

УДК 581.9

УСТОЙЧИВОСТЬ И ДИНАМИКА ПОПУЛЯЦИЙ РЕДКИХ ВИДОВ РАСТЕНИЙ НА ОХРАНЯЕМЫХ ПРИРОДНЫХ ТЕРРИТОРИЯХ

© 2014 г. А. А. Клименко, Ю. А. Злобин

Сумский национальный аграрный университет, Украина

E-mail: hgrip@rambler.ru

Рассматриваются теоретические основы и методические приемы, которые позволяют оценить уровень угрозы вымирания редких видов и на этой основе повышать эффективность их охраны. Проведен анализ метода оценки жизнеспособности популяции (PVA). На основе литературных материалов дана характеристика точности прогнозов данного метода. Отмечены его положительные стороны и недостатки.

Ключевые слова: популяции редких видов растений, минимальная жизнеспособность популяций, анализ жизнеспособности популяций, прогноз устойчивости популяций.

ВВЕДЕНИЕ

Нарастающий процесс снижения глобального биоразнообразия и рост числа видов растений, которым угрожает вымирание, привели к необходимости глубже изучить механизмы устойчивости популяций и разработать методы для прогнозирования рисков вымирания. Этой проблеме посвящается все большее количество исследований (Schwartz, Brigham, 2003; Hermy et al., 2007 и др.). Йелч с соавт. (Jeltsch et al., 2008) подсчитали, что проблемам оценки устойчивости и прогнозирования состояния популяций растений за 6 лет с 1970 по 1976 г. в основной англоязычной литературе было посвящено только 12 публикаций, а за 6 лет с 2000 по 2006 г. – 8682.

Популяции редких видов растений могут существовать в одном из трех состояний: а) стабильном, когда на протяжении достаточно длительного срока у локальной популяции сохраняется определенный размер популяционного поля, численность особей и основные структурные характеристики, б) прогрессивного развития с увеличением размера популяционного поля и численности особей, в) деградации, когда размеры популяционного поля уменьшаются, оно расчленяется на отдельные локусы, численность особей имеет устойчивую тенденцию снижаться, а сами особи отличаются пониженной жизнеспособностью.

Вне зависимости от исходного состояния популяций все они подвержены рискам, а популя-

ции редких видов – особенно (Reed et al., 2006; Директива Ради Европы, 2007; Злобин, Клименко, 2010). Основными из таких рисков являются следующие: а) фитопопуляционные, связанные с особенностями репродукции и выживанием особей (особенно всходов и проростков); б) генетические, состоящие в дрейфе генов и инбридинге, они возрастают при фрагментации популяций и снижении численности особей в них; в) ценотические, ограничивающие размножение и расселение за счет наличия конкурирующих видов, фитофагов и болезней; г) средовые, обусловленные емкостью местообитания (его способностью вместить и обеспечить ресурсами только определенное количество особей данного вида) и естественными колебаниями основных параметров среды обитания (количества осадков, температуры и др.); д) катастрофические риски, вызванные крупными природными катастрофами: наводнениями, пожарами и др.; е) риски, вызванные прямым или косвенным антропогенным воздействием.

Различия в исходном состоянии популяций на фоне стохастических рисков разной природы делают оценки устойчивости и прогнозы динамики популяций редких растений трудной задачей. Но решение этих проблем необходимо для организации охраны популяций редких видов, адекватной их состоянию и возможным трендам развития. Целью настоящей публикации является анализ возможных подходов к определению устойчивости и прогнозам динамики популяций редких видов растений.

МЕТОДОЛОГИЯ *IPSO FACTO*

В отечественной популяционной геоботанике оценка статуса, жизнеспособности, устойчивости и возможных путей трансформации популяций растений, начиная со второй половины прошлого века, в основном осуществляется на базе методологии *ipso facto*, т.е. исходя из фактического состояния популяции в момент исследования.

Теория и практика такого подхода связаны с работами Т.А. Работнова (1950), который подразделил популяции на три категории: инвазионные, нормальные и регрессивные. Позже Ю.А. Злобиным (1989, 2009) была предложена концепция и методика оценки виталитетной структуры популяций, основанная на учете соотношения в популяциях особей разного жизненного состояния. С учетом индекса виталитета популяции в этом случае подразделяются на процветающие, равновесные и депрессивные.

Используемая при этом терминология наименования типов популяций оказалась несколько двусмысленной. Действительно, сами названия типов популяций, которые устанавливаются на основе одного реже 2–3 лет учета с регистрацией соотношения в популяции особей разных онтогенетических или разных виталитетных состояний: “инвазионная”, “регрессивная” (Т.А. Работнов), “процветающая”, “депрессивная” (Ю.А. Злобин) как бы подсказывают, что какие-то популяции внедряются в ценоз, а какие-то находятся в состоянии пониженной жизнеспособности и поэтому выпадают из него. Немало исследователей стало попадать в ловушку такой терминологии и делать заключение об устойчивости или возможной деградации локальных популяций редких видов растений по однократно установленному онтогенетическому спектру (Стецук, 2002; Плотникова, 2007; Афанасьева, 2008 и др.).

Фактически эти термины, как и сама информация, на базе которой определяется категория популяции, исходно не связаны с динамическим статусом этих популяций. Такие категории, как “инвазионная”, “регрессивная” и т.п. только раскрывают: *в какой форме* существует популяция в растительном сообществе – и не более того. В зависимости от жизненной формы растения, продолжительности нахождения особей в том или ином онтогенетическом состоянии и фитоценотической среды популяции могут существовать как инвазионные, депрессивные или регрессивные в течение многих и многих десятилетий. Имеются сотни и сотни публикаций, которые это подтверждают.

Поэтому оценки динамики популяций редких видов растений и рисков их полного вымирания, основанные на регистрации фактического онтогенетического и виталитетного состояния популяций в момент учета (а это часто одногодичные, реже 2–3-годичные данные) не являются достоверными.

МЕТОДОЛОГИЯ MVP

В отличие от методологии *ipso facto* преимущественно в зарубежной популяционной экологии изначально было принято жизнеспособность и судьбу популяций определять не по их статичному состоянию в момент наблюдения, а по характеру сменяемости, т.е. временной динамики основных популяционных параметров на основе кратко-, а желательно, долговременных учетов.

Исходя из идей островной биогеографии (Shaffer, 1981; Уилкоккс, 1983; Soulé, 1987), был сформулирован постулат о минимально жизнеспособной популяции (в английской аббревиатуре MVP – minimum viable population).

Оценка минимальной жизнеспособности популяции в этом случае строится исключительно на численности особей в ней (Harris, 1987; Rai, 2003). Используя разнообразные математические модели, исследователи пытались установить некоторую пороговую численность, которая с вероятностью 95–99% позволяла популяции просуществовать не менее 100 (1000) лет. Применение упрощенных генетических моделей привело к заключению, что существует некоторое общее пороговое число для выживания популяции живых организмов, равное 50–500 шт. особей, что стало рассматриваться как “эффективный размер” популяции.

Но дальнейшее накопление фактических данных показало, что отдельные популяции в течение очень длительного времени могут существовать при низкой численности и малой популяционной плотности (Ракова, 1992; Garcia, 2003). Для прогнозирования устойчивости популяции численность особей в ней, как единственный учитываемый параметр, оказалась недостаточной. Меффе с соавт. (Meffe et al., 2002, p. 151) подвели итог этому методу анализа устойчивости популяций словами: “Было бы наивно думать, что некто с помощью простого магического числа мог бы управлять популяцией, и когда это число будет достигнуто, популяция окажется в безопасности”.

Явная несостоятельность оценок устойчивости популяций редких видов растений стимулировала переработку методологии MVP в методологию PVA, т.е. “анализа жизнеспособности популяций” (population viability analysis – PVA).

МЕТОДОЛОГИЯ PVA

Принципиальные основы метода. PVA можно определить как методологию оценки вероятности выживания популяции на протяжении определенного периода времени, основанную на комплексном анализе жизнеспособности особей в популяции и жизнеспособности популяции как биологической целостности. В отличие от MVP в PVA для прогнозирования устойчивости и тенденций развития популяций используется большой набор параметров.

Основы этого метода были заложены еще М. Шаффером (1989). В различных модификациях методология и технология PVA используются зоологами и ботаниками уже около 30 лет с целью прогнозирования рисков вымирания редких видов и предсказания темпов расширения и колонизации территорий инвазионными видами растений. В последние полтора десятилетия PVA посвящено много обзорных и методических работ (Boyce, 1992; Akçakaya, 2000; Burgman, Possingham, 2000; Menges, 2000a; Population viability analysis, 2002; Brook, 2002; Peng et al., 2002; Population viability, 2003; Tews, 2004; Злобин, 2008 и др.).

В настоящее время на практике используется четыре основных разновидности PVA (Population viability analysis, 2002; Morris et al., 2002):

1. Простой – основанный на учете числа особей в популяции и вычислении возможного тренда этой величины. Эта разновидность по существу сводится к MVP с небольшими коррекциями.

2. Структурный – базируется на матричной модели демографических характеристик популяции (при этом особи подразделяются на группы (классы) по онтогенетическому состоянию или размеру), включающих удельную скорость роста популяции, плодовитость особей, риск отмирания разных групп особей и др.

3. Метапопуляционный – применяемый по отношению к комплексу популяций или к фрагментированной популяции и учитывающий темпы фрагментации и риски отмирания отдельных субпопуляций.

4. “Пространственно точный” – включающий обязательное картирование популяционных по-

лей, что позволяет учитывать размеры субпопуляций и реальные расстояния между ними.

Важным этапом в развитии PVA явилась разработка “многовидового PVA”, когда оцениваются все виды, составляющие сообщество (Noon et al., 1999). Реализация PVA по отношению ко всем доминирующим или характерным видам определенного фитоценоза дает возможность оценить устойчивость и тренд трансформации такого растительного сообщества как единого целого (Morris et al., 1999).

Прогрессивное развитие методологии PVA привело к осознанию необходимости включения в реализуемые модели данных о состоянии и динамике местообитаний популяций. Было показано, что эколого-фитоценозическая обстановка в большом числе случаев определяет риск вымирания популяций даже в большей степени, чем параметры самих этих популяций (Linder et al., 2004; Reed et al., 2006). Например, Машински с соавт. (Maschinski et al., 2006), используя детерминистскую и стохастическую модели PVA и регистрируя в течение семи лет состояния популяций эндемичного кустарника *Purshia subintegra* в сухие и влажные годы, установили, что его популяции имеют тенденцию к вымиранию во влажные годы, тогда как в сухие годы они устойчиво развиваются.

Риски, вытекающие из среды обитания, для растений чаще всего важнее рисков, обусловленных их биологией и структурой популяций. Признание ключевой роли эколого-фитоценозической среды в устойчивости и жизнеспособности популяций растений явилось важным теоретическим обобщением, которое, безусловно, серьезно повлияет на дальнейшее развитие PVA. В его перспективных моделях преувеличенная роль демографических процессов и экологии видов будет замещаться показателями, характеризующими состояние и пути трансформации среды обитания видов растений.

Расчетные процедуры. При реализации методологии PVA используется широкий набор методов математической статистики. Это регрессионный анализ, включая пошаговую и множественную регрессию, матричная алгебра, тренд-анализ и др. (Löfgren et al., 2000; Kaye, 2001; Kaye, Pyke, 2003; Krishnauya et al., 2004).

В простейших случаях при прогнозировании рисков вымирания популяции данные о числе особей в ней за несколько лет просто обрабатывают методом линейной регрессии, что позволяет выявить вероятный тренд динамики численности на последующие годы (Elder et al., 2003).

Элементарной исходной моделью в расчетах динамики популяций на базе методологии PVA является уравнение:

$$N_{t+1} = \lambda N_t,$$

где N_t – число особей в популяции в год t , λ – скорость роста популяции.

При $\lambda > 1$ численность особей в популяции возрастает, при $\lambda < 1$ – уменьшается. При учете стохастических процессов в популяции используется $\log \lambda$ (García, 2003):

$$\lambda_s = (\log N_0 - \log N_t)/t.$$

Суть здесь в том, что при вычислении λ за ограниченное число лет наблюдений его значение оказывается не точным, и тогда при компьютерном моделировании оно заменяется величиной, которая стохастически варьирует вокруг найденного среднего значения.

Для повышения надежности прогнозов применительно к популяциям растений в расчетной части PVA современные исследователи чаще всего используют не алгебраические уравнения, а линейные матричные модели, в том числе детерминистские и стохастические. Они включают данные не только о численности особей, но и о вероятности их перехода из одного состояния в другое, об удельной плодовитости, средней смертности особей и др. Такие модели позволяют учитывать также средовую стохастичность, которая отражает возможное воздействие на популяцию таких факторов, как фитофаги, наводнения, пожары, загрязнение местообитаний и др. В матричных моделях точность прогноза повышается, если в выборках численность особей разных возрастных классов одинакова (Múnzbergová, Ehrlén, 2005). Описание системы необходимых расчетов в матричных моделях PVA приведено в работе Морриса с соавт. (Morris et al., 1999).

Для повышения точности прогноза предлагается учитывать “демографическую стохастичность”, т.е. случайные факторы, воздействующие на онтогенез растений в популяции. В этой связи разрабатывается так называемый “анализ чувствительности” (sensitivity analysis – SA), направленный на установление тех факторов, которые существенны для данной популяции и которые в силу этого должны быть включены в анализ, проводимый по технологии PVA. SA включает дополнительный параметр v – скорость изменения жизнеспособности особей в форме dN/dv . Было установлено, что чувствительность к демографической стохастичности больше у взрослых

особей, находящихся в состоянии репродукции, и меньше у ювенильных особей (Воусе, 2001).

Существует еще “средовая стохастичность”, на которую также желательно вносить поправки. Косвенной мерой средовой стохастичности является отношение дисперсии к среднему значению σ^2/\bar{x} (Bell et al., 2003), вычисляемому для основных морфоструктурных параметров особей растений (фитомассы, листового аппарата, признаков репродукции).

Необходимо признать, что основные разработанные модели PVA требуют методологической доработки. Обращается внимание (Coulson et al., 2001) на то, что основная модель PVA предполагает сохраняемость соотношения особей растений с разным уровнем жизнеспособности по годам на прогнозируемый период. Фактически это далеко не всегда так, и необходимо вводить соответствующие поправки для получения достоверного прогноза состояния популяций.

Для повышения точности предсказания возможного вымирания редкого вида растения в схему расчетов PVA следует включать больше данных о характере местообитания, тогда как исследователи пока еще склонны придавать значительный вес генетике или стохастичности демографических процессов (Воусе, 1992).

По своей сущности модели PVA требуют, чтобы учеты состояния популяции проводились на протяжении непрерывного и достаточно длительного срока. Некоторые исследователи считают, что для получения необходимой исходной информации о состоянии популяции и уверенной оценки вероятности вымирания необходимы данные не менее чем за 4 вегетационных периода (Menges, 2000b). Но такой период, по мнению некоторых специалистов, делает прогнозы динамики популяций мало достоверными (Fieberg, Ellner, 2000). Доак с соавт. (Doak et al., 2005) показали, что при использовании модели PVA с демографическими данными пятилетний период получения исходных материалов недостаточен для надежного прогнозирования. МакКарти с соавт. (McCarthy et al., 2001) полагают, что для прогноза состояния популяций на 100 лет необходимы исходные данные как минимум за 10 лет непрерывных наблюдений. Использование 1–3-летних данных даже с последующими аппроксимациями вообще не соответствуют методологии и технологии PVA. Чем короче ряд наблюдений, тем больше вероятность пропустить важные для изучаемой популяции свойства и события. В работе Джакемин с соавт. (Jacquetun et al., 2007) приведены уникальные данные по результатам наблюдений на протяжении 25 лет

Схема для выбора конкретного метода расчетов в PVA

Число популяций для анализа	Тип исходных данных	Минимальное число лет наблюдений, необходимых для получения исходных данных	Метод PVA
Одна	Число особей	≥ 10	Анализ риска вымирания на основе численности
Одна	Демографическая и другая информация	≥ 2	Матричные модели
Несколько	Число особей	≥ 10	Многопопуляционный анализ риска вымирания

за популяцией *Spiranthes spiralis* (Orchidaceae). Оказалось, что число особей в этой популяции по годам варьировало от 80 до нескольких штук, а доля цветущих растений менялась от 0 до 100%. Очевидно, что по случайному отрезку в 3–5 лет из этого 25-летнего периода наблюдений за популяцией можно прийти к неадекватным выводам о ее жизнеспособности.

Правда, разрабатываются разные приемы коррекции для тех случаев, когда исходная информация о популяциях не полная. Если в рядах многолетних наблюдений за популяцией есть пропуски или ошибки, то используется специальная модель EGSS, базирующаяся на диффузной аппроксимации и смягчающая такие ошибки (Humbert et al., 2009).

Объем расчетов при реализации PVA очень большой, поэтому для их выполнения разработан ряд компьютерных программ: POPULUS, VORTEX, RAMAS, GAPPs и др. По состоянию на 2012 г., доступна версия VORTEX 9.99 и некоммерческая программа POPULUS, к которым имеются подробные руководства (Lacy, 1993; Miller, Lacy, 2005; Alstad, 2007). Полный скрипт для матричной модели и макрос для вычисления вероятности переходов растений из одного состояния в другое приведен в работе Бауер (Bauer, 2006). Имеется небольшая программа на бейсике, а также набор команд для реализации прикидочных расчетов в пакете Excel (Morris et al., 1999). Работа с этими программами существенно ускоряет расчеты, но требований к качеству исходной информации компьютерные модели не снимают.

Брук с соавт. (Brook et al., 2002) провели на примере 21-й популяции проверку основных компьютерных программ, реализующих PVA: GAPPs, IMMAT, RAMAS, VORTEX. Оказалось, что выполненные с их помощью прогнозы совпадали с достаточной точностью, и между “мощностью” этих программ существенной разницы не было. Моррис с соавт. (Morris et al., 1999) предлагают

простую схему для выбора конкретного метода расчетов в PVA (таблица).

Как упрощение математической модели, так и неполный или некачественный исходный материал делают прогнозы состояния популяций неточными (Grimm et al., 2005). При недостатке исходной информации методология PVA однозначно ведет к ошибочным выводам. Однако сбор многолетних данных на постоянных площадках или трансектах, учеты состояния маркированных особей растений составляют серьезную организационную проблему, которая пока не получила полного решения как в западноевропейских и американских, так и в российских условиях проведения научных исследований.

Условия результативности метода PVA. По мнению Гросс (Gross, 2002) существует три главных условия, необходимых для обеспечения точности моделей PVA: 1 – наличие достаточно больших репрезентативных выборок маркированных особей растений, находящихся в разном онтогенетическом и жизненном состоянии, 2 – длительный период наблюдений за маркированными растениями, составляющий не менее 5–7 лет, а для некоторых многолетников нередко десятилетие и больше, 3 – обязательный стохастический отбор маркированных особей.

Еще раньше Аксакайя с соавт. (Akçakaya et al., 1999), обсуждая методологию PVA, пришли к заключению, что для ее результативного использования нужна информация о демографических процессах в популяции, данные о репродукции, о соотношении пестичных и тычиночных форм (если растения однополые), результаты оценки жизнеспособности особей, выраженность плотностнозависимых эффектов, данные об удельной скорости роста популяции – всего 57 таких позиций. Это полностью объясняет, почему работ по прогнозированию динамики популяций редких видов растений с использованием методологии

PVA не очень много в зарубежной литературе и пока почти нет в отечественной.

Современные специалисты полагают, что как минимум для реализации методов PVA необходимы следующие данные: а) численность особей в популяции, б) показатель рождаемости, в) показатель смертности, г) удельная плодовитость растений, д) демографическая структура популяции с подразделением особей по классам онтогенетического или виталитетного состояния (не менее 3–5 классов, хотя в отдельных исследованиях используется подразделение до 15 классов). Подбор таких показателей индивидуален для разных видов растений. PVA не дает универсальных решений в связи с индивидуальностью биологии и экологии видов и специфичностью эколого-ценотической обстановки, в пределах которой находится изучаемая популяция. Для каждого вида растения и для каждой ситуации задачу приходится решать заново (Злобин и др., 2013).

В PVA постулируется, что не все учитываемые и включаемые в модель параметры одинаково важны. Рамула (Ramula, 2006) оценивал риск вымирания 37-и видов растений разных жизненных форм и пришел к заключению, что для прогнозирования устойчивости популяций длительно живущих древесных форм нужно учитывать меньше параметров, чем для малолетних травянистых растений. Адамс с соавт. (Adams et al., 2005) на основе 15-летнего изучения популяций *Helenium virginicum* установили, что у видов растений, создающих почвенные банки семян, для прогноза устойчивости популяций важнее оценка численности семян в почвенном банке, чем численность особей в них. К аналогичному выводу пришли Мейер с соавт. (Meyer et al., 2006) при изучении популяций редкого вида пустынь *Lepidium papilliferum*. Лефгрен с соавт. (Löfgren et al., 2000) показали на примере однолетника из сем. Asteraceae, что динамика его популяции была обусловлена не только количеством производимых семян, но и наличием необходимых микро-местообитаний для их прорастания. Динамику этой популяции определяли оба эти фактора во взаимодействии. Для двудомных растений приходится учитывать гендерную структуру популяций. В популяциях диплоидных и гексаплоидных форм *Aster amellus* гексаплоидные формы имели лучшие шансы на выживание (Münzbergová, 2011), что подчеркивает недопустимость игнорирования генетической структуры популяций.

Со стороны эколого-фитоценотической обстановки популяциям редких видов растений угрожают: а) системные факторы, такие как прямое

планомерное уничтожение полезных видов, биологические инвазии, разрушение местообитаний, сукцессии и др.; б) разнообразные случайные факторы. Учет этих факторов также необходим для получения надежных прогнозов уровня устойчивости популяций любых видов растений.

В условиях нарастающего антропогенеза наиболее существенными для сохранения жизнеспособности популяций растений чаще всего оказываются утрата местообитаний, фрагментация популяций и инвазионные внедрения видов с большей конкурентной способностью (Noon et al., 1999). Гарсия (Garcia, 2008) на основании 6-летних наблюдений за популяциями редкого вида *Petrocoptis pseudoviscosa* пришел к выводу, что наибольший риск вымирания имеют популяции малого размера при их нахождении в экстремальных и сильно флюктуирующих экологических условиях. Ведущую роль изменчивости местообитаний в стабильности популяций по сравнению со свойствами видов и демографическими характеристиками популяций подтверждают Брук с соавт. (Brook et al., 2006), которые пришли к этому мнению, обобщая литературные данные о популяциях 1198 видов растений и животных.

В целом, трудностей на пути эффективного использования методологии и методики PVA немало. Помимо нерепрезентативности и случайности исходных данных о редких видах растений они включают и факторы, которые Шаффер (1989) называл неопределенностями. К их числу он относил: а) случайности в самих демографических процессах, б) случайности и непредсказуемости в изменениях экологической среды, в) возможность воздействия на популяции катастрофических факторов типа пожаров, наводнений и т.п. и г) непредсказуемость генетических изменений в популяциях, вызванных дрейфом генов и инбридингом. При этом в небольших популяциях с малым числом особей роль этих факторов возрастает, а при прогнозировании жизнеспособности крупных популяций эти факторы сказываются неодинаково в разных частях популяционного поля, что также ведет к ошибкам прогнозирования.

Мнения специалистов о фактической точности прогнозов в PVA расходятся. Некоторые авторы полагают, что метод не дает надежных практически значимых результатов (McCarthy et al., 2001). Негативные, несодержательные результаты, которые получают отдельные исследователи, применяя PVA, по мнению Шаффера с соавт. (Shaffer et al., 2002), связаны с тремя основными причинами: 1) метод применяется при недостаточном

количестве исходной информации, 2) применение метода к популяциям с крайне низкой численностью особей, тогда как, по его данным, метод дает надежные прогнозы для популяций с численностью особей не меньше 1500 шт., 3) жизнеспособность популяций оценивается на слишком коротком отрезке времени.

Но отношение большинства ученых противоположное. Менгес (Menges, 2000a) по результатам применения PVA к популяциям 95 видов растений пришел к заключению о полезности PVA. Брук с соавт. (Brook et al., 2000, p. 385) использовали данные по 21-му виду растений и проводили прогноз в двух вариантах: по $\frac{1}{2}$ выборки и по полному ее объему. Оказалось, что точность прогнозирования в обоих случаях высокая. Их вывод достаточно категоричен: “PVA – это работоспособный и достаточно точный инструмент для оценки статуса редких видов”. В целом, большинство специалистов, освоивших методику PVA, считает, что этот метод дает самую важную информацию, которая нужна для разработки мероприятий по защите редких видов и редких экосистем. PVA наиболее полезен для оценки популяций видов, в отношении которых есть мнение, что они вымирают.

Обобщая итоги исследований многих специалистов за последние десятилетия, можно утверждать, что основными элементами успешности применения PVA являются: 1) наличие полной информации об аутобиологии и аутоэкологии вида растения, популяции которого изучаются; 2) всесторонняя оценка местообитаний, с которыми связаны локалитеты популяций, с установлением возможных их трансформаций естественной и катастрофической природы; 3) определение уровня адаптируемости особей и популяций к изменениям среды обитания; 4) полная информация об исходном состоянии популяций, включая все важные для анализируемой ситуации параметры. Наличие данных длительного мониторинга за состоянием популяций на протяжении как минимум 5–7 лет.

PVA в действии. С помощью PVA уже выполнено немало исследований, которые дали полезные результаты для понимания механизмов динамики популяций и для организации охраны редких видов растений. Так, Машински с соавт. (Maschinski et al., 1997), используя материалы семилетних наблюдений и компьютерную программу RAMAS, установили, что популяции одного из редких видов *Astragalus* за прогнозируемый период в 100 лет полностью вымрут без защиты от выпатывания. В работе Менгес с соавт. (Menges et al., 2006) на основе 13-летних наблюдений за 83 популяция-

ми редкого растения *Dicerandra frutescens* с использованием технологии PVA показано, что сохранение популяций ($\lambda > 1$) возможно только при выжиганиях (пожарах) с интервалом в 6–12 лет. Как редкие, так и более частые пожары ведут к деградации популяций главным образом за счет развития конкурирующих видов.

В Канаде с помощью методики PVA установлены пределы изъятия особей из популяций *Panax quinquefolium* и *Allium triciccum*. Для первого вида риск полного вымирания возникает при снижении численности особей до 30–90 шт. в популяции, а у второго вида – до 140–480 (Nantel et al., 1996). Угроза вымирания малочисленных популяций выявлена у *Cypripedium fasciculatum* (Newton et al., 2010). Для популяций редкого вида *Euphorbia clivicola* установлен риск полного вымирания на протяжении 30 лет при условии отсутствия необходимых мер по охране и поддержанию этого растения (Pfab, Witkowski, 2000). Аксакайя с соавт. (Аксакайя, Sjögren-Gulve, 2000) выделили 11 научных и прикладных ситуаций, когда PVA оказывается эффективным, а иногда и единственным инструментом для решения проблемы. В первую очередь это оценка риска вымирания редкого вида, проверка применяемых методов охраны редкого вида и т.п.

Кроме анализа устойчивости популяций редких видов растений, PVA начали успешно применять для анализа трендов развития инвазионных, в том числе сорных видов растений. Осункойя с соавт. (Osunkoya et al., 2010), используя более 2000 маркированных особей *Lantana camara*, установили, что $\lambda = 3.449$, и это свидетельствует о прогрессивном увеличении размера популяций этого сорняка в Австралии. Енгеджанс с соавт. (Jongejans et al., 2010) изучили инвазию трех сорных для Европы видов (*Carlina vulgaris*, *Tragopogon pratensis*, *Hypochaeris radicata*) и нашли, что темпы инвазии для разных физико-географических регионов этого континента существенно отличаются. Это также говорит о работоспособности методов PVA.

В США технология PVA в настоящее время используется для организации эффективной охраны редких видов растений еще недостаточно и охватывает менее $\frac{1}{3}$ таких видов (Morris et al., 2002), но с каждым годом объемы подобных исследований в США возрастают (Tiens et al., 2010).

Методология PVA уже в настоящее время позволила сформулировать ряд общих научных заключений об условиях устойчивости или угрозы полного вымирания редкого вида. Показано, что

а) благоприятные местообитания, расположенные территориально близко друг к другу, лучше для сохранения редких видов, чем находящиеся на значительном отдалении друг от друга; б) в климаксных лесах шансы на сохранение редких видов выше, чем в сукцессионных; в) территориально крупные благоприятные местообитания предпочтительнее, чем мелкие; г) популяции видов растений с высокими репродуктивными выходами имеют больше шансов на сохранение; д) варьирование свойств местообитаний во времени снижает шансы на выживание популяций растений.

Обосновано сделан вывод о том, что фенотипическая изменчивость благоприятствует выживанию редких видов растений. С этим согласны Бейссингер и Вестфал (Beissinger, Westphal, 1998, р. 6), которые писали: “Мы установили, что устойчивость является наибольшей в популяциях с высокой изменчивостью основных популяционных параметров, потому что некоторые особи имеют много больший потенциал выживания, чем в среднем для особей популяции, и таким образом, они не выпадают из популяции с той скоростью, которая характерна для популяции в целом”.

Отдельные специалисты считают, что PVA в настоящее время больше поставил вопросов, чем дал ответов. При этом Рид с соавт. (Reed et al., 2002, р. 8) особенно подчеркивают ограничения в использовании и трактовке результатов PVA, связанные с необходимостью иметь исходные данные высокого качества, с обязательной осторожной оценкой результатов, с рассмотрением результатов только как гипотезы. Особенный акцент они делают на “недопустимости использования PVA для определения минимального размера популяции”.

Актуальной проблемой является создание базы данных по видам редких растений с регистрацией тех признаков особей и популяций, которые необходимы для использования современного аппарата PVA. Кстати, для видов растений Центральной Европы создаются базы данных для решения специальных задач. Например, база данных CLO-PLA 3 по клоновым видам растений, которая содержит уже более 186 тыс. записей (Кауе, Руке, 2003).

Чем глубже разрабатывается технология PVA, тем справедливее оказывается высказывание Бергмана и Поссингама (Burgman, Possingham, 2000, р. 112): “В настоящее время мы имеем доступные для нас инструменты, которыми не можем воспользоваться”. Не можем потому, что инструменты PVA требуют долгосрочных разносторонних данных о популяциях растений и о среде их оби-

тания, данных, получению которых препятствует действующая система организации научных исследований и их финансирования. Не следует упускать из вида, что PVA – это математико-статистическая модель, и как любая модель она составлена на основе определенных допущений и предположений, за рамками которых модель утрачивает смысл.

Следует подчеркнуть, что PVA не является методологией *предсказания* судьбы популяции или вида, это методология нахождения *вероятности* такого события, т.е. шансов на выживание (Noon et al., 1999). Нельзя не согласиться с Бейссингер (Beissinger, 2002, р. 14), который писал, что “будущее PVA в сильной степени зависит от того каким способом биологи, занимающиеся охраной природы, будут развивать и применять модели PVA, и как они смогут представить результаты политикам и менеджерам”.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В целом, проблема снижения биоразнообразия, утраты редких видов растений имеет нарастающую актуальность, и многие специалисты искали и ищут пути для объективной оценки устойчивости популяций редких видов растений, рисков их вымирания и возможностей минимизировать эти риски. Для решения этих задач использовались различные методологические подходы. Это оценка онтогенетической и виталитетной структуры популяций, анализ динамики численности особей в популяциях, прогнозы, основанные на учете комплекса признаков особей, популяций и условий, в которых они находятся.

При сопоставлении двух частично параллельно развивающихся научных школ – отечественной и зарубежной, работы которых одинаково ориентированы на оценку жизнеспособности и прогнозирование трендов развития популяций растений, можно видеть, что отечественная школа базируется на популяционной *статике* как достаточной для понимания будущего популяций, а зарубежная исходно была ориентирована на *динамику* популяционных процессов. У каждого из этих подходов есть свои плюсы и минусы. Недостаток отечественных разработок – практически полное игнорирование реальных трендов популяционных процессов, а крупный минус западной школы – это перегрузка моделей целым комплексом поправочных коэффициентов λ , dN/dv и т.п., среди которых буквально тонет реальное состояние изучаемой популяции. Объединение и взаимное обогащение двух научных школ, безусловно, при-

ведет к созданию более мощных инструментов для прогнозирования динамики популяций растений, особенно редких.

В настоящее время наиболее глубоко проработанным и теоретически обоснованным является метод оценки жизнеспособности популяций – PVA. Успех и перспективность методологии PVA связаны с тем, что это не просто метод для анализа состояния популяций, а мощный стимул для организации долгосрочных работ по изучению биологии и экологии видов, а многовидовой PVA – еще и стимул для комплексного изучения экосистем.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Афанасьева Е.А.* Структура ценопопуляций башмачника точечного в Олекминском заповеднике // *Фундаментальные и прикладные проблемы ботаники в начале XXI века*. Ч. 5. Петрозаводск: Карельский НЦ РАН, 2008. С. 12–15.
- Директива Ради Європи 92/43/ЕЕС про збереження природних типів оселищ (habitats) та видів природної фауни й флори / под ред. *Кагало О.О., Проць Б.Г.* Київ, 2007. 202 с.
- Злобин Ю.А.* Теория и практика оценки виталитетного состава популяций растений // *Ботан. ж.* 1989. Т. 74. № 6. С. 769–781.
- Злобин Ю.А.* Оценка уровня стабильности популяций растений // *Мат-лы науч.-пр. конф. СНАУ*. 2008. Т. 3. С. 181–182.
- Злобин Ю.А.* Популяционная экология растений: современное состояние, точки роста. Сумы: Университетская книга, 2009. 265 с.
- Злобин Ю.А., Клименко Г.О.* Що ми знаємо і що не знаємо про рідкісні рослини // *Чорноморський ботанічний журнал*. 2010. Т. 6. № 2. С. 150–161.
- Злобин Ю.А., Скляр В.Г., Клименко А.А.* Популяции редких видов растений: теоретические основы и методика изучения. Сумы: Унив. книга, 2013. 439 с.
- Плотникова И.А.* Состояние популяций видов рода *Listera* (Orchidaceae) в Печерско-Ильчском заповеднике (Республика Коми, Россия) // *Актуальні проблеми ботаніки та екології*. Київ: ФСЦ, 2007. С. 167–169.
- Работнов Т.А.* Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // *Тр. Ботан. инст. АН СССР. Сер. Геоботаника*. 1950. Вып. 6. С. 7–204.
- Ракова М.В.* Биология редких видов растений заповедника “Кедровая Падь”. Владивосток: Дальнаука, 1992. 175 с.
- Стецук Н.П.* Состояние ценопопуляций *Dactylorhiza incarnata* (L.) Soo. (Orchidaceae) урочища Луневое участка Буреинская степь Оренбургского степного заповедника // *Фундаментальные и прикладные проблемы популяционной биологии*. Нижний Тагил, 2002. С. 166–168.
- Уилкоккс Б.А.* Островная экология и охрана природы // *Биология охраны природы / Под ред. Сулей М., Уилкоккс Б. М.*: Мир, 1983. С. 117–142.
- Шаффер М.* Минимальные жизнеспособные популяции: как быть с неопределенностью? // *Жизнеспособность популяций*. М.: Мир, 1989. С. 93–116.
- Adams V.M., Marsh D.M., Knox J.S.* Importance of the seed bank for population viability and population monitoring in a threatened wetland herb // *Biol. Conserv.* 2005. V. 124. P. 425–436.
- Akçakaya H.R., Burgman M.A., Ginzburg L.R.* Applied population ecology: principles and computer exercises using RAMOS. N.Y.: Sinauer Ass., 1999. 285 p.
- Akçakaya H.R., Sjögren-Gulve P.* Population viability analyses in conservation planning: an overview // *Ecol. Bulletins*. 2000. V. 48. P. 9–21.
- Alstad D.* The Populus help system. Minnesota: Minn. Univ., 2007. 125 p.
- Bauer B.D.* The population dynamics of tancy ragwort (*Senecio jacobaea*) in north-western Montana. Bozeman: Montana State Univ., 2006. 220 p.
- Beissinger S.R.* Population viability analysis: past, present, future // *Population viability analysis*. Chicago: Univ. Chicago Press, 2002. P. 5–15.
- Beissinger S.R., Westphal M.I.* On the use of demographic models of population viability in endangered species management // *J. Wildlife Managem.* 1998. V. 62. P. 821–841.
- Bell T.J., Bowles M.L., McEachern A.K.* Projecting the success of plant population restoration with viability analysis // *Ecol. Studies*. 2003. V. 165. P. 313–348.
- Boyce M.S.* Population viability analysis // *Ann. Review Ecol. and System.* 1992. V. 23. P. 481–497.
- Boyce M.S.* Population viability analysis: development, interpretation, and application // *Modeling in natural resource management / Eds. T.M. Shenk, A.B. Franklin*. N.Y.: Island Press, 2001. P. 123–145.
- Brook B.W., O'Grady J., Chapman A. et al.* Predictive accuracy of population viability analysis in conservation biology // *Nature*. 2000. V. 404. P. 385–387.
- Brook B.W., Burgman M.A., Akçakaya H.R. et al.* Critiques of PVA ask the wrong question: throwing the heuristic baby out with the numerical bath water // *Conserv. Biol.* 2002. V. 16. № 1. P. 262–263.
- Brook B.W., Traill L.W., Bradshaw J.A.* Minimum viable population size and global extinction risk are unrelated // *Ecol. Letters*. 2006. V. 9. № 4. P. 375–382.
- Burgman M., Possingham H.* Population viability analysis for conservation: the good, the bad and the undescribed // *Genetics, demography and viability of fragmented population / Eds. Yong A., Clarke G. L.*: Cambridge Univ. Press, 2000. P. 97–112.

- Coulson T., Mace G.M., Hudson E. et al.* The use and abuse of population viability analysis // *Trend in Ecol. and Evol.* 2001. V. 16. № 5. P. 219–221.
- Doak D.F., Gross K., Morris W.F.* Understanding and predicting the effects of sparse data on demographic analyses // *Ecol.* 2005. V. 86. № 5. P. 1154–1163.
- Elder B.D., Shahani P., Doak D.F.* The problems and potential of count-based population viability analysis // *Population viability in plants* / Eds. Brigham C.A., Schwartz M.W. Heidelberg: Springer Verlag, 2003. P. 173–183.
- Fieberg J., Ellner S.R.* When is meaningful to estimate an extinction probability? // *Ecol.* 2000. V. 81. P. 2040–2047.
- Garcia M.B.* Demographic viability of a relict population of the critically endangered plant *Barderea chouardii* // *Consrv. Biol.* 2003. V. 17. № 6. P. 1672–1680.
- Garcia M.B.* Life history and population size variability in a relict plant. Different routs towards long-term persistence // *Diversity a Distribution.* 2008. V. 14. P. 106–113.
- Grimm V., Revilla E., Groeneveld J.* Importance of buffer mechanisms for population viability analysis // *Conserv. Biol.* 2005. V. 15. № 2. P. 578–580.
- Gross K.* Efficient data collection for estimating growth rate of structured population // *Ecol.* 2002. V. 83. P. 1762–1767.
- Harris R.B., Shaffer M.L., Maguire L.A.* Sample sizes for minimum viable population estimation // *Conserv. Biol.* 1987. V. 1. P. 72–76.
- Hermý M., Endels P., Jacquemyn H. et al.* Conservation of plants // *Encyclop. Life Sci.* N.Y.: J. Wiley, 2007. 8 p.
- Humbert J.Y., Mills L.C., Horne J.S. et al.* A better way to estimate population trends // *Oikos.* 2009. V. 118. P. 1940–1946.
- Jacquemyn H., Brys R., Hermý M. et al.* Long-term dynamics and population viability in one of the last population of the endangered *Spiranthes spiralis* (Orchidaceae) in the Netherlands // *Biol. Conserv.* 2007. V. 134. P. 14–21.
- Jeltsch F., Moloney K.A., Schurr F.M. et al.* The state of population modeling in light of environmental change // *Perspectives Plant Ecol., Evol. Syst.* 2008. V. 9. P. 171–189.
- Jongejans E., Jorritsma-Wienk L.D., Becker U. et al.* Advances in plant demography using matrix models // *J. Ecol.* 2010. V. 98. № 2. P. 279–289.
- Kaye T.N.* Population viability analysis of endangered plant species: an evaluation of stochastic methods and application to a rare prairie plant. Oregon: Oregon State Univ., 2001. 200 p.
- Kaye T.N., Pyke D.A.* The effects of stochastic techniques on estimates of population viability from transition matrix models // *Ecol.* 2003. V. 84. № 6. P. 1464–1476.
- Klimešová J.* CLO-PLA 3: a step forward in understanding clonal growth diversity in Central European flora // *Plant – Environment – Trait linkage. Perspectives in functional community ecology research.* Oldenburg: Oldenburg Univ., 2008. P. 13.
- Krishnayya N.S., Sreehari M., Pandya B. et al.* Population viability analysis for herbaceous vegetation: a stochastic model and projections by simulation // *Current Sci.* 2004. V. 86. № 11. P. 1534–1538.
- Lacy R.C.* VORTX: a computer simulation model for population viability analysis // *Wildlife Research.* 1993. V. 20. № 1. P. 45–65.
- Linder E.T., Klaus N.A., Buehler D.A.* Population viability as a measure of forest sustainability // *Southern Forest Sci.: past, present a. future* / Eds. Rauscher H.M., Johnsen K. South. Res. Station: USFS, 2004. P. 307–317.
- Löfgren P., Eriksson O., Lehtilä K.* Population dynamics and the effect of disturbance in the monocarpic herb *Carlina vulgaris* (Asteraceae) // *Ann. Bot. Fennici.* 2000. V. 37. P. 183–192.
- Maschinski J., Fraye R., Rutman S.* Demography and population viability of an endangered plant species before and after protection from trampling // *Conserv. Biol.* 1997. V. 11. № 4. P. 990–999.
- Maschinski J., Baggs J., Quintana-Ascencio P. et al.* Using population viability analysis to predict the effects of climate change on the extinction risk of an endangered limestone endemic shrub, Arizona cliffrose // *Conserv. Biol.* 2006. V. 20. № 1. P. 218–228.
- McCarthy M.A., Possingham H.P., Day J.R.* Testing the accuracy of population viability analysis // *Conserv. Biol.* 2001. V. 15. № 4. P. 1030–1038.
- Meffe G., Nielsen L.A., Knight R. et al.* Ecosystem management. Adaptive, community-based conservation. Washington: Island Press, 2002. 333 p.
- Menges E.S.* Population viability analysis in plants: challenges and opportunities // *Trend Ecol. Evol.* 2000a. V. 15. № 2. P. 51–56.
- Menges E.S.* Application of population viability analyses in plant conservation // *Ecol. Bulletins.* 2000b. V. 48. P. 73–84.
- Menges E.S., Ascencio P.F., Weekley C.W. et al.* Population viability analysis and fire return intervals for an endemic Florida scrub mint // *Biol. Conserv.* 2006. V. 127. P. 115–127.
- Meyer S.E., Quinney D., Weaver J.* A stochastic population model for *Lepidium papilliferum* (Brassicaceae), a rare desert ephemeral with a persistent seed bank // *Amer. J. Bot.* 2006. V. 93. P. 891–902.
- Miller P.S., Lacy R.C.* VORTEX: a stochastic simulation of extinction process. Apple Valley: CBSG, 2005. 150 p.
- Morris W.F., Doak D., Groom M. et al.* A practical handbook for population viability analysis. L.: The Natur. Conserv., 1999. 83 p.
- Morris W.F., Bloch P.L., Hudgenes B.R.* Population viability analysis in endangered species recovery plans:

- past use and future improvements // *Ecol. Appl.* 2002. V. 12. № 3. P. 708–712.
- Münzbergová Z. Population dynamics of diploid and hexaploid population of a perennial herb // *Annals Bot.* 2011. V. 108. № 2. P. 1259–1270.
- Münzbergová Z., Ehrlén J. How best to collect demographic data for population viability analysis models // *J. Appl. Ecol.* 2005. V. 42. № 6. P. 1115–1120.
- Nantel P., Gagnon D., Nault A. Population viability analysis of American ginseng and wild leek harvested in stochastic environment // *Conserv. Biol.* 1996. V. 10. № 2. P. 22–42.
- Newton R.E., Massatti R.T., Thorpe A.S. et al. Population viability analysis for the clustered lady's slipper (*Cypripedium fasciculatum*). Corvallis (USA): BLM, 2010. 15 p.
- Noon B.R., Lamberson R.H., Boyce M.S. et al. Population viability analysis: a primer on its principal technical concepts // *Ecological stewardship* / Eds. Szro R.C., Johnson K. et al. Oxford: Elsevier Sci., 1999. P. 87–134.
- Osunkoya O.O., Perrett C., Fernando C. Population viability analysis models for *Lantana camara* L. (Verbenaceae): a weed of national significance // 17th Australian Weeds Conf. 2010. P. 99–102.
- Peng S.L., Wang D.P., Li Q.F. Advances in plant population analysis // *Acta Ecol. Sinica.* 2002. V. 12. P. 2175–2185.
- Pfab M.F., Witkowski E.T. A simple population viability analysis of the critically endangered *Euphorbia clivicola* R.A. Dayer under four management scenarios // *Biol. Conserv.* 2000. V. 96. P. 263–270.
- Population viability analysis / Eds. Beissinger S.R., McCullough D.R. Chicago: Univ. Chicago Press, 2002. 593 p.
- Population viability in plants conservation, management and modeling of rare plants / Eds. Brigham C.A., Schwartz M.W. N.Y.: Springer Verlag., 2003. 362 p.
- Rai U.K. Minimum size for viable population and conservation biology // *Our Nature.* 2003. № 1. P. 3–9.
- Ramula S. Population viability analysis for plants: practical recommendations and applications. Stockholm: Stockholm Univ., 2006. 15 p.
- Reed J.M., Mills L.S., Dunning J.B. et al. Emerging issues in population viability analysis // *Conserv. Biol.* 2002. V. 16. № 1. P. 8–19.
- Reed J.M., Akçakaya H.R., Burgman M. et al. Critical habitat // The endangered species act at thirty: conserving biodiversity in human-dominated landscapes. V. 1. / Ed. Scott J.M. N.Y.: Island Press, 2006. P. 164–177.
- Schwartz M.W., Brigham C.A. Why plant population assessment? // *Ecol. Studies.* 2003. V. 165. P. 3–7.
- Shaffer M.L. Minimum population size for species conservation // *BioSci.* 1981. V. 31. № 2. P. 131–134.
- Shaffer M., Watchman L.H., Snape III W.I. et al. Population viability analysis and conservation policy // *Population viability analysis* / Eds. Bessinger R., McCullough D.R. Chicago: Chicago Univ. Press, 2002. P. 123–142.
- Soulé M.E. Viable population for conservation. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 1987. 189 p.
- Tews J. Plant population viability analysis in conservation biology: a review. N.Y.: Elatis Modeling and Consulting Inc., 2004. 13 p.
- Tiens M., Skogen K., Vitt P. et al. Optimal monitoring of rare plant population: report for USDA forest service. Chicago: Chicago Bot. Garden, 2010. 57 p.

Stability and Dynamics of Rare Plant Species Populations in Protected Natural Areas

A. A. Klimenko, Yu. A. Zlobin

Sumy National Agrarian University, Sumy, Ukraine

During the last decades, the biodiversity has been reduced. The decrease in the biodiversity of the plant cover occurs primarily due to an extinction of rare plant species. The article presents some theoretical basis and methodical approaches that allow one to assess the level of threat of rare species extinction and to raise the efficiency of their protection. The estimates for the stability of rare plant populations and a risk of their extinction were obtained studying a) the actual condition of a population in terms of its ontogenetic and vitality structure, b) the dynamics of the number of individuals in a population and c) the long-term registration of a complex of parameters for individuals and populations that determine the specificity of ecologo-phytocenotic features of a habitat. A reliable for the rare species extinction is provided by the last of the approaches mentioned.