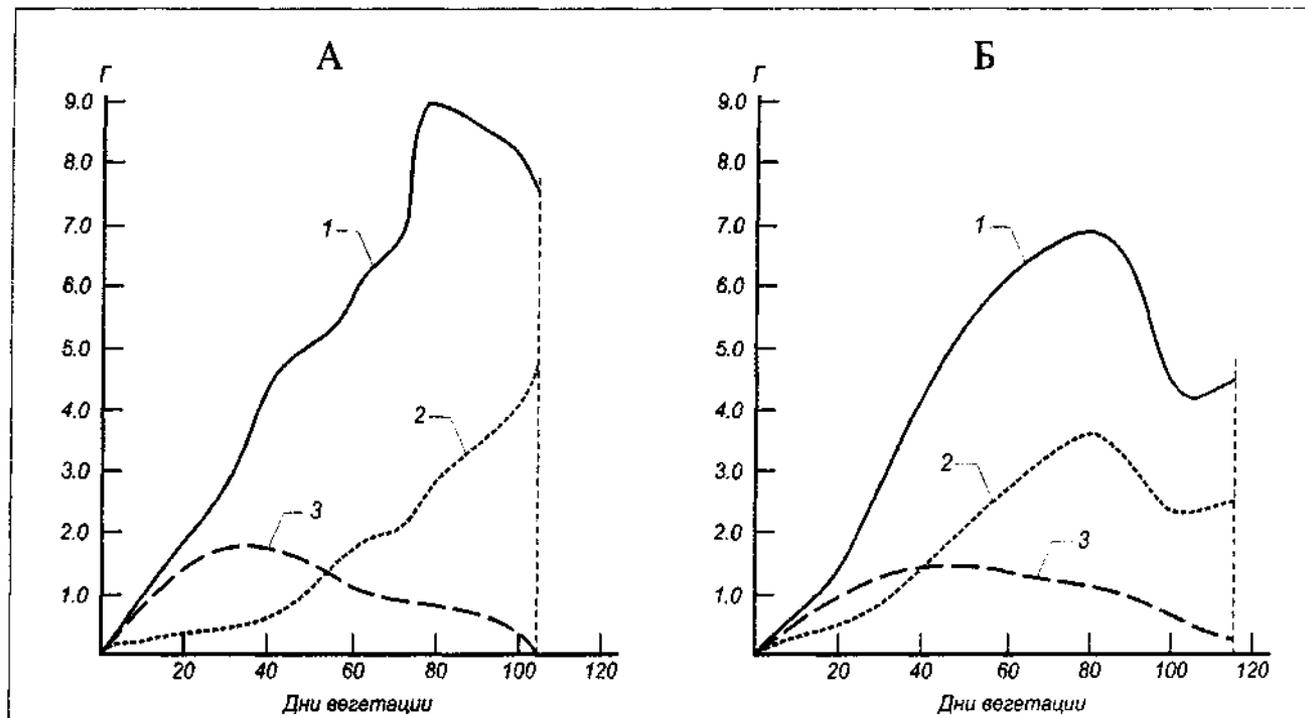


Рис. 21. Накопление надземной массы у генеративных побегов овса посевного (А) и костреца безостого (Б):
 1 – сырая масса побега; 2 – абсолютная сухая масса побега; 3 – сырая масса листовых пластинок

мального значения. Во второй половине лета отмечается постепенное усыхание листьев более высоких порядков, менее быстро это происходит у листовых влагалищ, доля которых в поверхностном потенциале в это время снижается меньшими темпами и к концу летнего периода превышает вклад листовых пластинок в общую продукцию.

Надземная фитомасса генеративного побега костреца безостого по сравнению с овсом меньше и отличается по динамике: она возрастает до середины июля, а затем постепенно снижается, что, скорее всего, связано с усыханием вегетативных органов и рассеиванием созревших семян. Наибольшая фотосинтетическая поверхность побега, обусловленная в основном хорошим развитием стебля и генеративных органов, также формируется в середине летнего периода.

В структуре надземной фитомассы козлятника восточного в состоянии вегетации до цветения основная часть приходится на листья – 57-72% (при этом листовые пластинки составляют 52-63%, черешки – 3-12%, прилистники – 0,4-0,6%), доля стеблей колеблется от 28 до 43% (табл. 14). В генеративный период развития, начиная с третьего года жизни, наблюдается снижение доли листьев до 26-43% и возрастание участия репродуктивных органов (до 30-36%), процентное содержание стеблей сохраняется на прежнем уровне.

Осенний период развития сопровождается постепенным уменьшением фотосинтетической поверхности побега за счет созревания плодов, а также подсыхания и опадения листьев.

Сопоставление поверхностных фотосинтетических потенциалов у овса и костреца показало, что за летнюю вегетацию доля вклада листовых пластинок в общую продукцию в основном не достигает половины, поэтому листовые индексы и потенциалы лишь отчасти могут характеризовать биологическую и хозяйственную продуктивность (рис. 22-23, табл. 15). Участие репродуктивных органов в формировании продукции больше у овса по сравнению с кострецом, вероятно, вследствие более развитой генеративной сферы и отсутствия вегетации после плодоношения. Анализ фотосинтетических потенциалов у козлятника второго и третьего годов жизни показал, что за сезон вегетации наибольший вклад в общую продукцию характерен для листовых пластинок, наименьший – для прилистников и цветков (рис. 24-25, табл. 16).

Изучение взаимосвязей между характеристиками фотосинтетической мощности и формированием биологического и хозяйственного урожая показало, что «поверхностные» параметры (ПИ; ПФСП)

Таблица 14

Динамика массы отдельных органов побега козлятника восточного в течение сезона вегетации

Дата	Лист			Стебель	Генеративные органы	Надземная фитомасса
	листовая пластинка	черешок	прилистник			
<i>Второй год жизни, 2001 г.</i>						
22.05	<u>74,7</u> 59,3	<u>15,0</u> 11,9	<u>0,6</u> 0,5	<u>35,7</u> 28,3	-	<u>126,0</u> 100,0
6.06	<u>117,1</u> 63,5	<u>16,7</u> 9,0	<u>0,9</u> 0,5	<u>49,9</u> 27,0	-	<u>184,6</u> 100,0
20.06	<u>223,6</u> 62,6	<u>31,6</u> 8,9	<u>2,9</u> 0,8	<u>99,1</u> 27,7	-	<u>357,2</u> 100,0
12.07	<u>428,6</u> 58,1	<u>51,2</u> 6,9	<u>4,2</u> 0,6	<u>253,3</u> 34,4	-	<u>738,1</u> 100,0
2.08	<u>855,4</u> 52,2	<u>59,4</u> 3,6	<u>10,4</u> 0,6	<u>713,4</u> 43,6	-	<u>1638,6</u> 100,0
13.09	<u>1347,3</u> 62,3	<u>72,2</u> 3,3	<u>11,3</u> 0,5	<u>734,9</u> 33,9	-	<u>2165,7</u> 100,0
<i>Третий год жизни, 2002 г.</i>						
30.05	<u>488</u> 46,3	<u>117</u> 11,1	<u>23</u> 2,2	<u>42,5</u> 40,4	-	<u>1053</u> 100,0
13.06	<u>1571</u> 46,9	<u>286</u> 8,5	<u>37</u> 1,1	<u>1443</u> 43,0	<u>16</u> 0,5	<u>3353</u> 100,0
3.07	<u>3687</u> 45,7	<u>993</u> 12,3	<u>83</u> 1,0	<u>2633</u> 32,6	<u>683</u> 8,4	<u>8079</u> 100,0
10.07	<u>3764</u> 27,8	<u>718</u> 5,3	<u>92</u> 0,7	<u>4972</u> 36,6	<u>4030</u> 29,6	<u>13576</u> 100,0
1.08	<u>5360</u> 35,7	<u>1030</u> 6,9	<u>93</u> 0,6	<u>4580</u> 30,5	<u>3947</u> 26,3	<u>15010</u> 100,0
30.09	<u>3880</u> 37,0	<u>432</u> 4,1	<u>31</u> 0,3	<u>3952</u> 37,7	<u>2193</u> 20,9	<u>10488</u> 100,0

Примечание. В числителе - мг абс. сух. массы, в знаменателе - % от надземной фитомассы.

Поверхностный (ПФСП) и хлорофилльный (ХФСП) фотосинтетические потенциалы генеративных побегов злаков

Показатель	Орган				Весь побег
	листь		стебель	колоски	
	листо- вая пла- стинка	листовое влагали- ще			
<i>Овес посевной, 2000 г.</i>					
ПФСП, см ² ·сут.	7660,1	-	6060,3	7640,5	21360,8
Доля ПФСП в потен- циале целого расте- ния, %	35,8	-	28,4	35,8	100,0
ХФСП, мг·сут.	276,5	-	307,0	66,4	649,9
Доля ХФСП в потен- циале целого расте- ния, %	42,6	-	47,2	10,2	100,0
<i>Кострец безостый, 2001 г.</i>					
ПФСП, см ² ·сут.	5945,2	4333,6	7798,8	3336,8	21414,4
Доля ПФСП в потен- циале целого побега, %	27,8	20,2	36,4	15,6	100,0
ХФСП, мг·сут.	232,1	89,6	100,1	13,3	435,1
Доля ХФСП в потен- циале целого побега, %	53,3	20,6	23,0	3,1	100,0

Примечание. У овса показатели для стебля с влагалищами листьев.

более тесно коррелируют с продуктивностью растений по сравнению с «листовыми» (ЛИ; ЛФСП). Вместе с тем, такой подход к определению мощности развития фотосинтетического аппарата выявил определенные недостатки, связанные с разным соотношением фотосинтезирующих и нефотосинтезирующих тканей в органах растений при одинаковой поверхности, а также с разногласиями по поводу методов и полноты подсчета ассимиляционной поверхности. Так, показано, что при формировании хозяйственной продуктивности хлебных злаков вклад листовых пластинок наибольший в первой половине вегетации, а начиная с фазы колошения, усиливается роль стеблей и генеративных

Таблица 16

Поверхностный (ПФСП) и хлорофилльный (ХФСП) фотосинтетические потенциалы побега козлятника восточного за сезон вегетации

Орган, часть органа	ПФСП		ХФСП	
	<i>см²*сут.</i>	<i>доля в потенциале побега, %</i>	<i>мг*сут.</i>	<i>доля в потенциале побега, %</i>
<i>Второй год жизни, 2001 г.</i>				
Листовые пластинки	15928,6	82,4	357,6	90,8
Черешки	667,2	3,4	9,5	2,4
Прилистники	181,4	0,9	2,8	0,7
Стебли	2562,6	13,3	23,8	6,1
Все растение	19339,8	100,0	393,7	100,0
<i>Третий год жизни, 2002 г.</i>				
Листовые пластинки	86396,8	70,7	2721,8	82,5
Черешки	6678,0	5,5	124,4	3,8
Прилистники	2214,8	1,8	37,4	1,1
Стебли	16385,6	13,4	262,5	8,0
Оси генеративн. побегов	2173,9	1,8	41,8	1,3
Цветки	754,1	0,6	1,7	0,1
Плоды	7536,4	6,2	104,7	3,2
Весь побег	122139,6	100,0	3294,3	100,0

органов (Тарчевский и др., 1975, 1980, 1981; Чиков и др., 1977). Таким образом, в течение онтогенеза изменяется мощность фотосинтетического аппарата разных органов растения, определяемая, в частности, содержанием хлорофилла.

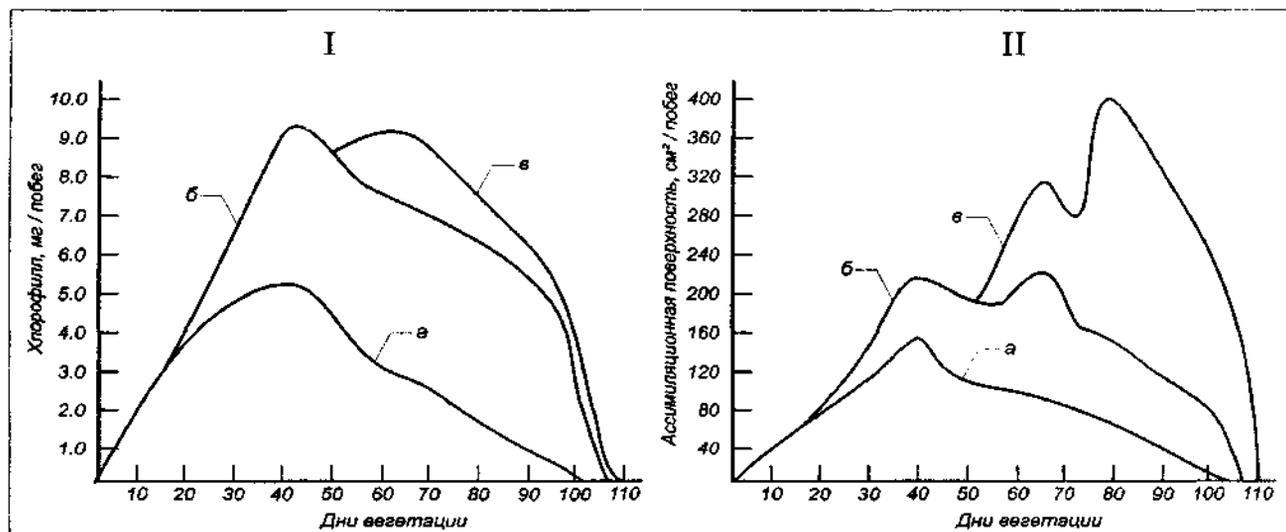


Рис. 22. Структура хлорофилльного (I) и поверхностного (II) фотосинтетических потенциалов овса посевного: а – листовые пластинки; б – стебель с влагалищами листьев; в – колоски метелки

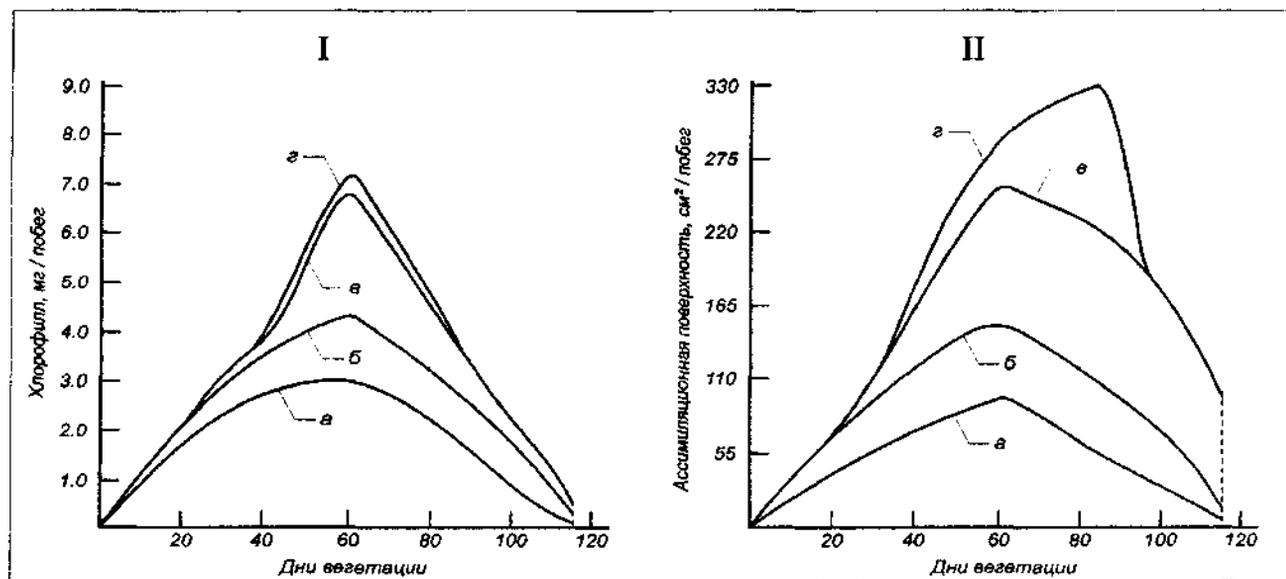


Рис. 23. Структура хлорофилльного (I) и поверхностного (II) фотосинтетических потенциалов генеративного побега костреца безостого: а – листовые пластинки; б – листовое влагалище; в – стебель; г – колосковые чешуи

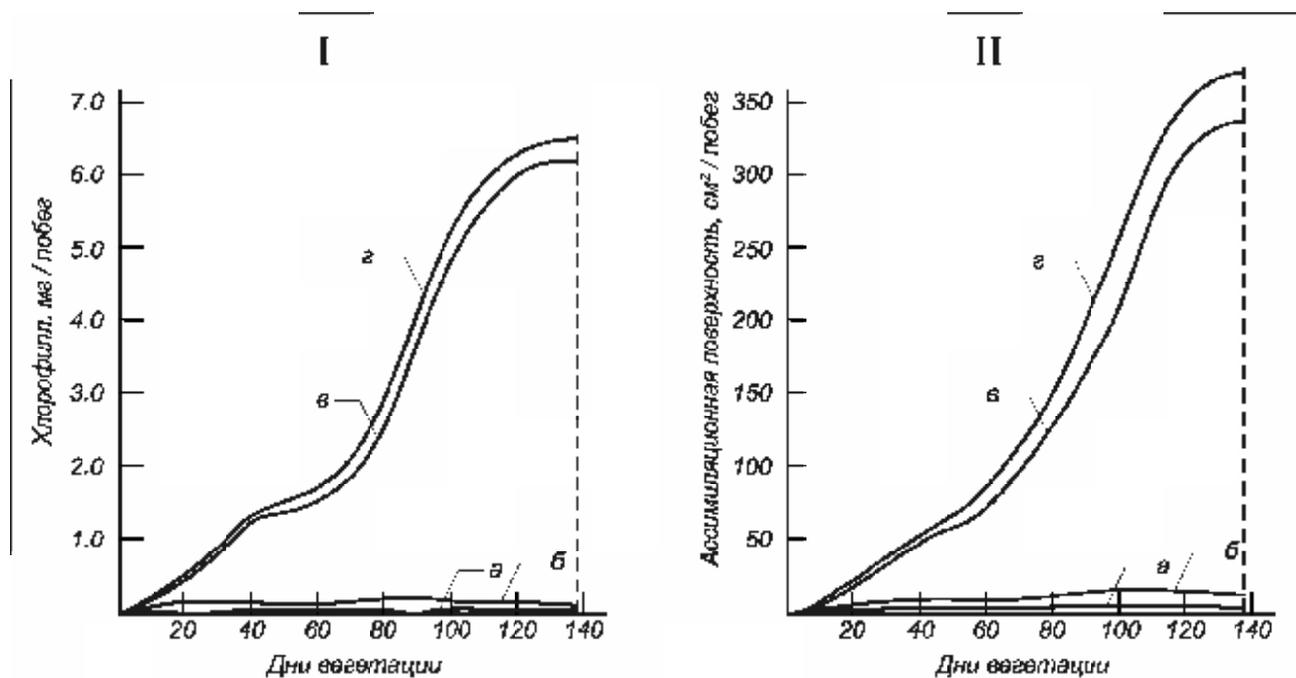


Рис. 24. Структура хлорофилльного (I) и поверхностного (II) фотосинтетических потенциалов козлятника восточного второго года жизни: а – прилистники; б – черешки; в – листовые пластинки; г – стебли

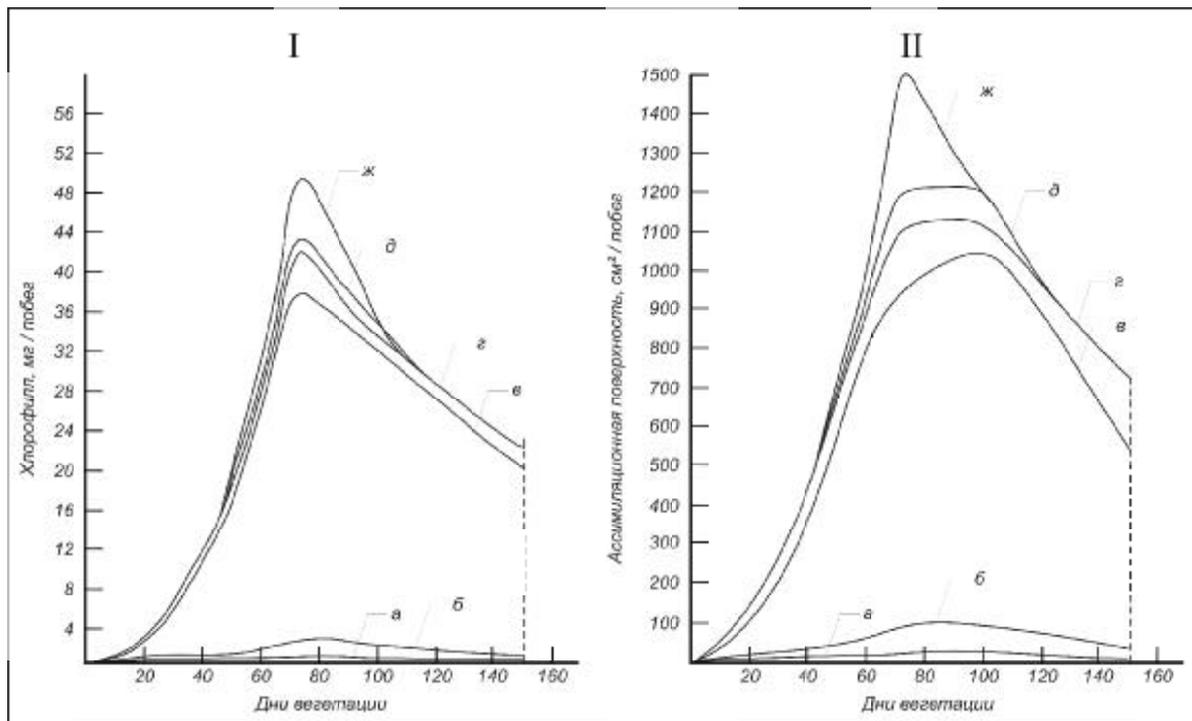


Рис. 25. Структура хлорофильного (I) и поверхностного (II) фотосинтетических потенциалов козлятника восточного третьего года жизни: д – оси цветоносных побегов; ж – генеративные органы (остальные обозначения см. рис. 24)

2.3.2. Оценка продуктивности по показателям, отражающим содержание хлорофилла в растениях

Несмотря на многочисленные попытки, не установлено тесной связи между интенсивностью фотосинтеза листа и содержанием в нем хлорофилла как у сортов культурных видов, так и у культур разной ploидности. Результаты исследований свидетельствуют также, что такие показатели, как интенсивность фотосинтеза и содержание хлорофилла в расчете на единицу площади или массы листьев не приемлемы для оценки потенциальной продуктивности растений.

В последнее время делаются успешные попытки оценить потенциальную величину биологического и хозяйственного урожая по содержанию хлорофилла во всех органах растения (Тарчевский и др., 1975, 1980; Тарчевский, 1977; Андрианова, 1978, 1988, 1998).

На примере ряда видов и сортов сельскохозяйственных растений изучены такие признаки, как хлорофилльные индексы (ХИ),

$$\frac{g \text{ хлорофилла}}{m^2 \text{ посева}} \text{ или } \frac{g \text{ хлорофилла}}{\text{одно растение}}$$

характеризующие мощность фотосинтетического аппарата в определенный момент развития, и хлорофилльные фотосинтетические потенциалы (ХФСП, сумма ежедневных величин хлорофилльных индексов, т · сут./га), определяющие мощность фотосинтетического аппарата за весь период онтогенетического развития. Для оценки и прогнозирования потенциальной продуктивности эти показатели оказались более перспективными по сравнению с таковыми, учитывающими площадь листьев или всей фотосинтезирующей поверхности.

Сравнение фондов зеленых пигментов у рассматриваемых выше овса посевного, костреца безостого и козлятника восточного показало, что более богаты ими зеленые пластинки, особенно в первую половину вегетации. При этом у овса основная часть хлорофилла в побеге в первую треть вегетации сосредоточена в листовых пластинках (36-74%), в последующем в фотосинтезе возрастает роль стебля. В период колошения-начала цветения суммарное количество хлорофилла достаточно высоко, при этом в листовых пластинках их 32,7%, стебле с листовыми влагалищами - 53,3%, колосках метелки - 14%.

Таблица 17

Коэффициенты корреляции между сухой массой генеративного побега и показателями фотосинтетической мощности у однолетних и многолетних сельскохозяйственных растений в течение сезона вегетации

Вариант	Фотосинтетические					
	индексы			потенциалы		
	листо- вой	поверх- ностный	хлоро- фильный	листо- вой	поверх- ностный	хлоро- фильный
Козлятник восточный	0,95*	0,95*	0,95*	0,77*	0,78*	0,77*
Кострец безостый	0,37	0,79*	0,61	0,70*	0,75*	0,82*
Овес посевной	-0,96*	-0,20	-0,56	0,92*	0,98*	0,98*

Примечание. *Достоверно при $P > 0,95$.

Таблица 18

Коэффициенты корреляции между формированием продуктивности и показателями фотосинтетической деятельности растений в агроценозе овса в течение вегетации

Урожайность (сух. масса/га)	ЧПФ	Фотосинтетические					
		индексы			потенциалы		
		листо- вой	поверх- ностный	хлоро- фильный	листо- вой	поверх- ностный	хлоро- фильный
Масса генеративных органов	0,69*	-0,91*	-0,48	-0,86*	0,84*	0,97*	0,92*
Надземная фитомасса	0,70*	-0,94*	-0,40	-0,81*	0,92*	0,99*	0,97*

Примечание. *Достоверно при $P > 0,95$.

У костреца безостого в листовых влагалищах концентрация хлорофилла в среднем в 1,5-3,3 раза меньше, чем в листовых пластинках, а наиболее низкие значения были характерны для генеративных орга-

нов и стебля. У козлятника восточного в прилистниках концентрация хлорофилла была в 1,2-2,0 раза меньше, чем в листовых пластинках, а минимальное содержание пигментов отмечено в стеблях. Основная часть зеленых пигментов особи сосредоточена в листовых пластинках – 65-94%, в стебле их 4-9%, в черешках – 1-7%, в прилистниках – 0,4-3,0%, а репродуктивных органах – 3-15%.

При определении хлорофилльных потенциалов роль листовых пластинок выше по сравнению с поверхностными, а доля вклада стебля и генеративных органов в надземную продукцию ниже, чем при расчетах фотосинтетической поверхности (см. рис. 22-25, табл. 15-16). Сопоставление формирования надземной фитомассы и показателей фотосинтетической мощности показало, что у всех культур в течение сезона вегетации наблюдаются достоверные корреляции массы с фотосинтетическими потенциалами (табл. 17).

У злаковых культур накопление фитомассы в течение сезона вегетации наиболее тесно коррелирует с фотосинтетическими потенциалами, особенно с поверхностным и хлорофилльным, которые вероятно в большей степени отражают суммарные процессы формирования продукции. При этом более тесные взаимосвязи наблюдаются у овса в отличие от многолетнего костреца безостого, у которого после плодоношения вегетация продолжается.

Изменение массы надземных побегов козлятника взаимосвязано как с фотосинтетическими индексами, так и фотосинтетическими потенциалами, но более тесная взаимосвязанность в течение всего сезона вегетации имеется с первыми показателями. Вероятно, это обусловлено тем, что снижение массы побегов многолетних особей в конце вегетации сопровождается небольшим возрастанием потенциалов, индексы же в это время более четко регистрируют уровень продуктивности.

На примере агроценоза овса также показано, что формирование массы хозяйственного и биологического урожая в средние и влажные по погодным условиям годы наиболее тесно взаимосвязано с изменением хлорофилльного и поверхностного фотосинтетического потенциалов ($r=0,92-0,99$) (табл. 18).

В процессе развития агроценоза овса чистая продуктивность фотосинтеза (ЧПФ) возрастает, особенно в конце вегетации, когда прирост фитомассы рассчитывается на значительно сократившуюся листовую поверхность. В целом между этим показателем и

урожаем оwsа наблюдается достоверная взаимосвязь, но менее тесная, чем корреляция с фотосинтетическими потенциалами.

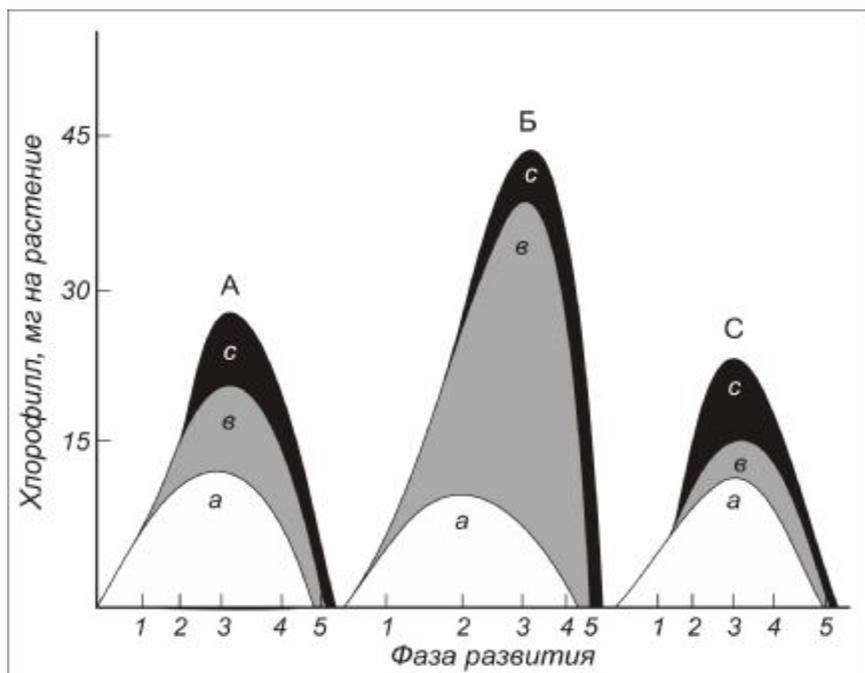


Рис. 26. Структура хлорофилльного фотосинтетического потенциала (Андреанова Ю.Е., Тарчевский И.А., 2000):

Виды: А – пшеница; Б – рожь; В – просо; фазы развития: 1 – кушение; 2 – выход в трубку; 3 – колошение; 4 – молочная спелость; 5 – восковая спелость; органы: а – листья; в – стебель; с – колос

Структура ХФСП целого растения позволяет достаточно точно оценить вклад отдельных органов в формирование урожая. На рисунке 26 представлено графическое изображение структур фотосинтетических потенциалов пшеницы, ржи и проса. Вклад различных органов в ХФСП у пшеницы распределяется следующим образом: листья – 50%, стебель – 30%, колос – 20%. У ржи по сравнению с пшеницей доминирует вклад стебля (70%), у проса по сравнению с перечисленными культурами значительно больший вклад составляет генеративный орган – метелка (30-40%).

Определение степени взаимосвязи ХФСП отдельных органов с хозяйственным урожаем показало, что наивысшие коэффициенты корреляции, как правило, характерны для репродуктивных органов, несмотря на их меньший вклад в общую фотосинтетическую активность растения. Эту закономерность следует учитывать при выведении новых сортов сельскохозяйственных культур (Андрианова, Тарчевский, 2000).

Прирост сухой массы за определенный период вегетации определяется балансом интенсивности фотосинтеза целого растения, фотодыхания (выделение CO_2 на свету) и дыхания ночью. В этом случае по аналогии чистая продуктивность фотосинтеза (ЧПФ) рассчитывается на единицу содержания хлорофилла в целом растении по формуле:

$$\times \dot{I} \bar{O} (\dot{I}_2 - \dot{I}_1) / A (\bar{O}_1 + \bar{O}_2) = \frac{2(\dot{I}_2 - \dot{I}_1)}{A(\bar{O}_1 + \bar{O}_2)},$$

$(\dot{I}_2 - \dot{I}_1)$ – прирост сухой массы растения за A суток (обычно 10 дней);

$\frac{(\bar{O}_1 + \bar{O}_2)}{2}$ – усредненное содержание хлорофилла в целом растении за время опыта.

«Хлорофилльные» показатели более тесно коррелируют с продуктивностью по сравнению с «поверхностными», а ХИ и ХФСП являются характеристиками, хорошо отражающими потенциальные возможности фотосинтетического аппарата. В то же время при подборе показателей, в наибольшей степени характеризующих потенциальные возможности как хозяйственной, так и биологической урожайности у однолетних и многолетних культур разных семейств, необходимо учитывать особенности их развития. Условия произрастания также влияют на величину коэффициента корреляции между ХФСП и урожаем (Андрианова, Тарчевский, 2000; Дуденко и др., 2002 и др.).

Средние за сезон хлорофилльные индексы были рассчитаны и для некоторых природных фитоценозов. Обнаружены высокие линейные корреляции между ХИ и годичной продукцией сообществ, а также между ХИ и годичным связыванием атмосферного углерода (Цельникер, Малкина, 1994; Шмакова, Кудрявцева, 2002), что в целом свидетельствует о возможности применения этого метода при мониторинге за состоянием растительного покрова.

Контрольные вопросы

1. Какие показатели характеризуют видовую структуру агрофитоценозов?
2. Как взаимодействуют следующие характеристики агрофитоценоза:
 - густота стояния культуры и норма высева;
 - густота стояния и площадь питания культуры;
 - флористический состав и характер размещения растений;
 - густота стояния культуры и ярусность травостоя;
 - жизненность культурных растений и аспект;
 - способ посева и площадь питания растений.
3. В чем особенности появления сезонной и многолетней изменчивости агрофитоценозов?
4. Как распределяются культурные растения по экологическим группам?
5. Какие показатели положены в основу биологической классификации сорных растений?
6. В чем отличие понятий «чистая первичная продукция (продуктивность)» и «запас фитомассы»?
7. Из каких частей состоит надземная и подземная фитомасса фитоценозов?
8. В чем сходство и различие продукционных процессов в аграрных и естественных фитоценозах?
9. Какие показатели фотосинтетической деятельности посевов Вы знаете?
10. Какие показатели мощности фотосинтетического аппарата растений наиболее тесно коррелируют с урожайностью?
11. Каковы параметры оптимального посева?

ГЛАВА 3. АГРОБИОЦЕНОЗЫ

В состав агробиоценоза входят автотрофные и гетеротрофные организмы. Границы агробиоценоза определяются границами ведущего структурного компонента – агрофитоценоза, от которого во многом зависит видовой состав зооценоза, микоценоза и микробиоценоза.

Одной из наиболее существенных характеристик агробиоценоза является его видовой состав. Согласно М.В. Маркову (1972, 1983), агробиоценоз зерновых культур слагают следующие компоненты:

- 1) высеянные (или высаженные) человеком культурные растения;
- 2) сорные растения;
- 3) микроорганизмы ризосфер высших растений (культурных и сорных);
- 4) клубеньковые бактерии на корнях бобовых растений;
- 5) микоризообразующие грибы на корнях культурных и сорных растений;
- 6) грибы, бактерии и вирусы, паразитирующие на культурных и сорных видах; с этими организмами могут быть связаны паразиты второго порядка;
- 7) микроорганизмы (бактерии, грибы, актиномицеты, водоросли), свободно живущие в почве;
- 8) бактериофаги – паразиты микроорганизмов;
- 9) беспозвоночные животные, живущие в почве и на растениях;
- 10) позвоночные животные (грызуны, птицы и др.), живущие в почве и посевах.

Следует также учитывать, что в почве имеются семена высших растений и споры микроорганизмов.

Микроорганизмы и почвенные беспозвоночные участвуют в биохимическом круговороте веществ в почве, в том числе, в процессах почвообразования, а также в обмене веществ с окружающей средой. Клубеньковые бактерии связывают свободный азот воздуха и принимают участие в азотном обмене бобовых растений. Важнейшей функцией многих видов насекомых является опыление цветковых растений. Например, пчелы и шмели служат опылителями гречихи, подсолнечника, многих кормовых культур. Без насекомых человечество было бы лишено значительной части урожая полей и садов.

В то же время агробиоценоз в отличие от природного биоценоза не является саморегулирующей системой. Из-за наличия в нем перио-

дически не занятых экологических ниш агробиоценоз отличается нестабильностью. Эти ниши постоянно заполняются сорными растениями, патогенными микроорганизмами и вредными фитофагами.

В настоящее время возделываемым растениям причиняют вред примерно 10 тыс. видов насекомых и 8,5 тыс. возбудителей болезней (Жученко, 1990). В Западной Сибири в посевах сельскохозяйственных культур обитают 10 видов грызунов и 70 видов насекомых, 170 видов являются возбудителями болезней (Ионин и др., 1996).

Исключительная благоприятность для вредителей всего комплекса условий, созданных человеком на полях, приводит к тому, что посеы культурных растений часто являются единственным источником питания для травоядных животных и насекомых–фитофагов. Их массовое размножение обычно наносит большой ущерб сельскохозяйственным культурам. Естественное регулирование их численности до экономически безвредного порога путем использования естественных врагов–хищников сложно и не всегда дает хорошие результаты. Поэтому в сельскохозяйственной практике осуществляется регулирование численности фитофагов за счет использования искусственных средств защиты.

Выращивание генетически однородных культурных растений на больших площадях способствует размножению патогенных организмов (болезнетворных бактерий, вирусов и др.), которые могут вызывать массовые болезни культурных растений (эпифитотии). В настоящее время большую опасность для возделываемых культур представляют фитопатогенные грибы, при этом на первое место в мире по вредоносности выходят корневые и прикорневые инфекции.

В современном мировом земледелии потенциальные потери урожая от вредных организмов для отдельных культур колеблются от 23,9 до 46,4% (табл. 19). По важности и экономической значимости в земледелии России наиболее опасна группа возбудителей болезней, на долю которой приходится 45,1% потенциальных потерь, менее опасны сорные виды и группа вредителей растений, соответственно, 31,4 и 23,5% к общим потенциальным потерям от вредных организмов (Соколов и др., 1994).

Аграрный биоценоз – малокомпонентное сообщество. Небольшое число видов культивируемых растений снижает и видовое разнообразие животного населения. В результате в агробиоценозах по сравне-

**Потери урожая сельскохозяйственных культур в мировом земледелии
(Соколов М.С. и др., 1994)**

Культура	Потери урожая, %			
	от вредителей	от болезней	от сорняков	всего
Пшеница	5.0	9.1	9.8	23.9
Кукуруза	12.4	9.4	13.0	34.8
Просо, сорго	9.6	10.6	17.8	38.0
Рис	26.7	8.9	10.8	46.4
Хлопчатник	11.0	9.1	4.5	24.6
Соя	4.5	11.1	13.5	29.1
Картофель	6.5	21.8	4.0	32.3
Томаты	7.5	11.6	5.4	24.5

нию с природными сообществами резко снижено видовое богатство. Тем не менее биота агробиоценоза представлена большим числом видовых популяций, в каждой из которых можно выделить ряд популяционных групп, отличающихся по возрасту, жизненному состоянию, фазе вегетации и многим другим показателям. Межпопуляционные отношения и взаимодействия могут применять разнообразные формы и меняться в процессе роста и развития культурных растений и их спутников.

Структура агробиоценоза также представлена производителями органического вещества (продуцентами) и его потребителями (консументами и редуцентами). При этом пищевые цепи вовлечены в сферу человеческой деятельности. Человек постоянно стремится к увеличению чистой продукции растительности, лишь небольшая часть которой используется непосредственно в пищу, значительно большая часть растительной массы тратится на выкармливание сельскохозяйственных животных и птицы, а также идет в промышленность и теряется в отбросах.

Агробиоценоз как система характеризуется определенными отношениями между организмами и организмов со средой обитания, ин-

тенсивность и направленность которых изменяются во времени и пространстве. При этом имеет значение возраст агробиоценоза, погодные и другие условия окружающей среды, а также характер влияния человека.

Система воздействия человека на агробиоценоз включает подготовку поля к посеву, высеv культурного растения, уход за посевом, борьбу с сорняками, вредными насекомыми и болезнетворными микроорганизмами, уборку урожая. Вместе с уборкой урожая основной культурой завершают свое развитие многие другие живые компоненты агробиоценоза. Последующие мероприятия, связанные с обработкой почвы, проводятся с целью коренного изменения экотопа полевого участка и создания на нем нового агробиоценоза.

Рассматривая *агробиоценоз зерновых злаков* как биосистему, М.В. Марков (1983) выделил и охарактеризовал следующие *основные этапы в его развитии*.

I этап. Капитальный ремонт экотопа полевого участка, необходимый для разрушения предыдущего агробиоценоза, посев семян и появление всходов.

II этап. Кушение злаков.

III этап. Трубкавание злаков и формирование соцветий (колосьев).

IV этап. Завершение формирования агробиоценоза. Цветение и плодоношение культурных растений. Уборка урожая.

V этап. Заключительный этап в жизни агробиоценоза, занимающего полевой участок после уборки урожая. Разрушение биосистемы агробиоценоза.

Первый этап формирования агробиоценоза зерновых злаков состоит из подготовки почвы и посева семян. Обработка почвы и внесение удобрений разрушают агробиоценоз предшествующей культуры, создают условия для жизни нового культурного растения, высеv которого определяет появление нового агрофитоценоза. Постепенно на поле возникает новый агробиоценоз с относительно простой структурой и небольшим набором элементов, связанных между собой преимущественно слабыми трофическими связями и слабо намеченными конкурентными и аллелопатическими влияниями. В это время на корнях культурных и сорных растений возникают первые признаки ризосфер с характерными для них наборами консортов.

Пути оптимизации агробиоценоза на этом этапе связаны с использованием высококачественных семян районированных сортов, совершенствованием срока посева, нормы высева и глубины заделки семян в зависимости от почвенно-климатических и погодных условий.

Второй этап развития агробиоценоза соответствует стадии кущения зерновых культур, в процессе которого резко возрастает плотность стеблестоя. В травостое можно выделить два яруса – верхний, образованный культурным растением, и нижний, в состав которого входят преимущественно всходы и розетки малолетних сорняков. В это время происходит оформление взаимоотношений почти всех слагающих биоценоз элементов.

У яровых хлебов кущение наблюдается весной – в начале лета, у озимых злаков зимним перерывом оно делится на осеннее и весеннее, при этом может происходить частичное отмирание побегов во время перезимовки.

На данном этапе большое внимание необходимо уделять созданию условий для кущения и сохранения для каждой особи максимального возможного числа побегов. А в полевой обстановке интенсивность кущения зависит от многих факторов: температуры, влажности почвы и воздуха, уровня минерального питания и освещенности растений и др.

В конце второго этапа практически определяется окончательная плотность побегов культуры, и начинается **третий этап**, в котором осуществляется переход от виргинильной стадии развития зерновых злаков к генеративной – трубкование и формирование соцветий. Высокая облиственность и сильное развитие стебля обуславливают интенсивную физиологическую деятельность культурных растений, в связи с чем их средообразующая роль достигает наибольшей величины.

Усложняется вертикальная структура агробиоценоза, возрастает количество элементов сообщества за счет сорных растений и беспозвоночных животных, представленных видовыми популяциями довольно сложного состава, а также за счет низших организмов – бактерий, грибов и водорослей. Почти в полном составе проявляются патогенные организмы, поражающие высшие растения.

Четвертый этап в жизни агробиоценоза начинается при переходе зерновых хлебов к плодоношению. При этом происходит постепенное отмирание частей вегетативных органов растения, они теряют зеленую окраску и обезвоживаются. В результате сочные зеленые

стебли злаков становятся сухими соломинками. Средообразующая роль культурных растений в посеве резко снижается, благодаря чему ускоряют свое развитие однолетние пожнивные сорняки. А при созревании озимых хлебов нередко успевают зацвести и даже приступить к плодоношению сорняки-многолетники.

В состав агробиоценоза при полном созревании зерновых злаков входят:

- 1) закончившие свое развитие культурные растения, у которых живыми остаются только зрелые плоды;
- 2) семена малолетних сорных растений, закончивших свое развитие;
- 3) находящиеся в почве плоды многолетних сорняков и их подземные части с почками возобновления;
- 4) клетки бактерий, грибов и водорослей, приспособленные к перезимовке, находящиеся в почве или на ее поверхности, среди них возможны и патогенные организмы;
- 5) зимостойкие животные организмы.

После уборки урожая наступает **пятый, заключительный этап**, связанный с разрушением агробиоценоза. В это время могут обсеменяться однолетние пожнивные сорняки. Вместе с уборкой урожая зерновых культур заканчивают свое развитие и связанные с ними патогенные организмы (головня, спорынья, ржавчина и др.).

Основная обработка почвы, внесение удобрений улучшают экотоп полевого участка, и на базе разрушенного агробиоценоза закладываются основы нового (последующего) агробиоценоза.

Между этапами развития агробиоценоза имеются тесные взаимосвязи. Так, оптимизация биосистемы на первом этапе при заложении основ сообщества отразится на показателях последующих этапов и, в конечном счете, на урожайности культуры.

Контрольные вопросы

1. Какие компоненты слагают агробиоценоз зерновых культур?
2. Как различаются по видовому разнообразию аграрные и естественные биоценозы?
3. Каковы пути оптимизации агробиоценоза зерновых культур на каждом этапе развития?
4. Существует ли взаимосвязь между этапами при развитии агробиоценоза?

ГЛАВА 4. АГРОЭКОСИСТЕМЫ

4.1. СТРУКТУРА И ТИПЫ АГРОЭКОСИСТЕМ

Экосистемы, измененные человеком в процессе сельскохозяйственного производства, называются *аграрными экологическими системами*. Они являются функциональными единицами, в которых происходит взаимодействие человека и природы, их основу составляют искусственно созданные, как правило, обедненные видами живых организмов биотические сообщества.

Основой для создания агроэкосистемы является почва (почвенно-биотический комплекс, или ПБК), своеобразное средоточение процессов видоизменения веществ и трансформации потоков энергии. Почва – главное средство сельскохозяйственного производства, представляет жизненное пространство, обеспечивающее обитание живых организмов. Возделываемая (пахотная) почва для человека также в определенной степени является и продуктом труда.

Определение почвы как почвенно-биотического комплекса связано с ее многоплановой экологической функциональностью. *Почвенно-биотический комплекс* (ПБК) есть совокупность почвы как среды обитания для растений и животных и живого вещества всех составных частей агроэкосистемы.

В настоящее время выделено достаточно много почвенных функций, они объединены в отдельные группы по контролируемым свойствам и параметрам. Так, Г.В. Добровольский и Е.Д. Никитин (1990) выделили две большие группы экологических функций почв: глобальные и биогеоценотические (табл. 20, 21).

Большое значение для стабильности и устойчивости функционирования агроэкосистем имеет обобщающая функция почвы – *почвенное плодородие*. Это интегральная экологическая функция почв, обеспечивающая формирование биомассы растений, имеющая относительный характер, отличающаяся сильной пространственной изменчивостью и обусловленная взаимодействием различных свойств и функций (Добровольский, Никитин, 1990). Сложность понятия «почвенное плодородие» подчеркивает существование целого ряда его определений, некоторые из них представлены в таблице 22.

Глобальные функции почв
(Добровольский Г.В., Никитин Е.Д., 1990)

<i>Литосферные</i>	<i>Гидросферные</i>	<i>Атмосферные</i>	<i>Общебиосферные</i>
1. Биохимическое преобразование верхних слоев литосферы	1. Трансформация поверхностных вод в грунтовые	1. Поглощение и отражение солнечной радиации	1. Среда обитания, аккумулятор и источник вещества и энергии для организмов суши
2. Источник вещества для образования минералов, пород, полезных ископаемых	2. Участие в формировании речного стока	2. Регулирование влагооборота атмосферы	2. Связующее звено биологического и геологического круговоротов, планетарная мембрана
3. Передача аккумулятивной солнечной энергии в глубокие части литосферы	3. Фактор биопродуктивности водоемов за счет приносимых почвенных соединений	3. Источник твердого вещества и микроорганизмов, поступающих в атмосферу	3. Защитный барьер и условие нормального функционирования биосферы
4. Защита литосферы от чрезмерной эрозии и условие ее нормального развития	4. Сорбционный, защищающий от загрязнения барьер акваторий	4. Поглощение и удержание некоторых газов от ухода в космическое пространство	4. Фактор биологической эволюции
		5. Регулирование газового режима атмосферы	

В агроэкосистемах под воздействием агротехнических мероприятий (обработка почвы, систематическое внесение минеральных и органических удобрений, а также средств защиты растений, орошение, ежегодное отчуждение части растительной массы в виде урожая и пр.) природные почвы преобразуются. Сохраняя в основном зональные генетические особенности, пахотные почвы значительно изменяют многие свои свойства и признаки, что отражается, в частности, на строении почвенного профиля, содержании и качестве орга-

Биогеоценоотические функции почв

<i>Категории и типы биогеоценоотических функций почвы</i>			
<i>Физические</i>	<i>Химические и физико-химические</i>	<i>Информационные</i>	<i>Целостные биогеоценоотические</i>
Жизненное пространство	Источник элементов питания	«Память» биогеоценоза	Санитарная функция
Жилище и убежище	Стимулятор и ингибитор биохимических и других процессов	Сигнал для ряда сезонных и других биологических процессов	Аккумуляция и трансформация вещества и энергии
Механическая опора	Депо влаги, элементов питания и энергии	Регуляция численности, состава и структуры БГЦ	Буферный и защитный биогеоценоотический экран
Депо семян и других зачатков	Сорбция веществ и микроорганизмов	Пусковой механизм некоторых сукцессий	Условия существования и эволюции организмов
Почвенное плодородие			

Определения понятия плодородия почвы
(Милащенко Н.З. и др., 2000а)

<i>Содержание определения</i>	<i>Автор, год</i>
Способность почв обеспечивать растения на всех этапах их роста и развития необходимыми элементами минерального питания, влагой и воздухом	Глазовская, 1981
Способность ежегодно (циклически) обеспечивать урожай (годовую продукцию) растений, обусловленная специфическим комплексом свойств почвы как природного тела и особенностями ее годовых (сезонных) режимов	Розанов, 1987
Количество энергии, которое при данном почвообразовательном процессе (закрывающемся в биогеохимическом обмене веществом, энергией и информацией) может быть использовано человеком без снижения устойчивости агроэкосистем	Белолипский и др., 1995
Оптимальное сочетание таких свойств почвы, как ее питательный, водно-воздушный и температурный режимы, а также супрессивность (в отношении фитопатогенных микроорганизмов), обеспечивающих создание благоприятной среды для нормального роста и оптимального размещения растений	Соколов и др., 1998

нического вещества, питательном режиме и т.д. При вовлечении почвы в сельскохозяйственное производство наблюдается резкое увеличение интенсивности процессов биогеохимического цикла, в частности, усиливаются процессы минерализации органического вещества. Ввиду этого, требуется постоянное поступление в почву энергетического материала – свежего органического вещества и богатых в химическом отношении минералов (Муха и др., 2001). Отсутствие или недостаток такого материала компенсируется мобилизацией имеющихся резервов, что может привести к снижению плодородия и истощению почв. Постоянное поступление необходимого количества энергетического материала улучшает питательный режим, обуславливая сохранение и стабильное повышение плодородия почвы.

Сбалансированность процессов минерализации и гумификации определяет экологическое равновесие в почве и лежит в основе устойчивости агроэкосистем. Определение количественных параметров, соответствующих состоянию экологического равновесия в почве, и разработка методов целенаправленного воспроизводства почвенного плодородия представляет важную научно-практическую задачу, требующую комплексных решений (Милащенко и др., 2000а).

По классификации Ю. Одума (1986), согласно энергетическим особенностям существующих систем, агроэкосистемы относятся к антропогенным экосистемам (движимые Солнцем и субсидируемые человеком). В агроэкосистеме сочетаются природные процессы, связанные с развитием культурных растений в период вегетации, и энергетические затраты человека, необходимые для проведения полевых, уборочных и других работ.

Антропогенные сельскохозяйственные образования широко распространены и весьма разнообразны.

Агроэкосистемы полевого типа формируются на территориях с ежегодными мероприятиями по обработке почвы и посеву культурных растений, требующими регулярного внесения минеральных удобрений и средств защиты. Основу **садовых агроэкосистем** – садов, виноградников, ягодников, плантаций чая и кофейного дерева – представляют многолетние фитоценозы. Наибольшую территорию в качестве базы для получения вторичной биологической продукции занимают **сенокосные и пастбищные угодья**, в которых процесс формирования продуктивности

ти осуществляется естественным путем. К категории агроэкосистем также относят **сообщества растений и животных, искусственно создаваемые человеком в морской и пресноводной среде.**

В настоящее время из-за отсутствия общепринятой классификации аграрных экосистем в качестве основы используют типизацию структур земледелия. При этом выделяют 5 типов землепользования, по каждому из которых классифицированы агроэкосистемы (Черников и др., 2000).

1. Земледельческое, или полевое, землепользование – богарные и орошаемые агроэкосистемы (ротации зерновых, технических, кормовых, бахчевых, овощных и лекарственных культур).

2. Плантационно-садовое землепользование – плантационные (сахарный тростник, кофейное дерево, чайный куст) и садовые агроэкосистемы (плодовые сады, ягодники, виноградники).

3. Пастбищное землепользование – пастбищные агроэкосистемы (естественные, улучшенные и сеяные сенокосы и пастбища).

4. Смешанное землепользование – смешанные агроэкосистемы (равнозначное соотношение и сочетание нескольких видов землепользования).

5. Землепользование для производства вторичной биологической продукции – агропромышленные агроэкосистемы (территории интенсивного производства мяса, молока, яиц и другой животноводческой продукции).

Исходя из энергетических особенностей различных природных зон выделяют **5 основных (глобальных) типов агроэкосистем: тропический, субтропический, умеренный, полярный и арктический.**

В **агроэкосистемах тропического типа** при высокой обеспеченности теплом преобладают многолетние культуры: бананы, ананасы, какао, кофе, многолетний хлопчатник и др. Однолетние культуры дают несколько урожаев в год. В связи с круглогодичным проведением полевых работ вложения антропогенной энергии непрерывны.

Для **агроэкосистем субтропического типа** в основном характерно наличие двух вегетационных периодов – летнего и зимнего. Многолетние растения имеют хорошо выраженный период покоя (грецкий орех, чай, виноград и др.), однолетние культуры летнего периода представлены рисом, кукурузой, соей и др.

Агроэкосистемы умеренного типа характеризуются летним периодом вегетации и продолжительным периодом зимнего покоя. Ос-

новное вложение антропогенной энергии приходится на весну, лето и первую половину осени. На территории России эти агроэкосистемы преобладают.

Земледелие в *агроэкосистемах полярного типа* носит очаговый характер и ограничено по видовому разнообразию возделываемых культур (ячмень, ранний картофель, некоторые корнеплоды, листовые овощи).

Агроэкосистемы арктического типа возможны лишь при использовании закрытого грунта из-за очень низких температур теплого периода.

Агроэкосистемы представляют естественно-материальный источник производства, в то же время это объект и результат целенаправленной деятельности человека. Управление ими осуществляется извне и подчинено внешним целям. Стабильность агроэкосистем поддерживается за счет дополнительной энергии.

Б.М. Миркин и Р.М. Хазиахметов (1995) предложили схему функционирования агроэкосистемы (рис. 27). Среди элементов структуры агроэкосистемы ими выделены 4 подсистемы: экосистема пахотной почвы (почва и ее население), наземный биоценоз культурных растений (с сорными видами, насекомыми, микроорганизмами), экосистема многолетних сенокосов и пастбищ (лугов, степей, сеяных многолетних трав) и сельскохозяйственные животные.

Подсистемы взаимно связаны. Так, по цепочке *луг-скот-пашня* передаётся энергия, фиксированная луговыми травами и частично возвращаемая в почву с навозом. Влияние человека вынесено за рамки агроэкосистемы. На вход агроэкосистемы он подает энергию, материализованную в форме горючего, техники, удобрений, средств защиты растений и посевного материала. Для сельскохозяйственных животных извне могут завозиться комбикорма, премиксы, отходы пищевой промышленности и др. С выхода агроэкосистемы человек получает долю биологической продукции в виде урожая.

Современное сельское хозяйство позволяет удерживать аграрные экосистемы на ранних стадиях сукцессии, добываясь максимальной первичной продукции одной и нескольких возделываемых культур (Коробкин, Передельский, 2000). Получение высоких урожаев связано с большими затратами на обработку почвы, внесение минеральных удобрений, борьбу с сорняками и т.д. Агроэкосистемы зерновых

культур существуют один год, многолетних трав – 3-5 лет, плодовых культур – 20-30 лет, затем они распадаются и отмирают.

По количеству поступающей и используемой энергии в мировом сельском хозяйстве различают *доиндустриальные* и *интенсивно механизированные агроэкосистемы* (Одум, 1987; Соколов и др., 1994). Агроэкосистемы доиндустриального типа, как правило, гармонизируют с природными экосистемами и характеризуются наличием дополнительной энергии преимущественно в виде мышечных усилий человека и животных. Они занимают значительные площади пахотных земель в странах Азии, Африки и Южной Америки. Агроэкосистемы интенсивного типа более продуктивны и связаны с потреблением больших количеств нефтепродуктов и агрохимикатов. Ежегодные энергетические вложения в агроэкосистемы первого типа составляют в среднем $2 \text{ ккал/см}^2 \cdot \text{год}$, в агроэкосистемы второго типа – $20 \text{ ккал/см}^2 \cdot \text{год}$.

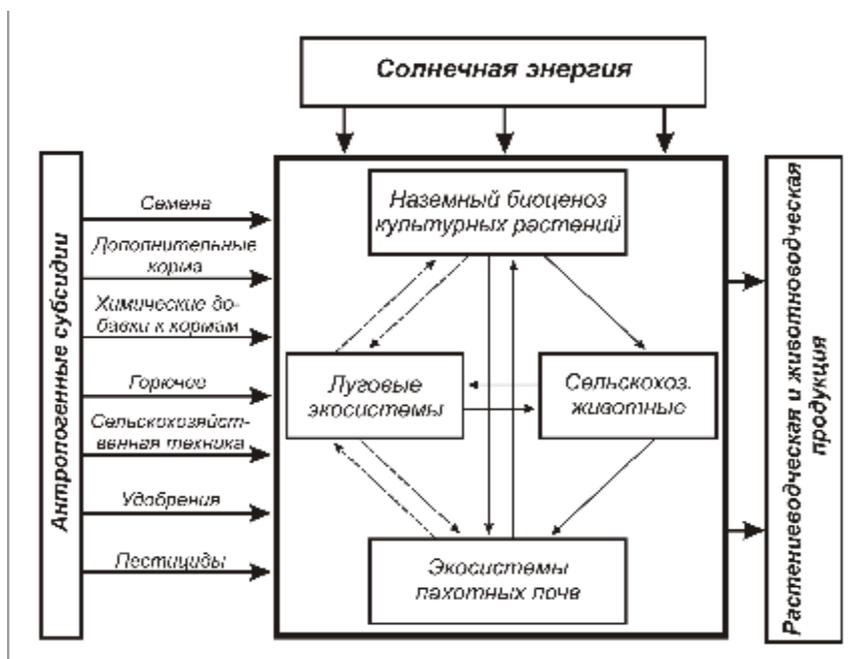


Рис. 27. Схема функционирования агроэкосистемы (Миркин Б.М., Хазиахметов Р.М., 1995)

Исторически в доиндустриальном сельском хозяйстве удельные затраты энергии были сравнимы с энергопотоками в естественных экосистемах. Деятельность человека вписывалась в биогеохимический круговорот и не изменяла притока энергии в биосферу. В XX столетии, особенно в 70-90-е годы, в результате внедрения интенсивных технологий в сельскохозяйственное производство резко усилились глобальные, необратимые изменения биосферы Земли, обусловленные широким развитием водной и ветровой эрозии, почвоутомлением, вторичным засолением почв и др. По воздействию почвенной эрозии или загрязняющих среду химических веществ на водоемы, атмосферу или среду обитания в целом индустриальные агроэкосистемы не уступают промышленным и городским территориям. По мнению Ю. Одума (1987), агроэкосистемы во многих отношениях занимают промежуточное положение между природными экосистемами, такими, как луга и леса, и искусственными, например, городами.

Считается, что вывод из кризисной ситуации возможен при создании экономически мало опасных агроэкосистем, в основе конструирования которых лежат три основных принципа (Миркин, Хазиахметов, 1995):

1. *Сейстайнинг* (от англ. *sustainable* – поддерживающий) – способность к самоподдержанию ресурсов (почв, источников воды, общего биологического разнообразия и т.д.).

2. *Адаптивный подход* – повышение эффективности вложений антропогенной энергии путем максимальной окупаемости фотосинтезом каждой единицы вложенной энергии.

3. *Экологический императив* – система запретов на все формы использования агроэкосистем, которые разрушают ресурсы и загрязняют окружающую среду.

Эти принципы близки по содержанию, но не повторяют друг друга. Сейстайнинг акцентирует внимание на сохранении и воспроизводстве ресурсов, адаптивный подход – на снижении энергоёмкости, а экологический императив дополняет принцип сейстайнинга запретами на загрязнение окружающей среды.

Таким образом, в основе производства биологической продукции в современных агроэкосистемах лежат сложные взаимосвязанные энергетические, экономические, экологические и другие процессы.

4.2. ОТЛИЧИТЕЛЬНЫЕ ОСОБЕННОСТИ ПРИРОДНЫХ И АГРАРНЫХ ЭКОСИСТЕМ

Агроэкосистемы – специфические биологические системы, они отличаются от других экосистем по многим признакам. Выделим основные отличия аграрных экосистем от природных (Одум, 1975, 1986, 1987; Титлянова и др., 1982 и др.).

1. В естественных и аграрных экосистемах разное направление отбора. Для природных экосистем характерен естественный отбор, который ведет их организацию к фундаментальному свойству устойчивости и отмечает неустойчивые и нежизнеспособные формы организмов.

Преобладающие в агроэкосистеме растения и животные подвергаются искусственному отбору, они неконкурентоспособны без поддержки человека. Так, для сельскохозяйственных культур искусственный отбор направлен прежде всего на повышение их урожайности, которая часто не связана с устойчивостью к факторам окружающей среды. Известно, что наиболее урожайные сорта являются и наиболее требовательными к условиям влагообеспеченности, минерального питания и средствам защиты. Это приводит к снижению устойчивости агроэкосистем, которую необходимо поддерживать, видоизменяя свойства природных факторов и приводя их в соответствие с высокими требованиями культурных растений.

2. Естественные экосистемы используют единственный источник энергии – солнце. Агроэкосистемы, кроме солнечной, получают дополнительную энергию, субсидируемую человеком. Источником дополнительной энергии в первую очередь служит преобразованная энергия топлива, а также тяговая сила животных, труд человека, вложения в виде удобрений и средств защиты растений. Особенно велики энергетические субсидии в агроэкосистемы закрытого грунта: сжигание топлива, производство и применение удобрений, охрана от заболеваний и т.д. Кроме того, поощряется искусственный отбор энергоемких растений и животных, которые используют дополнительную энергию в основном на синтез органического вещества живой массы своих тел, слабо усиливая функции устойчивости и саморегуляции. Энергетические вложения практически всегда сопровождаются вещественными вложениями, что оказывает влияние на биологический круговорот в агроценозах.

3. Природные и аграрные экосистемы различаются по устойчивости и длительности продукционного процесса. Естественные экосистемы характеризуются высоким уровнем биологического разнообразия. При этом отмечается совместное существование растений разных жизненных форм и экологических групп, что обеспечивает устойчивость продукционного процесса при колебании метеорологических условий. Угнетение одних видов растений приводит к повышению продуктивности других. Из-за наличия широкого спектра растений с различными фенологическими ритмами продукция фитоценоза накапливается непрерывно в течение всего вегетационного периода. В результате в экосистемах сохраняется определенный уровень продуктивности в разные по погодным условиям годы.

В агроэкосистемах видовое разнообразие резко снижено. Агрофитоценоз – сообщество часто монодоминантное и даже односортовое. Небольшое число культивируемых видов растений снижает и видовое разнообразие животного населения, что свидетельствует об изменении функционирования зоокомпонента агроэкосистем.

Компоненты автотрофного блока агроэкосистемы слабо дифференцированы по экологическим нишам, они обладают упрощенной структурой и содержат бедный набор жизненных форм. Рост культурных растений одновременен, последовательность стадий развития, как правило, синхронизирована. Ввиду этого, действие неблагоприятных факторов отражается на всех растениях агроценоза одинаково, компенсации продукции за счет роста разных по устойчивости видов здесь не наблюдается. Вегетация сельскохозяйственных растений представляет лишь часть вегетационного периода. Поэтому в целом в агроэкосистемах продукционный процесс более короткий и менее устойчив к колебаниям погодных условий в разные годы по сравнению с природными экосистемами.

4. Естественные и аграрные экосистемы различаются по степени скомпенсированности круговорота веществ внутри системы. В природных ценозах потоки вещества реализуются преимущественно внутри системы, их вынос из системы практически отсутствует (рис. 28). В агроценозах часть вещества в виде урожая удаляется из экосистемы и не поступает в цепи питания биоценоза, в результате чего скомпенсированность биологического круговорота нарушается.

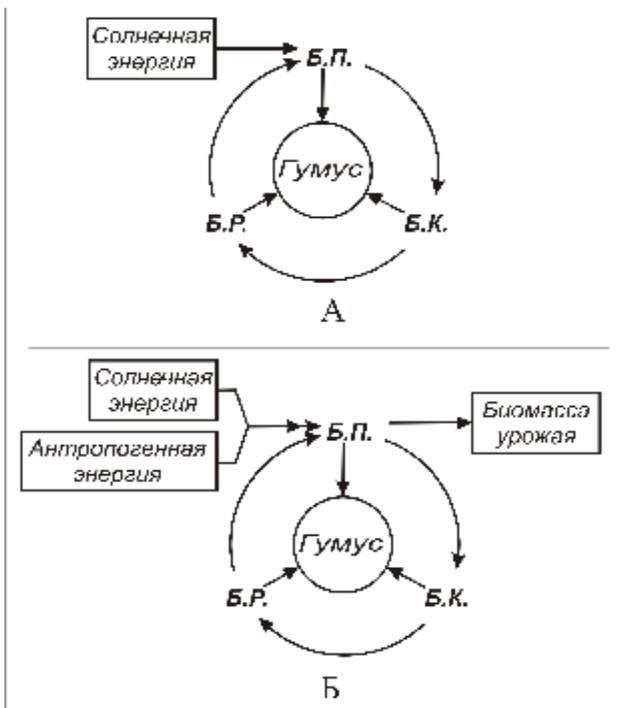


Рис. 28. Особенности круговорота веществ и потока энергии в натурфитоценозах (А) и агрофитоценозах (Б) (по Злобину Ю.А., 1986):
 Б.П. – биомасса продуцентов; Б.К. – биомасса консументов;
 Б.Р. – биомасса редуцентов

За пределы аграрных экосистем мигрируют химические элементы, содержащиеся не только в фитомассе (зерно, фрукты и др.), но и в зоомассе (телах сельскохозяйственных животных и птиц, молоке, шерсти, яйцах и т.д.). Особо значимы потери в круговороте биофильных элементов. Так, интенсификация продукционного процесса культурных растений в агроценозах приводит к увеличению потерь запасов почвенного азота за счет дегумификации, нитрофикации и денитрофикации органических веществ почвы и поступающих в нее растительных остатков. Разомкнутости биологического круговорота калия способствует насыщение севооборотов калиелюбивыми растениями и культурами, выращиваемыми на зеленую массу. Отрица-

тельный баланс фосфора в почве усугубляется его миграционными потерями при дефляции и водной эрозии.

5. Природные экосистемы – саморегулирующие, аграрные экосистемы создаются и управляются человеком для получения сельскохозяйственной продукции. Без поддержки человека агроэкосистемы быстро распадаются и трансформируются в естественные биогеоценозы.

В целом агроэкосистемы отличаются упрощенной структурой, они неустойчивы и не способны к саморегуляции, поэтому не могут существовать без поддержки и управления извне. Для эффективного и длительного их функционирования необходимо применять все меры сохранения биологического круговорота: различные типы севооборотов, способы обработки почвы, улучшающие ее свойства, внесение минеральных и органических удобрений.

Контрольные вопросы

1. Какие экологические функции почв Вы знаете?
2. Что такое почвенно-биотический комплекс?
3. Каковы отличительные особенности агроэкосистем различных природных зон?
4. Как отличаются аграрные и природные экосистемы по устойчивости и длительности продукционного процесса?
5. В чем отличие круговорота веществ внутри аграрных и естественных экосистем?
6. Каковы источники дополнительной энергии в агроэкосистемах?

ГЛАВА 5. АГРОЛАНДШАФТЫ

В течение тысячелетий происходило постепенное антропогенное преобразование природных ландшафтов в аграрные. Из-за быстрого роста народонаселения, особенно в последнее столетие, и связанного с этим увеличения потребностей в продуктах питания на Земле с каждым годом все больше проявляются изменения, вызываемые сельскохозяйственной деятельностью человека.

Сельскохозяйственным ландшафтом называют ландшафт, используемый для целей сельскохозяйственного производства, формирующийся и функционирующий под его влиянием (ГОСТ 17.8.1. 02-88). В структуру аграрного ландшафта входят как природные (воздух, поверхностные и подземные воды, почвы, растительный и животный мир), так и антропогенные компоненты (объекты производственной и непродуцированной деятельности человека). Агроландшафты базируются на системе ведения хозяйства в целом.

Агроландшафты относятся к антропогенным ландшафтам, сформировавшимся в результате сельскохозяйственного преобразования природных ландшафтов (степного, болотного, таежного и др.). В настоящее время пахотными землями и многолетними насаждениями занято примерно 11% суши, сенокосы и пастбища занимают 22,3%. При этом более 14% пахотных земель находится в таких регионах, где растениеводство возможно лишь при орошении. В России сельскохозяйственные земли составляют 10,4% от общей площади. При средней по стране распаханности земель, составляющей около 40%, распаханность в Поволжье, Центрально-Черноземной зоне достигает 70-80% (Черников и др., 2000; Муха и др., 2001).

В результате хозяйственной деятельности быстро растущего населения планеты потери земельных угодий постоянно увеличиваются. Уровень воздействия на природные экосистемы (распашка целины, эрозия, дефляция, иссушение и засоление почвы, загрязнение ее химическими препаратами и т.д.) становится соизмеримым с другими мощными антропогенными воздействиями, такими, как вырубка лесов, загрязнение атмосферы, суши и Мирового океана.

Современные агроландшафты отличаются спецификой природно-хозяйственного генезиса, фитоценотического облика и экологической

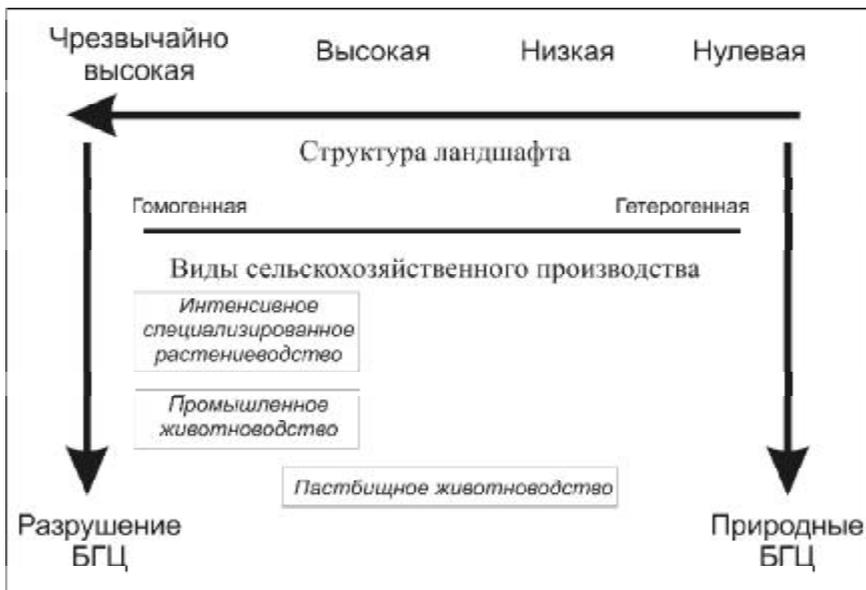


Рис. 29. Зависимость между интенсивностью антропогенного фактора и изменением структуры ландшафта (по Уразаеву Н.А., Вакулину А.А. и др., 1996)

ситуации. Преобразование естественных ландшафтов в аграрные связано с изменением живой и неживой природы, пищевых цепей, геохимических циклов. В результате экосистемы из многокомпонентных, богатых информацией, превращаются в малокомпонентные, информативно обедненные (рис. 29) (Уразаев и др., 1996). Под влиянием сельскохозяйственной деятельности природный гетерогенный ландшафт трансформируется в аграрный гомогенный. При повышении уровня интенсификации и специализации сельского хозяйства гомогенность аграрного ландшафта возрастает. Чрезвычайно сильное воздействие антропогенного фактора может привести к разрушению агроландшафта. В связи с этим очевидна необходимость совершенствования системы мероприятий, при которых организация агроэкосистем должна быть приближена к контурам природных комплексов. Она должна быть дифференцирована по типам и видам ландшафтов, основываться на зонально-провинциальных особенностях и типологических свойствах территории. Особенно важно, чтобы хозяйственные нагрузки на агроландшафт планировались в соответствии с его природной структурой.

Основные положения создания агроландшафтов и их оптимизации были сформулированы еще В.В. Докучаевым, определившим главные принципы адаптивного природопользования. Докучаевский принцип научно обоснованного обустройства территории и разумного сочетания основных элементов ландшафта: *лес-луг-пашня-водная поверхность*, предложенный более 100 лет назад, и сегодня является основой методологии разработки систем земледелия на ландшафтной основе. При создании аграрного ландшафта большое внимание уделяется охране и воспроизводству потенциала почвенного плодородия.

Пути построения и оптимизации агроландшафтов основываются на следующих принципах (Черников и др., 2000).

1. Принцип адекватности. Производственная деятельность в агроландшафтах должна быть адекватной природным закономерностям окружающей среды, чего можно достичь применением прогрессивных агротехнических приемов. К ним относятся, например, безотвальная и минимальная обработки почвы, выделение на склонах севооборотов с многолетними травами и др. При этом для разных природно-климатических зон рекомендуются различные технологии возделывания сельскохозяйственных культур. Например, в степной зоне Омской области на черноземных почвах технология выращивания культурных растений основывается на плоскорезной и минимальной обработках почвы. В черноземной части лесостепи широко используются оптимальные сочетания в севооборотах плоскорезной обработки и глубокого рыхления со вспашкой. В северной залесённой части области технология возделывания культур базируется в основном на вспашке с использованием периодического глубокого безотвального рыхления полей (Милащенко и др., 2000б).

2. Принцип совместимости. Компоненты территории агроландшафтов проектируют и создают таким образом, чтобы они были органически взаимосвязаны со строением природных комплексов и хозяйственной деятельностью. Примером недостаточного учета фактора природно-антропогенной совместимости может служить проектирование крупных прямоугольных полей на склоновых землях сложной формы с развитыми эрозионными процессами, в результате чего может наблюдаться увеличение поверхностного стока, усиление водной эрозии почвы, заиливание рек. В этом случае целесообразней проектировать поля в виде горизонтально-контурных и полосных микрозон.

Перевод землепользования на склонах на контурно-мелиоративную основу с закреплением рубежей контуров лесными полосами способствует снижению и прекращению эрозии почвы и повышению урожайности сельскохозяйственных культур.

Положительным примером реализации этого принципа также может служить усиление гетерогенности системы за счет совместных (полосных) посевов разных культур, при которых урожайность ценоза возрастает, например, кукурузы и сои, кукурузы и конских бобов и т.д.

3. Принцип соответствия агроценозов местообитанию. При определении структуры агроландшафта важно грамотно выбрать место размещения посевов и посадок сельскохозяйственных культур с учетом их биологических особенностей и неоднородности почвенного покрова разных участков. При этом необходимо обеспечить повышение урожайности культур и сохранение плодородия почв.

4. Принцип пространственного и видового разнообразия. Необходимо разрабатывать агроэкосистемы, во многом работающие по принципу естественных экосистем. Агроландшафты должны отличаться широким ассортиментом культур и дифференцированным их размещением в соответствии с особенностями почв. При этом используют смешанные и полосные посевы разных культур и сортов. Чем разнообразнее и сложнее структура агроландшафта, тем выше его устойчивость.

5. Принцип оптимизации структуры и соотношения земельных угодий. При землеустройстве определенного сельскохозяйственного региона практическая задача организации агроландшафта заключается в определении разумного соотношения и увязке с другими хозяйственными компонентами территорий полей, садов, лугов, степей и лесов. В природе существует связь между соотношением видов угодий. Нельзя в хозяйстве иметь только пашню, иначе почва подвергается эрозии и гибнет. Так, например, считается, что в Нечерноземной зоне России со сложным рельефом распаханность не должна превышать 50% всех земельных угодий (Гитова и др., 2002). Леса, кустарники и луга должны занимать не менее 25-30 %, а урбанизованная территория – не более 10% общей земельной площади. Пашня не может существовать без болот и открытых водоемов. Площадь поля не должна превышать 100-150 га, а доля зерновых не быть больше 70%

площади севооборота. С каждым полем должны соседствовать лесные и луговые ценозы, что в целом будет способствовать эффективно, исторически длительному функционированию агроэкосистем.

Согласно Н.Ф. Реймерсу (1990), целесообразное экологическое равновесие наблюдается, когда соотношение площадей естественных и преобразованных экосистем составляет 60:40 (рис. 30). В целом же создание экологически и экономически обоснованного соотношения площадей различных угодий требует серьезных дальнейших исследований.

Адаптивно-ландшафтное землепользование направлено на достижение более гармоничного взаимодействия природы и человека в процессе сельскохозяйственного производства. На основе теорети-

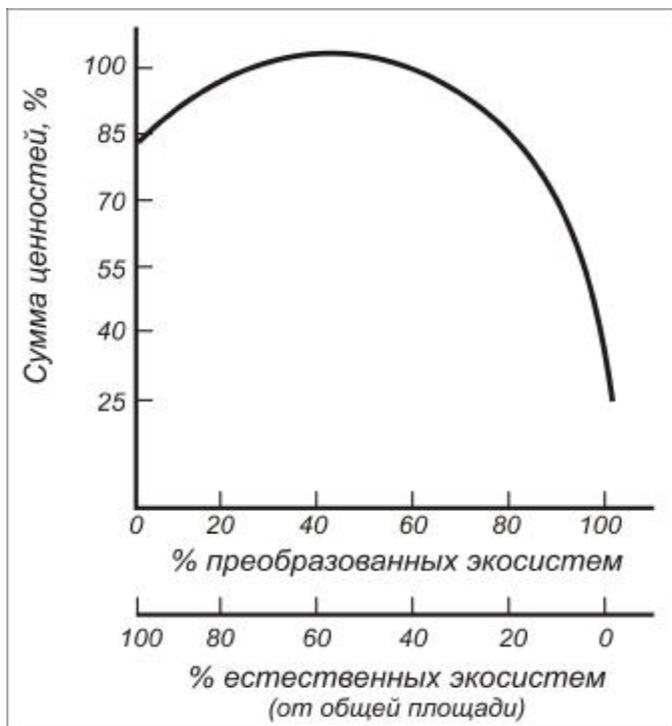


Рис. 30. Суммарный эколого-социально-экономический эффект при различных соотношениях площадей преобразованных и естественных экосистем (Реймерс Н.Ф., 1990)

ческих положений, отражающих закономерности функционирования агроландшафтов как единства природных и хозяйственных компонентов в настоящее время развивается новая форма рациональной сельскохозяйственной деятельности – агроландшафтное земледелие (Каштанов и др., 1994; Кирюшин, 1996 и др.). В системе агроландшафтного земледелия для каждого земельного массива на основе адаптации к природным процессам разрабатывается программа его использования, которая предусматривает повышение плодородия почв, продуктивности культур и экологической безопасности территории.

На новом этапе совершенствования систем земледелия цель наибольшего производства продукции остается, но осуществляться она должна путем максимально возможного сбалансированного использования ресурсного потенциала без ухудшения окружающей среды.

Агроландшафтная система земледелия разрабатывается для конкретной территории на основе рациональной трансформации земельных угодий и совершенствования структуры посевных площадей, адаптированной к местным почвенно-климатическим и гидрогеологическим условиям, правильного подбора и дифференцированного размещения сельскохозяйственных культур, рационального использования естественных кормовых угодий.

Контрольные вопросы

1. Какие ландшафты относятся к агроландшафтам?
2. Как взаимосвязаны структура и устойчивость агроландшафта?
3. Существует ли связь между соотношением разных видов угодий, и какое должно быть примерное соотношение площадей естественных и преобразованных экосистем?
4. В чем особенности агроландшафтной системы земледелия?

ЗАДАНИЯ И ТЕСТЫ

1. Выберите компоненты, входящие в состав агрофитоценоза:
а – сорные виды растений; б – беспозвоночные животные;
в – почвенные микроорганизмы; г – почвенные водоросли;
д – культурные виды растений.
2. Заполните таблицу:

Признак	Агрофитоценозы	Фитоценозы
1. Число видов (много, мало)		
2. Размещение в пространстве основных компонентов (регулируемое, нерегулируемое)		
3. Время существования сообщества (длительное, краткое)		

Отличительные характеристики природных и аграрных фитоценозов

3. Дополните недостающие компоненты.

В состав агробиоценоза входят: *культурные растения, ...*

4. Найдите соответствия между ценозом и слагающими его компонентами:

А – Агробиоценоз

Б – Агробиогеоценоз

1. Микоценоз

2. Эдафотоп

3. Зооценоз

4. Климатоп

5. Гидротоп

6. Агрофитоценоз

7. Микробиоценоз

5. Распределите понятия по увеличению числа слагающих компонентов: *агробиоценоз, агросфера, агроэкосистема, агрофитоценоз.*

6. Объясните, в чем отличие взаимосвязей между продуцентами, консументами и редуцентами в агробиоценозах по сравнению с природными биоценозами.

7. В агроэкосистемах, кроме солнечной, используются дополнительные источники энергии. Перечислите их и объясните, почему они рассматриваются в качестве антропогенной энергии.

8. Заполните таблицу:

Сравнительная характеристика продукционного процесса в природных и аграрных фитоценозах

<i>Показатель</i>	<i>Агрофитоценозы</i>	<i>Фитоценозы</i>
1. Отношение надземной массы к подземной		
2. Длительность продукционного процесса		
3. Устойчивость продукционного процесса		

9. Какие показатели мощности фотосинтетического аппарата опираются на листовую поверхность?

1. Интенсивность фотосинтеза;
2. КПД ФАР;
3. ИЛП (ЛИ);
4. ХИ;
5. ПИ;
6. ЧПФ.

10. Чистая продуктивность фотосинтеза (ЧПФ) рассчитывается на поверхность:

- а) стебля;
- б) листьев;
- в) почек;
- г) чашелистиков.

11. Отношение суммарной поверхности всех надземных органов растений к единице площади почвы, занимаемой посевами – это ...

- 1) ИЛП (ЛИ);
- 2) ЛФСП;
- 3) ПИ;
- 4) ХИ.

12. Заполните таблицу:

Сравнительная характеристика природных и аграрных экосистем

<i>Признак</i>	<i>Агроэкосистемы</i>	<i>Природные экосистемы</i>
1. Направление отбора		
2. Источники энергии		
3. Круговорот веществ		
4. Особенности регуляции системы		
5. Устойчивость системы		

13. Объясните, почему для сохранения равновесия в природе необходимо учитывать соотношение площадей земель, занимаемых сельскохозяйственными и природными экосистемами.

14. Объясните, почему культурные растения чаще погибают от массового размножения фитофагов и фитопатогенов по сравнению с растениями естественных фитоценозов.

15. Перечислите основные зерновые культуры и их спутники – сорные виды. Охарактеризуйте их жизненные формы, экологические группы и эколого-фитоценотические стратегии.

Заполните таблицы:

<i>Вид, сорт</i>	<i>Жизненная форма</i>	<i>Экологическая группа</i>	<i>Эколого-фитоценотическая стратегия</i>

<i>Вид</i>	<i>Жизненная форма</i>	<i>Экологическая группа</i>	<i>Эколого-фитоценотическая стратегия</i>

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Алабушев, В.А. Растениеводство: учебное пособие / В.А. Алабушев, А.В. Алабушев, В.В. Алабушев и др. – Ростов н/Д.: Изд. центр «МарТ», 2001. – 384 с.

Андрианова, Ю.Е. Влияние некоторых факторов на содержание пигментов в различных органах пшеницы в связи с оценкой показателей продуктивности растений: автореф. дис. ... канд. биол. наук / Ю.Е. Андрианова. – Казань, 1978. – 27 с.

Андрианова, Ю.Е. Пигментная система и фотосинтетическая продуктивность растений / Ю.Е. Андрианова // Фотосинтез и продукционный процесс. – М.: Наука. – 1988. – С. 199-203.

Андрианова, Ю.Е. Хлорофилльные индексы и хлорофильные фотосинтетические потенциалы – критерии оценки потенциальной продуктивности сельскохозяйственных растений: автореф. дис. ... д-ра биол. наук / Ю.Е. Андрианова. – М.; 1998. – 50 с.

Андрианова, Ю.Е. Хлорофилл и продуктивность растений / Ю.Е. Андрианова, И.А. Тарчевский. – М.: Наука, 2000. – 136 с.

Баздырев, Г.И. Сорные растения, вредители, болезни растений и методы их изучения / Г.И. Баздырев // Практикум по агробиологическим основам Производства, хранения и переработки продукции растениеводства / Под ред. В.И. Филатова. – М.: Колос, 2002. – С. 49-100.

Базилевич, Н.И. Биологическая продуктивность экосистем Северной Евразии / Н.И. Базилевич. – М.: Наука, 1993. – 293 с.

Бенц В.А. Поливидовые посеы в кормопроизводстве: теория и практика / В.А. Бенц. – Новосибирск, 1996. - 228 с.

Быков, Б.А. Экологический словарь / Б.А. Быков. – Алма-Ата: Наука, 1988. – 212 с.

Василевский, В.Д. Основы агрофитоценологии: учебное пособие / В.Д. Василевский. – Омск: Изд-во ОмГАУ, 2002. – 136 с.

ГОСТ 17.8.1.01-86 (СТ СЭВ 5303 -85) Охрана природы. Ландшафты. Термины и определения. – 8 с.

ГОСТ 17.8.1.02-88 (СТ СЭВ 6005 -87) Охрана природы. Ландшафты. Классификация. – 7 с.

Горшкова, А.А. Особенности формирования продуктивности степных сообществ Центральной Тувы / А.А. Горшкова // Информац. пробл.

изучения биосферы. Убсунурская котловина – природная модель биосферы. – Пушкино, 1990. – С. 184-200.

Гродзинский, А.М. К вопросу о задачах и предмете агробиоценологии / А.М. Гродзинский // Тез. докл. на Всесоюзн. совещан. кураторов проблем второго пятилетнего плана развития агрофитоценологии в СССР. – М.: Изд-во МГУ, 1979. – С. 13-19.

Гродзинский, А.М. Методологические проблемы агробиоценологии / А.М. Гродзинский // Материалы III Всесоюзн. совещания по вопросам агрофитоценологии. – Ижевск: Изд-во Удмурск. ун-та, 1984. – С. 4-12.

Гродзинский, А.М. Краткий справочник по физиологии растений / А.М. Гродзинский, Д.М. Гродзинский. – Киев: Наукова думка, 1964. – 388 с.

Гродзинский, А.М. Словарь-справочник по агрофитоценологии и луговедению / А.М. Гродзинский, Ю.А. Злобин, Б.М. Миркин, Л.Г. Наумова. – Киев: Наукова думка, 1991. – 136 с.

Гуляев, Б.И. Фотосинтез и продукционный процесс / Б.И. Гуляев. – Киев: Наукова думка, 1983. – 143 с.

Демарчук, Г.А. Многолетние травы в Сибири. Справочная информация / Г.А. Демарчук. – Новосибирск, 2002. – 44 с.

Добровольский, Г.В. Функции почв в биосфере и экосистемах / Г.В. Добровольский, Е.Д. Никитин. – М.: Наука, 1990. – 259 с.

Долгачева, В.С. Растениеводство / В.С. Долгачева – М.: Академия, 1999. – 368 с.

Дуденко, Н.В. Формирование хлорофилльного фотосинтетического потенциала пшеницы в сухой и влажный годы / Н.В. Дуденко, Ю.Е. Андрианова, Н.Н. Максютова // Физиол. раст. – 2002. – Т. 40 – № 5. – С. 684 – 687.

Жученко, А.А. Адаптивное растениеводство (эколого-генетические основы) / А.А. Жученко. – Кишинев: Штиинца, 1990. – 432 с.

Зверева, Г.К. Влияние кратковременного отдыха на восстановление естественных деградированных пастбищ Приобской лесостепи / Г.К. Зверева // Сиб. вестн. с/х науки. – 2001. – № 1-2. – С. 49-54.

Зверева, Г.К. Реконструкция естественных деградированных пастбищ / Г.К. Зверева // Кормопроизводство. – 2002. – № 3. – С. 6-8.

Зверева, Г.К. Использование показателей фотосинтетической деятельности при оценке биологической и хозяйственной продуктивности агроценоза овса / Г.К. Зверева // Сельскохозяйственная наука АПК

Сибири, Монголии, Казахстана и Кыргызстана. Мат. Междунар. научно – практ. конференц. – Новосибирск, 2004. – С. 436-440.

Злобин, Ю.А. Агрофитоценология: учебное пособие / Ю.А. Злобин.– Харьков: ХСХИ, 1986.- 74 с.

Елсуков, М.П. Однолетние кормовые культуры в смешанных посевах / М.П. Елсуков. – М.; Л.:Сельхозгиз, 1941. -172 с.

Ионин, П.Ф. Интенсивным технологиям – интегрированную защиту растений в Западной Сибири: учебное пособие / П.Ф. Ионин, М.З. Маринченко, Ю.Б. Ефимов. – Омск, 1996. – 120 с.

Касаева, К.А. Формирование высокопродуктивных посевов зерновых колосовых культур / К.А. Касаева. – М., 1986. – 50 с.

Камышев, Н.С. Принципы систематизации агробиогеоценозов / Н.С. Камышев // I Межвузовское совещание по вопросам агрофитоценологии: тез докл. – Казань: Изд-во Казанск. ун-та, 1967. – С. 7-11.

Кашеваров, Н.И. Сибирское кормопроизводство в цифрах / Н.И. Кашеваров, В.Ф. Резников. – Новосибирск, 2004. – 140 с.

Каштанов, А.Н. Основы ландшафтно-экологического земледелия / А.Н. Каштанов, Ф.Н. Лисецкий, Г.И. Швевс. – М.: Колос, 1994. – 127 с.

Кирюшин, В.И. Экологические основы земледелия / В.И. Кирюшин. – М.: Колос, 1996. – 367 с.

Киселев, В.Н. Основы экологии / В.Н. Киселев. – Минск: Універсітэцкае, 1998. – 367 с.

Киселева, И.С. Мезоструктура листа и активность фотосинтетического аппарата ячменя / И.С. Киселева, Е.Н. Гладилина //Фотосинтез и продукционный процесс. – Свердловск: Уральск. ун-т, 1988. – С. 63-75.

Ковалев, В.М. Теория урожая / В.М. Ковалев. – М.: Изд-во МСХА, 2003. – 332 с.

Кольцов, А.С. Сельскохозяйственная экология / А.С. Кольцов. – Ижевск: Изд-во Удмуртск. ун-та, 1995. – 274 с.

Коробкин, В.И. Экология / В.И. Коробкин, Л.В. Передельский. – Ростов н/Д.: Феникс, 2000.- 576 с.

Кумаков, В.А. Структура фотосинтетического потенциала разных сортов яровой пшеницы / В.А. Кумаков //Сельхоз. биол.-1968. – Т. III, № 3. – С. 362-368.

Кумаков, В.А. Основные показатели фотосинтетической деятельности яровой пшеницы в условия Саратовской области / В.А. Кумаков // Вопросы ботаники Юго-Востока. – Саратов, 1975. – Вып. 1.- С. 3-6.

Кумаков, В.А. Физиология яровой пшеницы / В.А. Кумаков. – М.: Колос, 1980.- 208 с.

Кумаков, В.А. Физиология формирования урожая яровой пшеницы и проблемы селекции / В.А. Кумаков // С.-х. биология. – 1995. – №5. – С. 3-19.

Ламан, Н.А. Потенциал продуктивности хлебных злаков. Технологические аспекты реализации / Н.А. Ламан, Б.Н. Янушкевич, К.И. Хмурец. – Минск: Наука и техника, 1987. – 223 с.

Мальцев, А.И. Материалы по сорной растительности Курской губернии / А.И. Мальцев // Труды Бюро по прикладной ботанике. – 1909. – №10. – С.249-271.

Мальцев, А.И. Сорная растительность СССР / А.И. Мальцев. – М.: Л., 1932. – 296 с.

Марков, М.В. Агрофитоценология как раздел геоботаники / М.В. Марков // I Межвузовское совещание по вопросам агрофитоценологии: тез докл. – Казань:Изд-во Казанск. ун-та, 1967. – С. 3-6.

Марков, М.В. Агрофитоценоз как основной объект изучения агрофитоценологии, науки об искусственных посевах растений / М.В. Марков // Материалы I Межвузовского совещания по вопросам агрофитоценологии. – Казань, 1969. – С. 3-15.

Марков, М.В. Агрофитоценология. Наука о полевых растительных сообществах / М.В. Марков. – Казань: Изд-во КГУ, 1972. – 269 с.

Марков, М.В. Агрофитоценоз, его специфика и структура / М.В. Марков. – Казань: Изд-во Казанск. ун-та, 1978. – 147 с.

Марков, М.В. Агрофитоценоз как биосистема / М.В. Марков. – Казань: Изд-во Казанск. ун-та, 1983. – 62 с.

Милащенко, Н.З. Устойчивое развитие агроландшафтов. Т.1 / Н.З. Милащенко, О.А. Соколов, Т. Брайсон, В.А. Черников. – Пушкино: ОНТИ ПНЦ РАН, 2000а.- 316 с.

Милащенко, Н.З. Устойчивое развитие агроландшафтов. Т.2 / Н.З. Милащенко, О.А. Соколов, Т. Брайсон, В.А. Черников. – Пушкино: ОНТИ ПНЦ РАН, 2000б.- 282 с.

Миркин, Б.М. Современные проблемы агрофитоценологии / Б.М. Миркин // Журн. общ. биол.-1986.-Т.47, № 1. – С. 3-12.

Миркин, Б.М. Агрофитоценология с основами агроэкологии: учебное пособие / Б.М. Миркин, Ю.А. Злобин. – Уфа, 1990.- 80 с.

Миркин, Б.М. Популярный экологический словарь / Б.М. Миркин, Л.Г. Наумова. – М.:Тайдекс Ко, 2003. – 384 с.

Миркин, Б.М. Словарь понятий и терминов современной фитоекологии / Б.М. Миркин, Г.С. Розенберг, Л.Г. Наумова. – М.: Наука, 1989. – 222 с.

Миркин, Б.М. Будущее агросферы: «новая зеленая революция» или «зеленая эволюция» / Б. М. Миркин, Р.М. Хазиахметов // Журн. общ. биол. – 1995. – Т.56, №2. – С.256-268.

Мирошниченко, Ю.М. Динамика продуктивности и отавность фитоценозов в степях МНР / Ю.М. Мирошниченко //Эколого-биологическая и хозяйственная характеристика степных и луговых растительных сообществ Забайкалья. – Улан-Удэ, 1973. –С. 123-134.

Мирошниченко, Ю.М. Динамика и продуктивность пустынной растительности (Юго-Восточные Каракумы) / Ю.М. Мирошниченко. – Л.: Наука. – 158 с.

Митчелл, Р. Экологические основы сравнительного изучения первичной продукции / Р. Митчелл // Сельскохозяйственные экосистемы. – М.: ВО Агропромиздат, 1987. – С. 19-55.

Муха, В.Д. Агрономия / В.Д. Муха, Н.И. Картамышев, И.С. Кочетов и др. – М.: Колос. 2001. – 504 с.

Нальборчик, Э. Роль различных органов фотосинтеза в формировании урожая / Э. Нальборчик // Адаптивные реакции в формировании и активности фотосинтетического аппарата. – Пушкино, 1980. – С.22-23.

Некрасова, Г.Ф. Структурно-функциональная организация фотосинтезирующей системы и продукционный процесс у разных генотипов ячменя / Г.Ф. Некрасова //Фотосинтез и продукционный процесс. – Свердловск: Изд-во Уральск. ун-та.- 1988.- С.31-39.

Некрасова, Г.Ф. Возрастная структура и активность фотосинтезирующей системы растения ячменя / Г.Ф. Некрасова, И.С. Киселева, Е.Н. Гладилина //Регуляция фотосинтетической активности у растений. – Горький,1986. – С.44-50.

Никляев, В.С. Основы технологии сельскохозяйственного производства. Земледелие и растениеводство / В.С. Никляев, В.С. Косинский, В.В. Ткачев, А.А. Сучилина. – М. :Былина, 2000. – 555 с.

Ничипорович, А.А. Фотосинтез и теория получения высоких урожаев // Доложено на XV ежегодном Тимирязевском чтении / А.А. Ничипорович. – М.: Изд-во АН СССР, 1956. – 93 с.

Ничипорович, А.А. О путях повышения продуктивности фотосинтеза растений в посевах / А.А. Ничипорович // Фотосинтез и вопросы продуктивности растений. – М.: Изд-во АН СССР, 1963. – С. 5-36.

Ничипорович, А.А. Фотосинтетическая деятельность растений и пути повышения их продуктивности / А.А. Ничипорович // Теоретические основы фотосинтетической продуктивности. – М.: Наука, 1972. – С. 511-527.

Ничипорович, А.А. Физиология фотосинтеза и продуктивность растений / А.А. Ничипорович // Физиология фотосинтеза. – М.: Наука, 1982. – С. 7–33.

Ничипорович, А.А. Фотосинтетическая деятельность растений в посевах / А.А. Ничипорович, Л.Е. Строгонова, С.Н. Чмора, М.П. Владова. – М.: Изд-во АН СССР, 1961.- 133 с.

Новиков, Н.Н. Физиология и биохимия формирования качества урожая сельскохозяйственных культур / Н.Н. Новиков // Физиология и биохимия сельскохозяйственных растений / Под ред. Н.Н.Третьякова. – М.: Колос, 1998. – С.567-621.

Одум, Ю. Основы экологии / Ю. Одум. – М.: Мир, 1975. – 740 с.

Одум, Ю. Экология. Т.1 / Ю. Одум. – М.: Мир, 1986. – 326 с.

Одум, Ю.П. Свойства агроэкосистемы/ Ю. Одум // Сельскохозяйственные экосистемы. – М.: ВО Агропромиздат, 1987. – С. 12-18.

Основы лесной биогеоценологии / под ред. В.Н. Сукачева, Н.В. Дылиса. – М.: Наука, 1964. – 574 с.

Петр, И. Формирование урожая зерновых культур / И. Петр // Формирование урожая основных сельскохозяйственных культур. – М.: Колос, 1984. – С.84-174.

Полевой, В.В. Физиология растений / В.В. Полевой. – М.: Высшая школа, 1989.- 464 с.

Рабинович, Е. Фотосинтез / Е. Рабинович. – М.: Иностран. лит., 1951. – Т. 1.- 648 с.

Работнов, Т.А. Луговедение / Т.А. Работнов. – М.: Изд-во МГУ. – 1974. – 384 с.

Работнов, Т.А. Фитоценология / Т.А. Работнов. – М.: МГУ, 1978. – 384 с.

Реймерс, Н.Ф. Природопользование: Словарь-справочник / Н.Ф. Реймерс. – М.: Мысль, 1990. – 637 с.

Сельское хозяйство России и зарубежных стран / под ред. В.И. Назаренко. – М., 1996. – 140 с.

Сельскохозяйственный энциклопедический словарь. – М.: Советск. энциклопедия. – 1989. – 656 с.

Словарь ботанических терминов / под ред. И.А. Дудки. – Киев: Наукова Думка, 1984. – 308 с.

Соколов, М.С. Экологизация защиты растений / М.С. Соколов, О.А. Монастырский, Э.А. Пикушова. – М.; Пушкино, 1994. – 462 с.

Сукачев, В.Н. Развитие растительности как элемента географической среды в соотношении с развитием общества / В.Н. Сукачев // О географической среде в лесном производстве. Труды Лесотехнической академии. – Л., 1940. – С. 54-62.

Сукачев, В.Н. Идея развития в фитоценологии / В.Н. Сукачев // Советск. ботаника. – 1942. – №1/3. – С.5-17.

Тарчевский, И.А. Основы фотосинтеза / И.А. Тарчевский. – М.: Высшая школа, 1977. – 251 с.

Тарчевский, И.А. Содержание пигментов как показатель мощности развития фотосинтетического аппарата у пшеницы / И.А. Тарчевский, Ю.Е. Андрианова // Физиол. раст. – 1980. – Т. 27, вып. 2. – С. 341-348.

Тарчевский, И.А. Мощность развития фотосинтетического аппарата яровой пшеницы, озимой ржи и продуктивность / И.А. Тарчевский, Ю.Е. Андрианова, Л.Р. Шарифуллин // Биологические основы селекции растений на продуктивность. – Таллин, 1981. – С. 122-130.

Тарчевский, И.А. Основные методы и некоторые результаты комплексного изучения продукционных процессов у пшеницы / И.А. Тарчевский, В.И. Чиков, Ю.Е. Андрианова и др. // Физиолого-генетические основы повышения продуктивности зерновых культур. – М.: Колос, 1975. – С. 282-291.

Терёхина, Т.А. Антропогенные фитосистемы / Т.А. Терёхина. – Барнаул: Алтайск. гос. ун-т, 2000. – 249 с.

Титлянова, А.А. Биологический круговорот углерода в травяных биогеоценозах / А.А. Титлянова. – Новосибирск: Наука, 1977. – 219 с.

Титлянова, А.А. Продукционный процесс в агроценозах пшеницы / А.А. Титлянова // Биогеоценоз пшеничного поля. – М.: Наука, 1986. – С.4-12.

Титлянова, А.А. Продукционный процесс в агроценозах / А.А. Титлянова, Н.А. Тихомирова, Н.Г. Шатохина. – Новосибирск: Наука, 1982. – 185 с.

Титова, В.И. Агроэкосистемы: проблемы функционирования и сохранения устойчивости (теория и практика агронома-эколога): учебное пособие / В.И. Титова, М.В. Дабахов, Е.В. Дабахова. – Н.Новгород: НГСХА, 2002. – 205 с.

Третьяков, Н.Н. Физиология и биохимия сельскохозяйственных растений / Н.Н. Третьяков, Е.И. Кошкин, Н.М. Макрушин и др. – М.: Колос, 1998. – 640 с.

Туганаев, В.В. Агрофитоценозы современного земледелия и их история / В.В. Туганаев. – М.: Наука, 1984. – 88 с.

Уиттекер, Р. Сообщества и экосистемы / Р. Уиттекер. – М.: Прогресс, 1980. – 328 с.

Уразаев, Н.А. Сельскохозяйственная экология / Н.А. Уразаев, А.А. Вакулин, В.И. Марымов и др. – М.: Колос, 1996. – 255 с.

Харитонов, Ю.Д. Биомасса подземных органов степных фитоценозов Западного Забайкалья / Ю.Д. Харитонов, Т.Г. Бойков // Экология. – 1999. - №5. – С. 344-347.

Хит, С. Фотосинтез (Физиологические аспекты) / С. Хит. – М.: Мир, 1972.- 315 с.

Цельникер, Ю.Л. Хлорофилльный индекс как показатель годичной аккумуляции углерода древостоями леса / Ю.Л. Цельникер, И.С. Малкина // Физиол. раст. – 1994.- Т.41, №3.- С.325-330.

Часовенная, А.А. Эффективность гнездовых посевов растений / А.А. Часовенная // Вестник Ленинградск. ун-та. – Сер. биол.- 1952. – № 1. – С. 31-50.

Часовенная, А.А. Влияние летучих органических выделений растений на прорастание семян, рост и развитие некоторых травянистых растений / А.А. Часовенная // Вестник Ленинградск. ун-та. – Сер. биол., географ. и геол.- 1954. – № 1. – С. 21-35.

Часовенная, А.А. О понятии культурфитоценозов / А.А. Часовенная // I Межвузовское совещание по вопросам агрофитоценологии: тез. докл. – Казань: Изд-во Казанск. ун-та, 1967. – С. 12 – 14.

Часовенная, А.А. Основы агрофитоценологии: учебное пособие / А.А. Часовенная. – Л.: Изд-во ЛГУ, 1975. – 188 с.

Черников, В.А. Агроэкология / В.А. Черников, Р.М. Алексахин, А.В. Голубев и др. – М.: Колос, 2000.- 536 с.

Чиков, В.И. Дневная динамика фотосинтеза целого растения пшеницы / В.И. Чиков, В.В. Лозовая, И.А. Тарчевский // Физиол. раст. – 1977. – Т.27, №4. – С. 691 – 695.

Шатохина, Н.Г. Сравнительный анализ продукционного процесса в фитоценозе луговой степи и посевах пшеницы на обыкновенных черноземах Барабы / Н.Г. Шатохина // Почвоведение. – 1979.- №2.- С.96-107.

Шенников, А.П. Культивируемая растительность как объект геоботаники / А.П. Шенников // Уч. зап. Ленинградск. ун-та . – 1951. – Сер. биол. – №143, вып. 30. – С. 3-10.

Шмакова, Н.Ю. Сравнительная оценка листового и хлорофилльного индексов для определения годичной продукции органического вещества в сообществах горной тундры Хибин / Н.Ю. Шмакова, О.В. Кудрявцева // Ботанич. журн. – 2002. – Т.87, №3. – С.85 –98.

Bremner, P.M. Some aspects of competition for light in potatoes and sugar beet / P.M. Bremner, A.K. El-Saeed, R.K. Scott // Ibid. – 1967. – Vol. 69. – P. 283-290.

Brougham, R.W. The influence of leaf area and radiation of the growth of clover and swards / R.W. Brougham // Austral. J. Agr. Res. – 1956. – Vol. 7. – P. 377-387.

Brougham, R.W. The relationship between the critical leaf area, total chlorophyll content and maximum growth-rate of some pasture and crops plants / R.W. Brougham // Ann. Bot. N.Z. – 1960. – Vol. 24, N 96. – P. 463-474.

Brown, R.H. Photosynthetic characteristics of panicum miliodes, a species with reduced photorespiration / R.H. Brown, R.E. Blaser, H.L. Dunton // Proc. X Intern. Grassl. Cohgr. – 1966. – P. 108-113.

Lourduraj, A.C. Perfomance of forage crops in coconut shade / A.C. Lourduraj, V. Geethalakshmi, K. Rajamanickam, A.I. Joel // Judian. Coconut. J. – 1992. – Vol. 23, №5. – P. 7-8.

Tansley, A.G. The use and abuse of vegetational concepts and terms / A.G.Tansley // Ecology. – 1935. – №16.- P.284-307.

Watson, D.J. Comparative physiological studies on the growth of field crops. 1. Variation in net assimilation rate and leaf area between species and varieties, and within and between years / D.J. Watson // *Ann. Bot. N.S.* – 1947a. – Vol. 11. – P. 41-76.

Watson, D.J. Comparative physiological studies on the growth of field crops. 2. The effect of varying nutrient supply on net assimilation rate and leaf area / D.J. Watson // *Ibid.* – 1947 b. – P. 375-407.

Учебное издание

Зверева Галина Кимовна

АГРОЦЕНОЗЫ
(понятия, структура, особенности функционирования)

Учебное пособие

Редактор *Е.Н. Ряшенцева*

Компьютерная верстка *И.С. Сидоренко*

Лицензия ЛР 020059 от 24.03.97

Гигиенический сертификат № 54.нк.05.953.п.000149.12.02 от 27 декабря 2002 г.

Подписано в печать 10.04.2006. Формат бумаги 60x84/16.

Печать RISO. Усл. печ. л. Уч.-изд. л. Тираж экз.

Заказ №

Педуниверситет, Новосибирск, 126, Виллойская, 28