
Ю.А. Злобин

ПОПУЛЯЦИОННАЯ ЭКОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ

современное состояние, точки роста

Монография



Сумы
Университетская книга
2009

Рекомендовано к печати ученым советом Сумского национального аграрного университета. Протокол № 5 от 22.12.2008

Рецензенты:

Т.Л. Андриенко-Малюк, доктор биологических наук, профессор (Институт ботаники Национальной академии наук Украины, г. Киев);
Е.К. Карпенко, кандидат биологических наук, доцент (Сумский государственный педагогический университет им. А.С.Макаренка, г. Сумы);
В.И. Троценко, кандидат биологических наук, доцент, заведующий кафедрой растениеводства (Сумский национальный аграрный университет, г. Сумы)

Злобин Ю. А.

3-68 Популяционная экология растений: современное состояние, точки роста : монография / Ю. А. Злобин. – Сумы : Университетская книга, 2009. – 263 [2] с.

ISBN 978-966-680-456-6

В монографии дан обзор современного состояния популяционной экологии растений с использованием результатов как многолетних исследований автора, так и материалов, полученных другими исследователями. Освещается содержание всех основных направлений развития популяционной экологии.

Для специалистов, занимающихся исследовательской работой в области популяционной экологии, магистров и аспирантов, работающих в этой области знания.

У монографії поданий огляд сучасного стану популяційної екології рослин із використанням результатів як багаторічних досліджень автора, так і матеріалів, що були отримані іншими дослідниками. Висвітлюється зміст всіх основних напрямків розвитку популяційної екології.

Для спеціалістів, які займаються дослідницькою роботою в галузі популяційної екології, магістрів і аспірантів, які працюють у цій сфері знань.

ББК 28.081

ISBN 978-966-680-456-6

© Ю.А. Злобин, 2009
© ООО «ИТД «Университетская книга», 2009

Предисловие 6

Глава 1. Популяционный уровень организации живой материи 8

1.1. Популяции как форма существования видов живых организмов 9

1.2. Что значит быть растением 13

1.3. Что такое фитопопуляция 15

1.4. Категории фитопопуляций 17

1.5. Признаки популяций растений 20

Глава 2. Особи растений – структурные единицы популяций 23

2.1. Предпосылки возникновения внутрипопуляционного разнообразия особей 24

2.2. Онтогенетические тактики 25

2.3. Биоразнообразие особей растений в популяциях 27

2.4. Модули, генеты, раметы 30

2.5. Клоны 33

2.6. Счетная единица в популяционной экологии 36

2.7. Качественные и количественные признаки особей 37

2.8. Целостность особей растений 41

2.9. Изменчивость и пластичность 43

2.10. Самоподдержание в популяциях растений 46

2.10.1. Половая репродукция 47

2.10.2. Распространение семян и почвенные банки семян 52

2.10.3. Прорастание семян 54

2.10.4. Вегетативное разрастание и размножение 54

Глава 3. Продукционный процесс в популяциях 57

3.1. Физиолого-биохимические основы продукционного процесса 57

3.1.1. Лист 57

3.1.2. Полос листьев 59

3.1.3. Фотосинтез – световое воздушное автотрофное

питание растений 61

3.2. Оценка продукционного процесса 67

3.3. Популяционный уровень продуктивности 69

3.4. Продуценты в пищевых пирамидах 71

Глава 4. Популяционная плотность	73
4.1. Популяционные поля	73
4.2. Численность особей в популяции	74
4.3. Плотность	75
4.4. Мощность популяции	82
Глава 5. Пространственная организация популяций	84
5.1. Горизонтальная структура – типы распределения и размещения особей	84
5.2. Вертикальная структура	88
5.3. Территориальная организация популяций	89
Глава 6. Структура популяций	90
6.1. Основные понятия структурного популяционного анализа	90
6.2. Генетическая структура	92
6.3. Половая структура	96
6.4. Возрастная структура	101
6.5. Онтогенетическая структура	104
6.5.1. Периодизация онтогенеза	107
6.5.2. Онтогенетические спектры популяций	115
6.6. Виталитетная структура	127
6.6.1. Визуально-сравнительные шкалы	128
6.6.2. Виталитет особей	130
6.6.3. Виталитетная структура популяций	137
6.6.4. Размерная структура	144
6.7. Основы методики изучения структуры популяций	147
Глава 7. Популяции споровых растений	148
7.1. Лишайники	148
7.2. Высшие споровые растения	152
Глава 8. Агропопуляции	155
8.1. Структура агрофитоценозов	156
8.2. Популяции культурных растений	157
8.3. Сегетальные популяции	159
8.4. Управление популяциями культурных и сорных растений	164
Глава 9. Динамика популяций	172
9.1. Сущность и формы динамики популяций растений	173
9.2. Математическое моделирование динамики популяций	176
9.3. Демографические таблицы	181
9.4. Компьютерное моделирование динамики популяций	183
9.5. Выживаемость	185

9.6. Флюктуационная и сукцессионная динамика популяций	188
9.7. Разнообразие динамических процессов в популяциях растений разных жизненных форм	192
Глава 10. Микроэволюционные процессы в популяциях	195
10.1. Популяции и синтетическая теория эволюции	195
10.2. Закон Харди-Вайнберга	196
10.3. Эколого-ценотические стратегии видов и популяций растений	199
Глава 11. Популяции и биоценозы. Межпопуляционные взаимодействия	208
11.1. Формы взаимоотношений между популяциями разных видов растений	208
11.2. Межпопуляционные взаимоотношения	210
11.2.1. Взаимное благоприятствование	210
11.2.2. Конкуренция	216
11.3. Принцип конкурентного исключения и сосуществование популяций	220
11.4. Фитофаги и межпопуляционные взаимоотношения	220
11.5. Методы изучения конкуренции	222
Глава 12. Популяции в стрессовой среде обитания. Адаптации	226
12.1. Среда обитания растений: природная и антропогенная	226
12.2. Экология популяций	229
12.3. Стрессовая среда обитания и адаптации	231
12.3.1. Адаптационный процесс	232
12.3.2. Стрессоры и стресс	234
12.4. Фитоценотический оптимум популяций и комплексная оценка их устойчивости	244
12.5. Популяции в условиях эксплуатации	246
12.6. Популяционный мониторинг	249
12.7. Охрана популяций в условиях заповедников, заказников и национальных парков	251
Заключение	254
Список основной литературы по популяционной экологии растений	256

ПРЕДИСЛОВИЕ

До конца XX века изучение растений и растительного покрова традиционно включало в себя анатомию растений, морфологию, систематику, фитоценологию и географию растений. Только во второй половине XX века сформировалось понимание того, что популяции являются реальными формами существования видов растений и что многие процессы, протекающие как на уровне особей растений, так и в фитоценозах и биосфере в целом, инициируются, а часто и определяются закономерностями популяционной жизни растений.

Это оказалось возможным благодаря тому, что на протяжении всей второй половины XX века шло накопление знаний об организации и функционировании популяций растений. В развитие учения о популяциях растений значительный вклад внесли первопроходцы в этой области знания Т.А. Работнов, Д. Харпер, А.А. Уранов, М. Бигон и многие их ученики и последователи. В России и в Украине это были Г.Г. Жилаев, Л.А. Жукова, Л.Б. Заугольнова, В.И. Комендар, В.В. Кричфалуший, Е.Л. Любарский, К.А. Малиновский, М.В. Марков, О.В. Смирнова. Краткая, но содержательная история популяционной экологии растений излагается Л.А. Жуковой в книге «Поливариантность развития организмов, популяций и сообществ» (2006).

Специалистами накоплен большой фактический материал о состоянии популяций растений, их динамике, роли в круговороте веществ в биосфере и потоках энергии. Стало ясно, что решение многих прикладных хозяйственных проблем невозможно без понимания структуры и функционирования популяций соответствующих видов растений. Популяционная информация является полезной, а часто незаменимой, в лесном хозяйстве, луговодстве, полеводстве и при решении проблем управления сорной растительностью в посевах. Еще более востребованы данные о состоянии популяций, их стабильности и степени деградации при решении вопросов охраны растительного покрова и оценке эффек-

тивности мероприятий, осуществляемых в национальных парках, заповедниках и заказниках по сохранению растений и растительности. Устойчивое существование биосферы на нашей планете – это не только сохранение биоразнообразия на видовом уровне, но и стабильное существование популяций растений, из сложной мозаики которых складываются растительные сообщества, экосистемы и сама биосфера.

Учение о популяциях растений в настоящее время разными авторами называется то «популяционной биологией», то «популяционной экологией». Автор отдает предпочтение второму, более емкому термину, так как биология – это наука о живых организмах, тогда как экология – наука и о живых организмах, и их связях с окружающей средой обитания.

Общий объем научной литературы о популяциях, и о популяциях растений в частности, к настоящему времени очень большой. В монографии выбор обобщающих научных положений и фактических данных сделан с учетом теоретической и практической важности результатов исследований, выполненных специалистами в области учения о популяциях, их доказательности, универсальности и значения для хозяйственной деятельности человека и реализации мероприятий по охране природы.

Предлагаемая монография ставит задачей дать целостную картину современного учения о популяциях растений и содержит базовую информацию в области популяционной экологии растений. Она ориентирована прежде всего на молодых специалистов, которые начинают заниматься исследовательской работой в этой сфере. Автор стремился избежать догматизма при изложении материала, представляя читателям максимальную возможность делать самостоятельные суждения и оценки. Расширить и пополнить знания в области популяционной экологии растений позволит использование дополнительной литературы. В библиографию включены общие монографии и отдельные наиболее интересные статьи о популяциях растений, а также интернет-адреса основных сайтов, на которых представлена информация о растениях и их популяциях.

Популяционный уровень организации живой материи

В природных условиях растения не произрастают в виде единичных особей. Они всегда образуют совокупности, объединяемые общностью территории, сходными эколого-ценотическими условиями обитания и наличием взаимодействия между особями, которое выражается в возможности свободного переопыления. Такие совокупности особей растений называют *популяциями растений*, или *фитопопуляциями* («популяция» происходит от лат. *populus* – народ, население).

Популяции растений изучает особая наука – популяционная экология. Иногда ее называют фитодемографией. Предметом исследований этой отрасли являются закономерности популяционной жизни разнообразных растительных организмов – от водорослей до цветковых.

Любой вид растения в его реальном выражении представлен отдельными популяциями. Эколого-фитоценотическая среда, в которой формируются популяции, в каждом конкретном случае отличается своеобразием, которое накладывает на них своеобразный отпечаток, и они неизбежно в той или иной степени отличаются друг от друга. С другой стороны, отдельные особи растений, из которых складывается популяция, из-за наличия в любых фитоценозах микро мозаичности среды оказываются в неравных условиях для роста и развития, что приводит к их неидентичности, непохожести друг на друга по строению и свойствам. В совокупности эти два обстоятельства обуславливают самобытность и специфичность каждой из популяций, придают индивидуальность ее внутренней структуре.

Основными направлениями в изучении популяций растений являются исследования:

- состояния особей как базовых элементов популяции;
- состава и структуры популяций;
- адаптивных процессов на популяционном уровне;
- динамики популяций;
- внутри- и межпопуляционных отношений.

1.1. Популяции как форма существования видов живых организмов

Популяция – естественная природная целостность. Все живые организмы – от бактерий до высших растений и позвоночных животных – существуют в природе в форме популяций. Популяции занимают определенное место в общей иерархии природных систем: в экологической иерархии они находятся на уровне между отдельными особями и фитоценозами, в таксономической – между особями и видами растений (рис. 1.1).

Популяция считается базовой единицей экологии. Правда, холистическое направление в экологии на первое место ставит экосистемы, но так называемое редуccionистское направление наибольшее внимание уделяет именно популяциям, считая что на этом уровне реализуются все механизмы, обеспечивающие существование и динамику не только экосистем, но и всей биосферы в целом.

В исследовании Л.Б. Заугольной с соавторами (1992) предлагается использование понятия «*элементарная демографическая единица*». По мнению этих авторов, она представляет собой минимальную территорию, на которой возможен полный круговорот поколений и для которой характерна и может быть выявлена специфическая популяционная плотность и особая картина пространственного размещения особей. По существу, аналогичными терминами являются «элементарная популяция» и «минимально жизнеспособная популяция» (Поливариантность..., 2006). В природных условиях такие единицы достаточно сложно выделить, и они несопоставимы, так как круговорот поколений однолетней травы занимает один вегетационный период, тогда как у некоторых древесных пород – более столетия. Очень различны и площади, соответствующие элементарной демографической единице. У древесных видов они колеблются от 10 000 до 1 000 000 м², а у травянистых составляют только 0,1 и

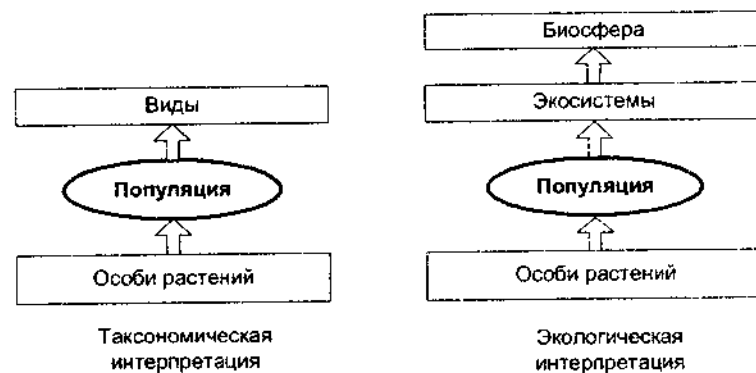


Рис. 1.1. Место популяций в иерархии природных систем при таксономической и экологической интерпретации

около 10 м^2 (Попадюк и др., 1999). Поэтому такой подход не имеет преимуществ по сравнению с рассмотрением именно популяций как базовых элементарных единиц биологической иерархии.

В пределах популяций происходят основные адаптации и микроэволюционные процессы, здесь зарождается биоразнообразие, формируются межвидовые и внутривидовые взаимодействия, начинаются любые процессы изменения растительности и т.п. Только на основе понимания закономерностей организации и функционирования популяций возможно их длительное и устойчивое использование в тех или иных хозяйственных процессах, прогнозирование динамики фитоценозов и охрана растений от деградации и вымирания.

Для любой популяции растений характерны следующие основные особенности:

1. Формирование каждой самостоятельной популяции организмами одной таксономической принадлежности.
2. Сходство всех растений данной популяции по характеру использования ресурсов местообитания.
3. Изолированность отдельных популяций одного вида друг от друга так, что скрещивание между особями растений разных популяций отсутствует или сильно затруднено. По подсчетам Зейболда (Seubold, 1980), для того чтобы у травянистых растений отдельную популяцию можно рассматривать как самостоятельную целостную единицу, она должна отсто-

ять от других популяций этого же вида растения на расстояние не менее 1 км.

4. Определенная самостоятельность генофонда каждой отдельной популяции. Это связано с тем, что при длительном существовании на определенной территории в условиях отсутствия перекрестного опыления и заноса семян из других популяций в каждой популяции идет отбор аллелей, которые определяют ее лучшую приспособленность к конкретным условиям существования и, следовательно, генетическую самобытность.

Для популяций свойственны:

- *внутреннее разнообразие*, проявляющееся в качественном неслитности особей между собой;
- *целостность*, обеспечиваемая внутренней организованностью и взаимозависимостью особей;
- *устойчивость*, проявляющаяся в способности популяций к самоподдержанию в амплитуде определенных эколого-ценотических условий;
- *динамичность*, которая состоит в изменении по шкале времени структурных и функциональных особенностей популяций.

Любая популяция возникает и существует за счет объединяющего и поддерживающего действия целого ряда механизмов. Существование любой популяции обеспечивает непрерывный процесс размножения и отмирания особей. Особи, рождаясь, приходят в популяцию, а отмирая, уходят из нее. Равновесие этих двух процессов составляет основу устойчивости популяций.

Популяционная жизнь свойственна всем видам живых организмов. Недавно было открыто (Costerton, Stewart, 2001), что подвижные формы бактерий образуют одновидовые скопления, аналогичные популяциям, они получили название «биофильмы», т.е. биопленки. Такие биопленки имеют довольно сложную структуру и даже синтезируют особого типа сигнальные молекулы, служащие для привлечения в биопленку новых бактерий.

В пределах популяции каждая особь проходит весь свой жизненный цикл. Поэтому обычно в популяциях встречаются особи разных онтогенетических состояний: всходы, цветущие растения, отмирающие и т.п. В некоторых случаях в популяции могут быть представлены не все возрастные состояния данного вида растения. Например, на выгоревших участках после лесного пожара могут более или менее обильно появляться всходы лесных трав, но в условиях высокой инсоляции и пониженной

влажности воздуха они быстро погибают, не формируя взрослых растений.

В.Н. Беклемишев (1960, 1961) для популяций животных, у которых особи в разном онтогенетическом состоянии живут в разных условиях, предложил термин *гемипопуляции*. Гемипопуляции могут выделяться и у растений. Например, Н.И. Шорина (1998) показала, что у папоротника орляка *Pteridium aquilinum* гаметофит и спорофит обитают в резко отличающихся условиях, реализуют разные стратегии жизни и поэтому могут рассматриваться как гемипопуляции.

В качестве достаточно обособленных от остальной части популяции можно рассматривать группы особей определенной возрастной категории, занимающие в популяции отдельную, специфическую экологическую нишу. Так, подрост ели и сосны в лесных экосистемах достаточно самостоятельны: он находится в условиях особого режима освещения, корневые системы его поверхностны и расположены в слое почвы, который насыщен корнями лесных трав и кустарничков. Такой подрост можно выделить как *субпопуляцию*. С.С. Шварц (1980) для внутривидовых группировок использовал другой термин – *микрораспространение*. В.Г. Складов (2009) предпочитает использовать термин «онтогенетическая популяция». Единая универсальная терминология в этой области еще не сложилась.

Совокупность популяций одного вида растения, которые территориально отграничены друг от друга, но связаны путем возможного переноса между ними пыльцы и распространения диаспор (семян и плодов) и в отношении которых можно высказать предположение, что когда-то они составляли единую целостную популяцию, называют *метараспространением*. Метараспространения нередко возникают в результате антропогенных нарушений природных местообитаний (прокладка широких автомагистралей, вырубка леса и т.п.).

Если популяцию рассматривают не просто как совокупность живых организмов одного таксономического вида, а совместно с комплексом сообитающих видов животных и растений, а также факторами окружающей среды, то в таком случае говорят о *популяционной системе*. Популяционная система – понятие более широкое, чем просто популяция. В нее входят:

- а) сами особи растений;
- б) ресурсы, которыми они пользуются;

в) условия;

г) фитофаги, а также все внешние воздействия, которые значимы для данной популяции.

Разнообразие понятий, связанных с анализом популяционной жизни растений, о котором речь шла выше, не следует воспринимать как недочет. Оно отражает богатство и многообразие популяционной жизни растений, а также, как подчеркивал Ю.Р. Шенников-Сосонко с соавторами (1991), общую закономерность развития понятийного аппарата в биологии, соответствующую прогрессу научного знания.

1.2. Что значит быть растением

Между популяциями животных и растений отмечается фундаментальное сходство: и те, и другие организмы существуют в форме популяций. Но есть между ними и много важных отличий. Они определяются тем, что сами по себе растения и животные отличаются друг от друга многими фундаментальными особенностями.

Главное отличие растений от животных, безусловно, связано с характером питания. Общеизвестно, что для зеленых растений характерен автотрофный тип питания, основанный на процессе фотосинтеза, тогда как животные питаются гетеротрофно, то есть используют готовое органическое вещество.

Не только способ питания сам по себе отличает растения от животных. За автотрофностью растений стоит целый ряд их особенностей, которые вытекают из автотрофности питания и определяют своеобразие растительной жизни.

Для любых живых организмов важную роль играет распределение пищевых ресурсов в пространстве. Пища животных сконцентрирована в определенных местах. У фитофагов – там, где растут съедобные растения, у плотоядных хищников – там, где находится их жертва. Возникает необходимость найти эту пищу и переместиться в место ее нахождения. Поэтому животные – существа подвижные. Пища растений, а главные ее компоненты – это углекислый газ и поток солнечного излучения, напротив, сравнительно равномерно распределена в пространстве. Перемещение туда, где временно может быть чуть больше концентрация углекислого газа или ярче светит солнце, не закрытое тучками, а почва чуть влажнее, особых преимуществ не дает. Затраты

материально-энергетических ресурсов у растений на построение органов движения и перемещение в пространстве для получения столь мизерных и ненадежных преимуществ в питании себя явно не оправдывают. Поэтому растения – это организмы неподвижные.

Неподвижность растений, таким образом, полностью вытекает из особенностей их питания. Соответственно структура популяций животных и растений оказывается разной. Положение отдельного организма у животных в пределах территории, которую занимает данная популяция, не фиксировано, тогда как растения всегда находятся в определенных локусах популяционного поля и прикреплены к нему корневой системой.

В свою очередь, неподвижность в процессе эволюции выработала у растений целый комплекс структур и свойств, которые обеспечивают их выживание именно как неподвижных организмов. Этот комплекс иногда называют *механизмом тонкой настройки (fine-tuning)* растения на среду его обитания. Неподвижность растений в определенной степени компенсируется *филотаксисом* – способностью изменять положения листьев с формированием листовой мозаики и системой *тропизмов*, которые определяют направления роста побегов и корней. Они помогают растениям полнее использовать ресурсы углекислого газа, света, минеральных веществ и воды в тех местах, где они находятся.

Необходимость защищать себя от фитофагов обусловила появление у растений целого ряда морфологических оборонительных приспособлений. Это различные шипы и колючки. Выработалась и линия биохимической обороны, которая включает образование у растений широкого ассортимента различных токсинов, гликозидов и алкалоидов, биосинтез которых практически полностью отсутствует у животных.

Рост растений в период вегетации является практически постоянным процессом (особенно рост и ветвление корневых систем), тогда как у животных он связан только первыми этапами их онтогенеза. Растения растут, животные перемещаются. Растения реагируют на окружающую среду формообразованием, а животные – изменением поведения.

Сопоставляя особенности растений и животных, следует особо отметить, что пища растений извлекается ими из окружающей среды поверхностью листьев и корней. Чем больше эта поверхность, тем эффективнее идет поглощение углекислого газа, све-

та, ионов минеральных веществ и воды. В силу этого отношение поверхности (s) к объему (v) у растений имеет тенденцию к максимизации, то есть $s/v \rightarrow \infty$. В отличие от этого принцип построения тела животных на основе особенностей их физиологии другой – он направлен на минимизацию внешней поверхности: $s/v \rightarrow 0$.

В целом, растения по многим параметрам формы и свойствам существенно отличаются от животных, но при этом обладают очень тонко и точно функционирующими механизмами выживания и размножения. Просто механизмы у них не такие, как у животных.

1.3. Что такое фитопопуляция

Принципиальные отличия в форме и жизнедеятельности растений от животных ведут к тому, что организация и функционирование популяций животных и популяций растений существенно отличаются. Основные из них приведены в табл. 1.1.

Таблица 1.1. Сравнительная характеристика популяций растений и животных (по Б.М.Миркину и др., 2001, с изменениями)

Признак	Растения	Животные
Положение особей	фиксированное	подвижное
Границы особей	могут быть четкими или неопределенными при построении особи из системы раметов	четкие
Продолжительность периода роста	за счет постоянной деятельности меристем может охватывать весь период вегетации	завершается к фазе репродуктивной зрелости
Модулярная структура	присутствует	отсутствует
Размер особей в одном онтогенетическом состоянии	может сильно отличаться	сходный
Регуляция плотности популяции	в основном за счет рождаемости и смертности	помимо рождаемости и смертности происходит миграция особей
Реакция на стрессовые воздействия	изменение состояния особей (размер, участие в репродукции)	изменение поведения
Популяционный резерв	часто присутствует в виде почвенного банка семян	отсутствует

Основное отличие фитопопуляций от популяций животных связано с неподвижностью особей растений, которые всегда занимают фиксированные места, а места эти определяются тем, куда именно упало семя (диаспора) растения в процессе дисперсии, и тем, что в этом месте имелись условия для сохранения семени в период его покоя и выживания всхода, проростка, а затем и взрослого растения.

По-разному у растений и животных происходят пополнение и поддержание популяций. У животных в этих процессах большую роль играет миграция особей, которые могут покидать данную популяцию или, напротив, внедряться в нее (иммиграция и эмиграция). У растений эта функция осуществляется только путем разноса новых семян, а также за счет того, что у них нередко в почве на протяжении многих лет и даже десятков лет могут сохраняться жизнеспособные семена.

У видов растений с вегетативным размножением (а таких видов в мире растений очень много) пополнение состава популяции дополнительно происходит за счет вегетативного потомства. Такой способ поддержания популяции особенно характерен для корневищных и корнеотпрысковых растений (пырей ползучий *Elytrigia repens*, бодяк полевой *Cirsium arvense* и другие сорняки в агрофитоценозах). Наличие вегетативного размножения ведет к тому, что границы особи у таких растений могут оказаться очень расплывчатыми. Иногда как особь приходится рассматривать любой окоренившийся побег (рамет) вне зависимости от его связи с материнской особью. У животных границы особей всегда однозначны.

Очень по-разному реагируют популяции растений и животных на разного рода стрессы. У животных изменяется поведение, они могут переселяться в другие места, избегая стрессовых ситуаций. Растения реагируют на стресс только изменением роста и формообразования, то есть механизмами тонкой настройки.

У растений популяционный механизм, который содействует целостности популяции и заполнению территории популяцией особями своего вида, состоит в дисперсии семян и плодов. Способы которой очень разнообразны, включая анемохорию, зоохорию, автохорию и др. На генетическом уровне целостность популяций растений обеспечивается за счет перекрестного опыления, благодаря которому популяция получает общий генофонд. У животных эту функцию выполняет система скрещиваний, организованная

иногда очень сложно. Поддерживают целостность популяций животных разные формы охраны территории (пахучие метки, активная охрана с изгнанием чужаков и др.). Растения активно охраняют популяционную территорию от растений других видов не могут. Такая «охрана» у них состоит только в возможно полном использовании ресурсов местообитания и тем самым в недопущении или вытеснении возможных конкурентов.

В определенной степени охране территории у растений способствует выделение в окружающую среду (главным образом в почву) продуктов метаболизма, которые неблагоприятны для прорастания семян и роста других видов растений. Этот вид «охраны» называют *аллелопатическим*. Его активно изучали А.М. Гродзинский (СССР) и Э. Райс (США). Механизмы биохимического обеспечения целостности фитопопуляций могут быть очень тонкими. Некоторые из них связаны с биохимическими взаимодействиями растений в пределах популяций. Известно, что выработкой растением табака никотина является приспособлением, защищающим растения от фитофагов. Тем не менее некоторые из них все же используют листья табака в пищу. Установлено, что растение табака, которое подверглось такой атаке фитофагов, начинает вырабатывать летучий салицилат, под воздействием которого у соседних растений табака повышается синтез никотина и растет его концентрация в листьях. В одной из работ Каллоуэя и Махалла (Callaway, Mahall, 2007) в точных экспериментах показано, что в процессе роста корни растений опознают при внутрипочвенных контактах корни растений своего вида и, соответственно, изменяют направление роста. Возможно, что роль биохимических механизмов в функционировании популяций растений гораздо больше, чем мы пока это осознаем.

В совокупности все виды и формы взаимодействия между особями популяции рассматриваются как *внутрипопуляционные системообразующие функциональные связи*.

1.4. Категории фитопопуляций

В биологической литературе сформировались три основных подхода к популяциям: генетико-эволюционный (включающий в себя фенетику), биолого-демографический и эколого-фитоценотический. Соответственно для выделения популяций в природных

условиях используются разные критерии. В определенной степени они основаны на прагматичных решениях, принимаемых исследователем, и сопряжены с целью исследования.

Основными категориями реально выделяемых популяций являются генетические, локальные и ценоотические.

Генетические, или, как их часто называют, **менделевские популяции** (в честь одного из основателей генетики Г. Менделя) выделяют как группы особей одного и того же вида растения, которые не просто занимают определенную территорию, но и обязательно связаны общностью генетического фонда, поддерживаемой панмиксией, то есть скрещиванием с обменом генетическим материалом, и обязательно изолированы от других популяций данного вида растения. В пределах одного вида в силу генетических различий отдельные популяции могут существенно отличаться друг от друга биолого-экологическими особенностями так, что при пересадках особи из одной популяции не приживаются в местообитаниях, характерных для другой популяции. Экспериментально доказано, что такие различия могут возникать уже через 10 поколений, а иногда достаточно смены одного поколения, чтобы популяция приобрела новые свойства (Shaw, 1990).

В сфере генетических исследований многие авторы оперируют именно генетическими популяциями, хотя в природных условиях выделить их практически невозможно. Из-за многих ограничений в дальности разнеса основной массы пыльцы генетические популяции фактически имеют малые размеры. Было доказано (Царик и др., 1988, Жилев, 1989, 1996), что достаточная для опыления плотность пыльцевого потока как у анемофильных, так и у энтомофильных растений по радиусу не превышает 100 м и обычно намного меньше. Кроме того, понятие генетическая популяция неприменимо к целому ряду видов растений, у которых наблюдается устойчивое самоопыление или агамия, как у одуванчика *Taraxacum officinale* или элодеи канадской *Elodea canadensis*, представленной в Евразии только пестичными растениями, размножающимися вегетативно.

Более реальным объектом в популяционной экологии выступают **локальные популяции**. Это популяции, которые приурочены к определенному, обычно ограниченному участку территории. Их выделяют на основе нахождения в условиях определенного локуса – однородного участка территории, например, долины

реки, склона террасы и т.п. К.А. Малиновский (1986), например, для горных условий выделял такую разновидность локальных популяций, как **линейные популяции**, которые связаны с бережьями рек и тянутся на определенные расстояния вдоль русла реки. Другим типом локальных популяций являются **экоотические популяции**, выделяемые в границах одного экотопа (Смирнова, 2004).

Важной разновидностью локальных популяций являются **ценоотические популяции**, или, как их чаще называют, **ценопопуляции**. Ценопопуляция – это совокупность растений одного вида, приуроченная к определенному синтаксону. Ю.А. Злобиным (1989) было предложено следующее развернутое определение ценоотической популяции: **ценопопуляция** – это закономерно повторяющаяся, занимающая определенную территорию совокупность особей одного вида, которая находится в пределах того или иного синтаксона, формируется под влиянием однородных фитоценоотических условий и одинаково на них реагирует.

При работе с ценопопуляциями прежде всего необходимо определить, к какому варианту классификации относится синтаксон (доминантной, флористической по Браун – Бланке и т.п.), так как в разных классификационных системах растительности объемы синтаксонов не совпадают. Следует также указать, выделяется ли популяция в границах низшей синтаксономической единицы или имеются в виду единицы более высокого ранга. Обычно исследователи приурочивают выделение ценоотических популяций к низшей синтаксономической единице – ассоциации. В конкретных исследованиях нередко из виду упускается проблема репрезентативности: изучена ли популяция в границах синтаксона, представленного одним его конкретным выделом в растительном покрове, или охвачена достаточно представительная группа выделов, занятых одним и тем же синтаксоном. Без определения этих аспектов термин «ценопопуляция» становится расплывчатым, и его объем может сильно различаться у разных исследователей. Дело в том, что фитоценоз – понятие одновременно синтаксономическое и хорологическое (территориальное). При синтаксономическом подходе популяцию следует рассматривать как составляющую определенного синтаксона, которая не зависит от расположения и размера территории. При хорологическом подходе ценопопуляция рассматривается в границах определенного территориального выдела синтаксона.

Размер локальных и ценоотических популяций может быть достаточно большим. В Западной Сибири сосновые леса определенного типа могут тянуться на десятки и даже сотни километров. Как показал К.А. Малиновский с соавторами (1988), границы популяции не являются жестко закрепленными – они носят «пространственно-временной характер». Отсутствие препятствий к переносу пыльцы и хорошие условия для распространения семян в луговых и других открытых фитоценозах ведут к расширению радиусов активности видов и делают размеры популяций растений достаточно большими. Поэтому в природе существуют две категории популяций: *континуальные* – достаточно обширные популяции, границы между которыми часто условны, и *изолированные* популяции. Последние отличаются четко выраженными границами и характерны для местностей с высоким разнообразием контрастных экотопов.

В целом, если говорить о ценоотических популяциях, являющихся главной формой популяций, с которой имеют дело специалисты в области популяционной экологии растений, то их размеры могут варьировать по площади от нескольких квадратных метров у редких растений до десятков и даже сотен квадратных километров у массовых видов растений равнинных растительных сообществ.

Разное понимание популяций, то как генетических, то как локальных или ценоотических, не является изъясном. Просто специалисты разных направлений в зависимости от целей исследования выделяют в природе популяции, опираясь на разные критерии.

При любом подходе к популяциям главным является понимание того, что каждая популяция в пределах одного и того же вида растения самобытна, так что отдельные популяции могут существенно различаться по многим биолого-экологическим особенностям.

1.5. Признаки популяций растений

Признаком называют любую структурную или функциональную особенность любой природной биосистемы. Обладают набором признаков – признаковым пространством – и популяции растений. Набор этих признаков определяет самобытность конкретной

популяции. Состав регистрируемых признаков очень важен при изучении популяций, поскольку любое исследование опирается на учет тех или иных качественных и количественных признаков популяции. Существенен подбор признаков при моделировании структуры и динамики популяций растений.

Количество признаков популяции очень велико, но многие из них второстепенны, и их роль в жизни популяций незначительна. Поэтому при исследовании популяций для оценки их состояния выделяют базовые признаки. Базовые признаки популяций растений могут быть подразделены на две группы:

- а) признаки особей растений как структурных единиц, из которых складываются популяции и от которых зависят свойства популяции как биосистемы;
- б) собственно популяционные признаки.

К первой группе относятся признаки, характеризующие состояние особей растений: их возраст, фаза онтогенеза, на которой они находятся, являются они генетами или ракетами, размер, жизненное состояние, половая принадлежность у двудомных растений.

Ко второй группе, то есть к числу базовых признаков фитопопуляций, относятся следующие:

1. Размер популяционного поля – территории, которую занимает популяция.
2. Общее количество фитомассы растений данного вида в пределах популяционного поля.
3. Общее число особей растений в популяции, которое часто бывает трудно определить и которое чаще используют при характеристике малых популяций.
4. Популяционная плотность – среднее число особей или среднее количество фитомассы на единицу площади популяционного поля (обычно на 1 кв. м) или единицу объема (обычно на 1 куб. м), когда анализируют водоросли фитопланктона.
5. Характер размещения особей растений в популяционном поле.
6. Структура популяции, показывающая соотношение в ней особей разных категорий.

При изучении популяций растений выбор признаков является одним из самых ответственных этапов исследования: выбранные для учета признаки должны соответствовать целям исследования и полностью раскрывать структурные и функциональные

особенности популяции. При комплексном изучении популяционной структуры растительного покрова первостепенное значение имеет:

- а) установление границ и объема конкретных популяций;
- б) установление генетического полиморфизма составляющих их особей растений;
- в) расчленение онтогенеза изучаемого растения на основные этапы с последующим раскрытием онтогенетической структуры популяции;
- г) подразделение особей растений на основные категории виталитетного состояния (обычно их выделяют три) и анализ виталитетной структуры популяции с интегральной оценкой ее качества по соотношению в ней особей разного виталитета;
- д) выявление структурированности популяционных полей и установление закономерностей размещения в них особей;
- е) определение функциональной роли внутривидовых групп растений, отличающихся по возрасту, онтогенетическому и виталитетному состоянию;
- ж) изучение распределения видовых популяций по градиентам экологических и фитоценологических условий;
- з) познание особенностей межвидовых и внутривидовых связей популяций;
- и) выявление динамики популяционных процессов, ее направленности и темпов с целью предсказания таких изменений и управления популяциями.

Комплексный популяционный анализ дает наибольший объем полезной информации для оценки экосистемных связей популяций и их места в динамических сменах растительного покрова. Он соответствует концепции, признающей внутреннюю структурированность популяций растений, проявляющую себя формированием в популяциях групп особей, которые отличаются друг от друга строением и свойствами. Комплексный популяционный анализ позволяет диагностировать состояние популяций растений на охраняемых природных территориях и разрабатывать способы реконструкции популяций при введении режимов заповедования.

Особи растений – структурные единицы популяций

Совокупность фитопопуляций может рассматриваться как некоторая континуальная единица, образованная растениями одного таксономического вида. Но сами растения – это формирования дискретные. С.С. Шварц (1980) не случайно свою классическую книгу «Экологические закономерности эволюции» начал словами: «Жизнь дискретна». В другой форме жизнь на Земле не существует. Природа этой дискретности состоит в непрерывной представленности любой живой материи конкретными индивидами – особями.

Специалисты в области системного анализа обычно утверждают, что «не элементы составляют целое, а целое при членении порождает элементы системы». В биосистемах действует другой принцип, согласно которому первичной формой и базовым элементом любой биосистемы являются особи живых организмов. Только они способны к самостоятельному существованию и только они порождают биосистемы высших рангов.

Огромный фактический материал показывает, что особи растений в пределах одной популяции отличаются по многим параметрам. Установление разнообразия состояния особей как структурных элементов популяции, то есть *внутривидового биоразнообразия*, является одним из важнейших достижений популяционной экологии растений.

Без точной информации о состоянии особей в популяции невозможно судить о свойствах самой популяции. Оценка статуса особей растений и функциональных связей между ними лежит в основе любого популяционного исследования. Любая особь, за исключением комнатных цветов, которые выращивают в отдельных цветочных сосудах, всегда член популяции и

несет черты, присущие данной популяции. «Отдельная особь отражает историю всей популяции», — писал И.И. Шмальгаузен (1968:181).

2.1. Предпосылки возникновения внутрипопуляционного разнообразия особей

Нетождественность особей в пределах одной популяции по многим их структурным и функциональным особенностям является одной из форм общего биоразнообразия живой материи. Основными причинами возникновения биоразнообразия особей в пределах одновидовой популяции являются следующие:

1. *Разнокачественность семян и зачатков вегетативного размножения.* Всходы из более крупных семян с большим запасом органических веществ оказываются более жизнеспособными, быстрее развиваются и оказываются устойчивее к разнообразным неблагоприятным воздействиям.
2. *Неодинаковые условия для прорастания семян.* В природных условиях всегда есть участки, в пределах которых для прорастания семян складываются оптимальные условия (лучшее увлажнение, соответствующая инсоляция, отсутствие мощных конкурентов и т.п.). Эти микроместообитания называют *регенерационными экологическими нишами*, или *нишами возобновления*. Напротив, на других микроучастках семена прорастают с трудом, с запозданием, и из них формируются более мелкие и маложизнеспособные растения, отстающие от других растений по темпам прохождения онтогенетических состояний.
3. *Разница в уровне продукционного процесса и темпах роста особей.* Она складывается как за счет особенностей генотипа данной особи, так и определяется предпосылками, приведенными выше. Это важный фактор в конкуренции растений за ресурсы жизнеобеспечения.
4. *Деятельность фитофагов.* Вследствие воздействия разнообразных фитофагов отдельные особи могут получить серьезные повреждения корневых систем, листьев или почек. Этот фактор в значительной степени случаен для конкретной особи, но сама по себе пищевая предпочтительность фитофагов, связанная с особенностями биохимии, а иногда даже просто с окраской отдельных особей, не случайна.

5. *Асимметричность конкуренции.* Она состоит в том, что конкурирующие особи оказывают друг на друга разное по силе и характеру воздействие. Первоначально небольшие преимущества накапливаются и позволяют более крупным особям оказывать на мелкие растения большее негативное воздействие, чем мелкие или слабые растения оказывают на крупные.

В целом, весь этот комплекс предпосылок ведет к выраженной структурно-функциональной дифференциации особей в каждой отдельной популяции.

2.2. Онтогенетические тактики

Различия между особями растения в ходе прохождения ими онтогенетического цикла могут либо усиливаться, либо иногда, напротив, сглаживаться. Различия между семенами у любого вида растения обычно гораздо меньше, чем различия между выросшими из этих семян растениями. Разнокачественность взрослых растений формируется постепенно в процессе их онтогенеза и может определяться самыми разными причинами — от особенностей генетического кода или генетических ошибок до недостаточности ресурсов и частичного повреждения фитофагами. Независимо от причин, направленные изменения особей растений в процессе онтогенеза могут быть сведены к четырем основным видам *онтогенетических тактик* (Злобин, 1989), которые реализуются на протяжении жизни особи от прорастания семени до отмирания. Схематически они представлены на рис. 2.1. Метод выявления реализуемой онтогенетической тактики простой — многократные на протяжении вегетационного периода учеты состояния растений в популяции.

Тактика стабилизации сохраняет состояние растений таким, каким оно было предопределено качеством семян и особенностями процесса их прорастания. *Тактика конвергенции* с течением времени выравнивает растения в популяции, нивелируя их первоначальные различия, а *тактика дивергенции*, напротив, усиливает расхождение между растениями. Может быть выделена и *тактика неопределенного варьирования*, когда на протяжении вегетации сходство между особями растений в популяции то уменьшается, то увеличивается.

Анализ состояния растений в популяциях показывает, что в природных условиях преобладает тактика дивергенции. Особенно

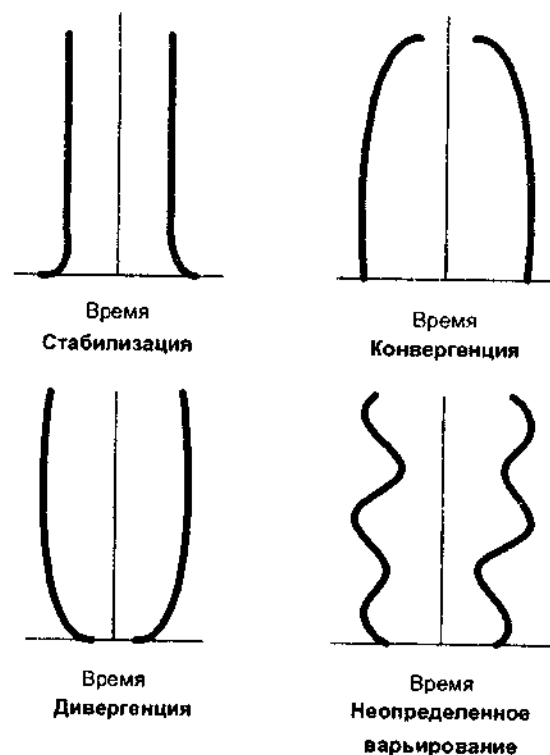


Рис. 2.1. Виды онтогенетических тактик, реализуемых особями растений в популяциях

она характерна для R-стратегов (Усманов, Мартынова, 1988). Это порождает внутрипопуляционное разнообразие растений по размеру, форме и свойствам и, в конечном счете, обеспечивает более полное использование ресурсов (в первую очередь, углекислого газа и света), снижая конкуренцию между особями растений одной популяции. Полезна тактика дивергенции у растений с энтомофильными цветками, так как при расположении соцветий на разной высоте и при цветении растений в разное время снижается конкуренция за опылителей. В целом, тактика дивергенции повышает стабильность и устойчивость популяции.

Достаточно часто можно наблюдать в популяциях и другие варианты онтогенетических тактик. Для растений, занимающих

открытые местообитания с почти отсутствующей межвидовой конкуренцией, характерна тактика конвергенции, когда с возрастом ранее разноразмерные растения выравниваются.

Описано много конкретных случаев реализации растениями той или иной онтогенетической тактики. У ятрышника шлемовидного *Orchis militaris* при ухудшении условий наблюдается тактика дивергенции (Суюндукова, Сабитова, 2008). Аналогичной в условиях нарастания экологического стресса была онтогенетическая тактика бескильницы *Puccinellia tenuiflora* (Монастырева, 2008). При разных уровнях эколого-ценотического стресса онтогенетическая тактика может быть разной. Э.З. Муллабаева (2008) выявила такой вариант у ириса сибирского *Iris sibirica*: на начальных звеньях градиента ухудшения качества среды обитания у этого растения наблюдалась тактика конвергенции, а в более жестких условиях – тактика дивергенции.

В детальном исследовании В.Н. Сулеймановой (2007) установлено, что разные структурные части растения могут реализовать разные типы онтогенетической тактики. У майника двулистного *Maianthemum bifolium* тактика дивергенции была установлена для длины черешка нижнего листа, длины верхнего листа и т.п., тактика конвергенции – для длины нижнего листа, ширины нижнего листа и числа цветков, а тактика неопределенного варьирования – для длины репродуктивного побега и др. В работах других авторов подмечено, что онтогенетические тактики вегетативных и репродуктивных структур у растений могут быть разнонаправленными. Для репродуктивных органов по градиентам нарастания эколого-фитоценологического стресса наиболее характерна тактика стабилизации, выступающая как стрессово-защитный механизм (Муллабаева, 2006).

Оценка онтогенетической тактики исключительно полезна для понимания адаптируемости растений к условиям обитания. Разнообразие форм онтогенетических тактик позволяет видам растений оптимизировать условия жизнедеятельности отдельных особей либо путем их дифференциации, либо путем унификации.

2.3. Биоразнообразие особей растений в популяциях

Особи растений в одной и той же популяции отличаются по многим показателям: полу, возрасту, онтогенетическому состоянию, виталитету, морфологической структуре и т.п. Популяционная

гетерогенность оказывается явлением универсальным. Наличие в популяции особей растений, которые отличаются друг от друга полом, размером, формой или свойствами, вытекающими из их генетических или фенотипических отличий, называют **полиморфизмом** (Ригер, Михаэлис, 1967). Е.Н. Синская (1961:35) подчеркивала, что для устойчивого существования популяции «выгодна разнородность особей». И в современных работах признается, что внутривидовой полиморфизм является механизмом структурной и функциональной интеграции популяций. В случае генетического полиморфизма выделяются морфобиологические группы: экотипы, феногруппы, ценогруппы, эдафогруппы, экоэлементы, существование которых поддерживается наличием у растений разных генотипов. Фенотипический полиморфизм включает в себя различия растений по форме и свойствам, инициированные средой обитания.

В любых природных популяциях всегда хорошо выражена дифференциация растений, связанная с их неодинаковым онтогенетическим состоянием. По предложению ряда специалистов ее рассматривают как **поливариантность онтогенеза** (Воронцова, Заугольнова, 1978; Жукова, 1986; Жукова, Глотов, 2001 и др.). Впоследствии, в основном в работах Л.А. Жуковой, была сформулирована целостная концепция поливариантности как выражение универсальной способности растений к изменениям на всех уровнях организации биосистем. Выделяются следующие основные категории поливариантности:

- а) размерная;
- б) морфологическая, описывающая изменения жизненных форм и биоморф растений;
- в) поливариантность размножения и воспроизведения;
- г) феноритмологическая;
- д) динамическая, состоящая в разной скорости прохождения растением этапов онтогенеза.

В рамках концепции поливариантности также анализируется поливариантность онтогенетической структуры популяций с ее варьированием по годам (повременная поливариантность) и по территории (пространственная поливариантность). В целом, концепция поливариантности обобщает в новых терминах явление изменчивости как универсального, общебиологического свойства живой материи. Изменчивость – это более широкое понятие, чем поливариантность. Она является механизмом адаптации растений

к условиям обитания, вызванной неподвижностью растительных организмов и необходимостью выживать в тех условиях и местоположениях, куда в силу чисто случайных обстоятельств попала диаспора.

Основными признаками, позволяющими подразделять растения в популяции на качественно разные категории, являются:

- а) несходство генотипа, устанавливаемого при анализе изоферментов, хромосомном анализе или анализе ДНК;
- б) разная гендерная (половая) принадлежность;
- в) календарный возраст;
- г) онтогенетическое состояние;
- д) размер особей;
- е) несходство виталитета как морфоструктурное отражение разного жизненного состояния растений.

Биоразнообразие особей в популяции затрагивает и жизненные формы растений, которые могут быть неодинаковыми даже в одной популяции, что, безусловно, повышает общую устойчивость популяции. Так, Е.И. Курченко (1989) у полевицы тонкой *Agrostis tenuis* в одной локальной популяции выявила наличие четырех вариантов жизненной формы этого растения – от длиннокорневишной до компактной (рис. 2.2). Это явление, по-видимому,

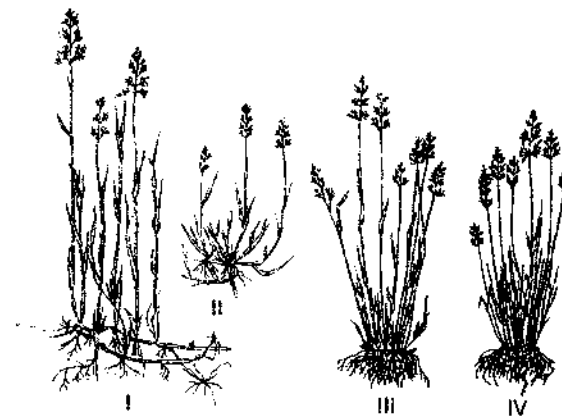


Рис. 2.2. Разнообразие жизненных форм полевицы тонкой в одной популяции:

I – длиннокорневишная высокорослая; II – длиннокорневишная низкорослая; III – короткорневишная; IV – компактная (по Е.И. Курченко, 1989)

достаточно универсально. В.П. Лебедев и С.В. Лебедев (2008) обнаружили у вяза гладкого *Ulmus glabra* в условиях рекреации формирование корнеотпрысковых растений. Е.А. Платонова и А.В. Смылова (2006) описали у рябины *Sorbus aucuparia* целый ряд биоморф: одноствольные, многоствольные и растения в виде стланика. Еще раньше М.В. Марков (1986) отмечал, что смена архитектурных типов особей растений в разных их популяциях выступает как вполне закономерное явление.

Математическое моделирование и вычислительные эксперименты показывают, что нарастание в популяции биоразнообразия в сторону максимума не является условием ее устойчивости. Такая устойчивость достигается при некотором оптимальном уровне фенотипического разнообразия в популяции (Алещенко, Букварева, 1991).

2.4. Модули, генеты, раметы

В популяционной экологии растений любые особи, которые взяли начало от семени, по предложению Дж. Харпера (Harper, 1977) принято называть *генетами*, или *унитарными организмами*. Во многих случаях генет формируется как достаточно обособленная единица – четко выделяемая особь (например, особи растений подорожника большого *Plantago major*). В некоторых случаях для выявления целостности особи необходимы раскопки, так как центральная часть особи может отмирать без формирования самостоятельных боковых побегов (например, у терескена хохлового *Ceratoides papposa* – рис. 2.3).

При наличии у растения способности к вегетативному размножению и разрастанию генет дезинтегрируется и распадается на



Рис. 2.3. Псевдопартикуляция без омоложения у генета *Ceratoides papposa* в возрастном интервале от 1 года до 100 лет (по Я.П. Дидух, 1998)

морфологически и физиологически вполне самостоятельные единицы. Их называют *раметами*. Это как бы *модули*, из которых складывается формирующийся комплексный индивид, который в этом случае называют *модулярным*. Примером может служить пырей ползучий *Elytrigia repens* (рис. 2.4). Какое растение является результатом прорастания семени, то есть непосредственно генетом, а какое – частью дезинтегрированного генета, то есть раметом, в полевых условиях после разрушения и перегнивания корневищ (или других структур вегетативного размножения) чаще всего определить невозможно. В таких случаях все особи признают равноправными, и в популяционной экологии растений они выступают как отдельные счетные единицы. При необходимости с помощью специальных генетических методов можно установить идентичность или неидентичность геномов конкретных раметов и тем самым определить их принадлежность к тому или иному генету.

Модульный характер структуры высших растений существенно сказывается на прохождении ими полного онтогенеза. Модули отличаются не только по происхождению, уровню автономности, но и по степени омолаживания, а следовательно, и по длительности жизни.

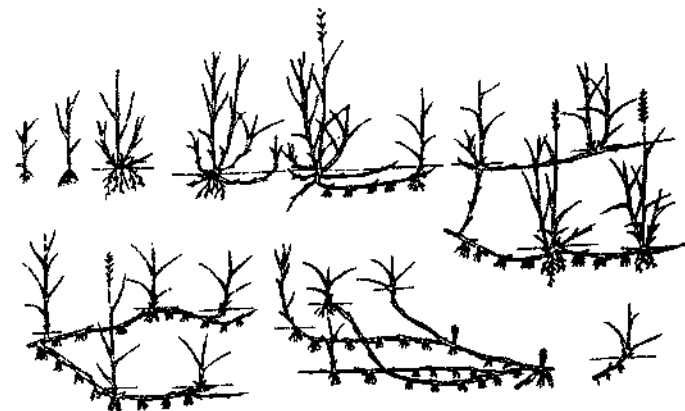


Рис. 2.4. Формирование раметов у пырея ползучего *Elytrigia repens* в ходе большого жизненного цикла с глубоким омолаживанием на этапах онтогенеза от проростков до senilных растений (по Л.А. Жуковой, 1997)

На основании изучения большой группы многолетних трав Л.А. Жукова (1988) с учетом вышеназванных особенностей подразделила полный онтогенез растений на пять основных типов.

Тип А – растения, не имеющие вегетативного размножения и разрастания и представленные, в сущности, одним модулем, который развивается из семени. Примером может служить тот же подорожник *Plantago major*.

Тип Б – растения, также не имеющие вегетативного размножения и разрастания, но на последних фазах онтогенеза подверженные партикуляции. Эта старческая партикуляция идет без омолаживания, и партикулы быстро отмирают вместе с основным модулем. Например, полынь *Artemisia arenaria*.

Тип В – во многом аналогичен типу Б, но старческие партикулы более долговечны и способны к вторичной партикуляции. К этому типу принадлежат плотно- и рыхлокустовые злаки.

Тип Г – партикуляция осуществляется в генеративном состоянии растения и происходит с частичным или полным омолаживанием партикул за счет их отрастания от ювенильных меристем. По мере отмирания центрального модуля эти омоложенные партикулы способны длительно поддерживать существования клона. Примером являются некоторые длиннокорневищные и наземно-ползучие растения.

Тип Д – партикуляция с глубоким омолаживанием начинается уже у вегетирующих особей и продолжается до их цветения. К этому типу относятся некоторые длиннокорневищные травы и луковичные растения.

Таким образом, соотношения между ракетами у растений с вегетативным размножением могут быть очень разными. И.Г. Серебряков (1952) в зависимости от наличия, формы и сроков вегетативного размножения и разрастания предложил подразделять травянистые растения на три основные группы:

- 1) *моноцентрические*, для которых дезинтеграция мало свойственна;
- 2) *явнополицентрические* – с выраженной ранней или поздней дезинтеграцией;
- 3) *неявнополицентрические*, то есть занимающие промежуточное положение между первыми двумя группами.

Л.Б. Заугольнова и др. (1988), описывая эти явления, выделяли у растений две базовых формы их разрастания, ведущие к образованию или *составного индивида*, или колонии. Последний тер-

мин «колония» чужд ботанике и не прижился. Приоритетным является термин «клон», который и используется зарубежными и отечественными ботаниками. Составные индивиды имеют достаточно компактно расположенные ракеты, связь которых с исходным (материнским) индивидом и друг с другом сохраняется практически постоянно (например, ежа сборная *Dactylis glomerata*). В клонах ракеты морфологически и физиологически достаточно быстро приобретают автономность (например, бодяк полевой *Cirsium arvense*). Образование клонов особенно характерно для длиннокорневищных, корнеотпрысковых и наземно-ползучих растений.

2.5. Клоны

В общей биологии *клоном* называют потомство одной особи, произошедшее путем вегетативного или бесполого размножения безотносительно того, как размещены особи этого потомства. Понятие «клона» принадлежит к категории «размытых понятий» (Налимов, 1979), отличающихся неоднозначной сущностью. Соответственно размыты и границы между клонообразующими и неклоновыми растениями. Следует различать по крайней мере четыре подхода к пониманию клонов растений.

1. *Генетический*, когда под клоном понимается совокупность потомков одной особи, возникшую при бесполом или вегетативном размножении и поэтому генетически и фенотипически однородную. Сходство особей в клоне и их принадлежность к одному генотипу точнее всего доказывается методом гелевого электрофореза белков или прямым анализом генома.

2. *Морфоструктурный*, при котором клоном называют совокупность ракетов, размещенных в непосредственной близости от материнской особи и сохраняющих с ней связь посредством подземных или надземных стеблекорневых образований.

3. *Физиологический*, выдвигающий на первый план обязательность общего для всех ракетов данного клона обмена веществ или, как минимум, обмена теми или иными веществами между ракетами клона. Впрочем, последние исследования показывают, что такой подход к клонам малореалистичен, так как ракеты достаточно «эгоистичны» и перераспределение веществ между ними почти не происходит (Alpert, 1999), а если оно и осуществляется, то в полевых условиях его невозможно установить.

4. *Популяционно-ценотический*, при котором клоном называют совокупность родственных по происхождению раметов, занимающих в сообществе определенный участок территории, не обязательно имеющих морфологическую или физиологическую связанность друг с другом и представляющую некоторую морфологическую целостность.

В некоторых случаях растения одного вида могут формировать клоны нескольких типов. С.М. Панченко (2006) описал образование клонов у плауновидного растения *Hyperzia selago*, имеющего два разных механизма вегетативного размножения. При партикуляции исходной особи с укоренением ортотропных синтеломов формируются типичные в популяционно-ценотическом смысле клоны, а при размножении выводковыми почками, опадающими на расстоянии не более 10 см от материнской особи, формируются клоны в генетическом их понимании. Каждая особь, вырастающая из выводковой почки, исходно автономна. Поскольку оба типа размножения у *Hyperzia selago* осуществляются одновременно, формируются клоны, которые С.М. Панченко называет «сложными».

Ю.А. Злобин (1997) на основании структурных критериев подразделил клоны растений на три категории:

1. *Клон-особь*. В этом случае раметы формируются как результат особого типа ветвления, связанного с образованием не только побеговой структуры из боковых ветвей, но и корневой системы и самостоятельных органов репродукции. Наличие собственной корневой системы является основным отличием рамета от ветви. У клонов-особей раметы концентрируются в непосредственной близости от материнской особи и физиологически составляют с ней одно целое. Клоны-особи свойственны, например, белоусу торчащему *Nardus stricta*. В общей ботанике они могут даже не расцениваться как клоновые образования, а скорее, представляют интерес как выражение морфогенетической способности растения к клоновой полимеризации.
2. *Клон-группа* формируется при вегетативном размножении материнской особи в случае размещения дочерних растений в непосредственной близости от нее. Клоны-группы характерны для рыхлокустовых злаков и короткокорневищных видов. В результате процессов партикуляции в таких клонах может наблюдаться полная самостоятельность раметов, наиболее характерная для поздних этапов их большого жизненного цикла.

3. *Клон-поле* – это вершина выраженности клоновой полимеризации и дезинтеграции. В этом случае раметы образуются в ходе вегетативного размножения путем формирования длинных корневищ, корневых отпрысков, усов или других подобных структур, для которых в англоязычной литературе предложен особый термин *spraser* – захватчик пространства, в российской – «побег расселения» (Злобин, 1961). Связь раметов с материнской особью в этом случае носит временный характер, они достаточно быстро приобретают полную самостоятельность. Клоны такого типа образует, например, майник двулистный *Maianthemum bifolium*.

По данным Р. Кука (Cook, 1983), диаметр клонов-полей может составлять 250 м (плаун *Lycopodium complanatum*), 489 м (папоротник орляк *Pteridium aquilinum*) и даже 880 м (бухарник мягкий *Holcus mollis*), а продолжительность существования до 1000–1500 лет. Высказывалось мнение, что срок существования таких клонов может быть неограниченно длительным. Это связано с глубокой омолаживанием дочерних модулей. Чем полнее физиологическое омолаживание, тем длительнее срок существования клона. Силандер (Silander, 1985) полагает, что клоны с глубоким омолаживанием раметов потенциально бессмертны или по крайней мере они могут существовать много тысячелетий.

В зависимости от возраста клоны обычно подразделяют на молодые, зрелые и отмирающие (Злобин, 1961). Позже эта классификация была дополнена четвертой категорией – стареющие клоны (Берко, 1976). К.А. Малиновский и др. (1998) сформулировали понятие о *возрастности клона*, оцениваемой по соотношению в нем парциальных кустов (раметов) разного возрастного состояния. Возрастность клонов по мере их старения увеличивается, но в отличие от календарного возраста ей свойственны колебания осцилляционного характера с периодичностью до 30–40 лет.

Важной характеристикой клоновых популяций является соотношение в популяции генетов и раметов. Оно очень точно характеризует состояние популяций таких растений. Календарный возраст раметов наибольший в центральной части клона и наименьший по его периферии.

За счет тропизмов клоны растений имеют тенденцию формироваться как структуры округлой формы, но они редко бывают такими из-за неравномерности распределения воды и питательных веществ в почве. Кук (Cook, 1983:252) писал, что путь столонов и

других органов вегетативного разрастания, а следовательно, и самого клона – это «путь голодной амебы».

Клоновый характер популяций растений дает им много преимуществ. Он позволяет сохраняться в растительном покрове стерильным гибридным формам, дольше удерживаться в составе фитоценозов в ходе сукцессионных смен. Особенно выгодно сочетание вегетативного размножения и способности формировать клоны с генеративным размножением. Именно поэтому такие виды, как бодяк полевой *Cirsium arvense*, пырей ползучий *Elytrigia repens* и им подобные, имеют столь обширные ареалы. Описано немало случаев внедрения растений с клоновыми популяциями в фитоценозы, сложенные только генетами так, что последние начинают деградировать. Подобный случай описан в Японии, в частности, для бамбука *Phyllostachys pubescens*, внедряющегося в широколиственные леса и вызывающего усыхание древостоев.

У ряда видов растений раметы в клоне достаточно долго связаны друг с другом и через общую корнепобеговую структуру получают воду и необходимые питательные вещества. Это способствует выравниванию раметов в клоне по размеру и жизнеспособности и повышает их устойчивость. Механизм этого явления был детально описан у камыша *Phragmites australis* (Hara et al., 1993). Как отмечалось выше, описаны и противоположные случаи, когда перераспределение веществ между раментами минимально или вообще отсутствует. Эта проблема пока еще остается малоизученной, так как требует применения специальных физиолого-биохимических методов.

2.6. Счетная единица в популяционной экологии

При изучении особей растений первым шагом является установление границ особи. В зависимости от целей исследования в качестве счетной единицы в популяционной биологии могут использоваться разные морфологические структуры. Они выступают как **фитопопуляционные счетные единицы**. Очень важно для сопоставимости результатов популяционных исследований использовать для той или иной жизненной формы идентичные фитопопуляционные счетные единицы.

У растений, не имеющих вегетативного размножения, фитопопуляционная счетная единица – это всегда простой индивид,

то есть генет. У растений с вегетативным размножением, формирующим клоны разных типов, в качестве счетной единицы могут приниматься отдельные самостоятельные раметы – парциальные кусты или парциальные побеги (Паленова, 1989, Швидкая, 1991). В зависимости от целей исследования и степени дезинтеграции каждый такой составной индивид может также рассматриваться и в качестве целостной счетной единицы (последнее уместнее для растений, образующих клон-особь или клон-группу). При изучении растений с клонами-полями целесообразнее всего за счетную единицу принимать отдельный самостоятельный рамет.

При решении некоторых специальных задач фитоценологии в качестве счетной единицы может быть принят и каждый достаточно изолированный клон-поле. Правда, это не всегда возможно, так как клоны имеют тенденцию взаимно проникать друг в друга, и идентифицировать конкретный клон тогда крайне затруднительно.

Таким образом, для выделения особи в ее популяционно-онтогенетическом смысле необходимо учитывать много факторов и практически решать этот вопрос отдельно для каждого вида растений или по крайней мере для каждой биоморфы.

2.7. Качественные и количественные признаки особей

Морфологический статус и в значительной степени жизненное состояние особей растений проявляется в совокупности их качественных и количественных признаков. Ряд таких признаков (окраска цветков, количество тычинок и т.п.), почти не изменяясь, устойчиво сохраняется у всех особей данного вида растения и поэтому имеет таксономическое значение. Эколого-фитоценотическое значение этих признаков невелико. Другие качественные признаки (форма листьев, наличие у растения тех или иных структурных элементов: боковых побегов, цветков, плодов и т.п.) характеризуют в первую очередь календарный возраст растения и его онтогенетическое состояние. Количественные признаки (размер фитомассы растения, число листьев, количество плодов и др.) в большей степени отражают жизненное состояние растений и существенно изменяются в зависимости от эколого-ценотической обстановки, в которой находятся особи. А.А. Скобелева (2008) на основе этих соображений выделяла признаки-индикаторы – системные, биологические, таксономические и экологические.

Признаки могут варьировать как в пределах одной особи (размер листа, количество семян в плоде, размер плода и др.), так и от особи к особи (высота, фитомасса растения и др.). Такое варьирование отражает либо присущую этим признакам индивидуальную автономную изменчивость, либо экологическую пластичность, когда признаки закономерно изменяют свое значение вдоль тех или иных эколого-фитоценологических градиентов.

Количественные признаки особей растений, или, как их часто называют, **морфометрические параметры**, подразделяют на две группы (Злобин, 1984):

1. **Статические морфометрические параметры**, которые регистрируются однократно, как правило, в момент наиболее полного развития данной структуры. Они могут быть:

- а) *меристическими*, то есть счетными, и оцениваться в штуках;
- б) *метрическими*, то есть представлять собой результат измерения данной структуры;
- в) *аллометричными*, являясь итогом оценки соотношения размеров двух разных признаков.

2. **Динамические морфометрические параметры** характеризуют темпы и особенности формирования той или иной морфологической структуры растения. Они вычисляются в результате нескольких последовательных измерений, отделенных друг от друга интервалом в 7–10 дней. Эти параметры могут быть метрическими и аллометричными.

Основные статические и динамические морфометрические параметры приведены в табл. 2.1. Всего насчитывается более 50 подающих учету морфометрических параметров, но информативная ценность их неодинакова. Для оценки морфологического и виталитетного статуса особей обычно бывает достаточным всего нескольких (от 3 до 10–12) параметров. Наибольшую информационную ценность при оценке жизненного состояния особей имеют биологически значимые признаки, такие, как общая фитомасса особи (W), высота (h), фитомасса листьев (W_L), размер листовой поверхности (A), число продуцируемых зачатков размножения (N_{Sn}), репродуктивное усилие (RE).

Набор таких признаков для оценки жизненного состояния особей и их статуса в популяции не является универсальным – он зависит от жизненной формы растения. У злаков к числу хороших индикаторных признаков относятся общая и продуктивная

Таблица 2.1. Основные морфометрические параметры и формулы для их вычисления

Наименование параметра	Условное обозначение и расчетная формула	Размерность
<i>Метрические морфометрические параметры</i>		
Общая фитомасса растения	W	г
Фитомасса листьев	W_L	г
Высота	h	см
Фитомасса репродуктивных органов	W_G	г
Количество листьев	N_L	шт.
Количество цветков	N_F	шт.
Количество плодов	N_{Fr}	шт.
Листовая поверхность	A	см ²
Площадь отдельного листа	a_L	см ²
Диаметр стебля	d	см, мм
<i>Аллометрические морфометрические параметры</i>		
Фотосинтетическое усилие	$LAR = A/W$	см ² /г
Удельная поверхность листьев	$S_0 = \sqrt{A/\sqrt{W_L}}$	см ² /г
Площадь листьев на единицу фитомассы листьев	$LWR = A/W_L$	см ² /г
Репродуктивное усилие RE I	$(W_G/W) \cdot 100$	г/г
Репродуктивное усилие RE II	$(W_G/A) \cdot 100$	г/см
<i>Динамические метрические параметры</i>		
Абсолютная скорость роста	$AGR = (W_2 - W_1) / \Delta T$	г/сутки
Абсолютная скорость формирования листовой поверхности	$AGR_A = (A_2 - A_1) / \Delta T$	см ² /сутки
Относительная скорость роста	$RGR = (\ln W_2 - \ln W_1) / \Delta T$	г/гсутки
<i>Динамические аллометрические параметры</i>		
Нетто-ассимиляция	$NAR = \frac{W_2 - W_1}{\Delta T} \cdot \frac{\ln A_2 - \ln A_1}{A_2 - A_1}$	г/см ² /сутки
Производительность формирования листьев	$LARI = \frac{A_2 - A_1}{\Delta T} \cdot \frac{\ln W_2 - \ln W_1}{W_2 - W_1}$	см ² /гсутки

кустистость, а также размер флагового листа, у некоторых вечно-зеленых трав и кустарничков – размер годовичного прироста побегов. У деревьев – диаметр ствола на высоте груди, общая высота, размер годовичных приростов, степень развитости кроны. При использовании морфометрического метода необходимо учитывать повременную сменяемость всех признаков растений. Растения растут, и в ходе их роста морфологическая структура изменяется, иными становятся и соотношения между признаками.

Вообще выбор признака для анализа статуса особей в популяции требует от исследователя хорошего знания биологии вида и его экологических связей. Дж. Харпер (1970) при анализе клевера ползучего *Trifolium repens* обнаружил, что на лугах в Великобритании в популяции этого растения входят особи с разной выраженностью белого рисунка на листьях. Исследование на пастбищах выявило, что овцы почти полностью избегают поедать клевер с крупными белыми пятнами. Таким образом, в данном случае этот признак оказывается экологически существенным для выживаемости особей и динамики популяций.

Результаты измерения любого признака в выборке растений из популяции могут быть представлены в виде статистических кривых распределения или в виде гистограмм. Такие кривые или гистограммы, описывающие значения признаков, могут быть разных типов. Может наблюдаться распределение, близкое к нормальному, когда в выборках преобладают средние значения того или иного признака, но часто встречаются и правосторонние или левосторонние кривые с преобладанием в популяции больших или малых значений признаков соответственно.

При использовании стандартного морфометрического анализа из популяции приходится изымать определенное количество особей. Это не всегда допустимо. При анализе популяций редких, охраняемых видов растений используют *неразрушающие приемы морфометрического анализа* и учитывают только те морфометрические признаки, которые не требуют уничтожения особей растений (Панченко, 2007).

Морфометрия растений позволяет эффективно решать многие популяционные вопросы. Она дает надежный материал для анализа роста растений, позволяет устанавливать объективные различия морфоструктуры и ее динамики у растений разных видов и у особей разных популяций одного вида, служит для оценки уровня и эффективности репродукции, а также для решения многих других проблем.

2.8. Целостность особей растений

Важным показателем состояния любой особи растения является уровень ее морфоструктурной и физиологической интегрированности – *целостности*. Основным методом оценки целостности растения является изучение изменчивости признаков и корреляции между ними. Изменчивость оценивают коэффициентом вариации, а соотношения между признаками – коэффициентами парной корреляции и коэффициентами канонической корреляции. Последние позволяют устанавливать взаимосвязь между группами признаков (Злобин и др., 2007). Совокупность коэффициентов корреляции между признаками особей растений составляет матрицу коэффициентов корреляции, структура которой отображает силу и степень взаимосвязанности признаков друг с другом.

Морфометрические признаки скоррелированы по-разному. Одни имеют между собой высокие положительные или отрицательные коэффициенты корреляции, для других пар признаков, напротив, характерны низкие значения коэффициентов корреляции. В большинстве случаев между морфоструктурными признаками преобладают положительные и довольно высокие значения коэффициентов корреляции. Для сильно детерминированных признаков корреляционные связи оказываются стабильными, а для признаков, связанных с адаптивными возможностями растений, они подвижны. В оптимальных условиях среди коэффициентов корреляции преобладают положительные связи. Система корреляций морфологических признаков специфична как для отдельных видов растений, так и для особей разного жизненного состояния, составляющих самостоятельную популяцию. Е.Н. Синская (1961) подчеркивала, что наименее скоррелированные признаки часто «обнаруживают более прямую зависимость от факторов среды» и поэтому наиболее пригодны для выявления реакции растений на условия произрастания.

Корреляция тех или иных признаков не является постоянной во времени и пространстве. Для одних пар признаков она устойчива, для других – может закономерно изменяться в зависимости от онтогенетического состояния растений, эколого-ценотической обстановки и действия стрессовых факторов. Поэтому оценка системы скоррелированности основных признаков является индикатором состояния растений (Злобин, 1989, Schlichting, 1989).

Группы тесно скоррелированных признаков удобно выделять, используя метод корреляционных плеяд Терентьева. Методика построения корреляционных плеяд описана В.М. Шмидтом (1984).

Скоррелированность морфологических структур растений можно рассматривать как показатель целостности растительного организма. Для интегральной оценки уровня целостности организма используется формула (Злобин, 1976):

$$I = \frac{B}{(n^2 - n)/2} \cdot 100\%,$$

где I – индекс морфологической интеграции, т.е. целостности особи;
 B – число статистически достоверных (на уровне вероятности 0,95) коэффициентов корреляции в матрице;
 n – общее число коэффициентов корреляции в матрице.

Фактические данные показывают, что в зависимости от условий произрастания уровень морфологической целостности растений может существенно изменяться. Так, В.В. Кичфалуший и Г.М. Мезев-Кричфалуший (1994) установили, что при ухудшении условий произрастания величина индекса I у птицемлечника зонтичного *Ornithogalum umbellatum* уменьшается с 42 до 35%. Снижение скоррелированности между морфологическими параметрами растений регистрировалось и во многих других случаях. М.М. Ишмуратова и др. (2003) наблюдали это явление у представителей семейства *Orchidaceae*, А.Д. Монастырева (2008) – у бескильницы *Puccinellia tenuiflora*. Наблюдается и противоположный процесс, когда при нарастании стрессов у растений скоррелированность признаков увеличивается. Некоторые такие ситуации описывала Н.С. Ростова (2002).

В целом по проблеме морфологической целостности растений и ее зависимости от эколого-ценотической обстановки и параметров конкретной популяции проводилось пока очень мало исследований и делать какие-либо обобщения здесь преждевременно, хотя само по себе данное направление исследований в популяционной экологии растений обещает быть результативным.

2.9. Изменчивость и пластичность

Изменчивость и пластичность – это самостоятельные морфогенетические явления. Способность к модификации онтогенеза, ростовых и формообразовательных процессов является у растений одним из основных механизмов их тонкой настройки на эколого-фитоценотическую обстановку и действие разного рода стрессовых факторов.

Изменчивость – это свободное варьирование признаков растений. Она касается как растения в целом, так и его структурных частей. Различия в размерах особей и их отдельных структурных частей легко наблюдать в каждой популяции растений. Еще более заметны они при сопоставлении растений из разных ценопопуляций. Масштабы этого явления иногда колоссальны. Е.Н. Синская (1963) описала особи люцерны малой *Medicago minima* в фазе цветения, которые отличались друг от друга по высоте: самая маленькая – 4 см, а самая большая 76 см. Она же указала на особи плевела жесткого *Lolium rigidum*, имеющие в одном случае общую кустистость в 1 побег, а в другом – в 373 побега. Дж. Харпер (Наггрег, 1977) описал две особи мари белой *Chenopodium album*, одна из которых цвела и плодоносила при высоте всего 50 мм, и другая, давшая 50 тысяч семян, при высоте 1 м. Пейт (Pate, 1985) у ряда эфемероидов Австралии обнаружил различия в размерах крупных и мелких особей в 2700 раз. Количество таких примеров огромно.

Изменчивость характерна для всех признаков растений. Варьируют все признаки растений, начиная от размера семян до структур сенильных растений. Каждый признак обладает автономной, характерной только для него изменчивостью как в пределах одной особи, так и в пределах популяции. Это явление называют **признакоспецифичностью изменчивости**. В качестве меры изменчивости обычно используют коэффициент вариации. Изменчивость до 7% рассматривают как очень низкую, порядка 13–20% – как среднюю, более 40% – как высокую. Диапазоны варьирования зависят от типа признаков. Уровень изменчивости одного и того же признака в разных популяциях неодинаков. В целом, для всех растений характерно широкое варьирование значений количественных признаков. Обычно признаки репродуктивной сферы более устойчивы по сравнению с признаками вегетативной части растения. Меристические признаки более

изменчивы, чем метрические, а метрические изменчивее аллометрических.

Изменчивость морфоструктурных признаков в определенной степени обусловлена эколого-фитоценотической средой. Так, было показано, что у эфемероидов широколиственного леса амплитуда изменчивости уменьшается при возрастании рекреационных нагрузок на экосистему (Злобин, Чумакова, 1986). Описывались и противоположные случаи, когда в стрессовых условиях изменчивость возрастала (Мамаев, 1970, Жуйкова и др., 1998, Ростова, 1999).

С точки зрения долговременной стабилизации популяций А.С. Северцев (1990) выделил три категории изменчивости:

- 1) *селективно-нейтральная* изменчивость, состоящая в свободном варьировании значений признаков без нарушения их основных функций;
- 2) *селективно-отрицательная* изменчивость, при наличии которой устойчивость растений снижается; сюда в первую очередь относится генетический груз;
- 3) *селективно-положительная* изменчивость, которая дает начало микроэволюционным процессам.

Изменчивость признаков следует отличать от пластичности. *Пластичность* представляет собой самостоятельное явление, состоящее в изменении среднего значения морфометрических параметров или любых других признаков или свойств растений вдоль тех или иных градиентов. Пластичность имеет огромное адаптационное значение и выступает как достаточно важный и универсальный феномен популяционной жизни растений (Кордюм, 2001). Это естественно. В связи с неподвижностью особей пластичность является основным механизмом приспособляемости растений к изменяющимся условиям. Для изучения пластичности наиболее пригоден регрессионный анализ, в том числе ранговый регрессионный анализ.

Регрессионный анализ как инструмент выявления пластичности проводится в соответствии с моделью, которая представлена на рис. 2.5. Ось x используется как ось ординации популяций и подразделяется на ступени соответствующего эколого-ценотического градиента или другого градиента. На оси y откладываются значения изучаемого морфометрического параметра. Выделенная пунктирными линиями часть графика – эта зона регрессии признака. Точка A соответствует значению морфопараметра при ис-

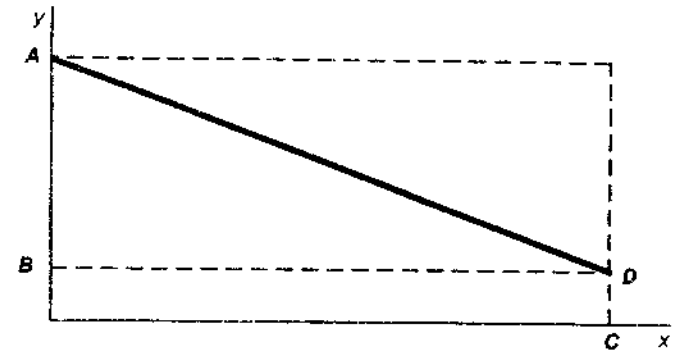


Рис. 2.5. Регрессия морфологического признака по экологическому градиенту

ходном значении выбранного градиента. А.А. Уранов называл значение признака в точке A *коэффициентом свободного развития*. Интервал AB на оси y соответствует амплитуде экологической пластичности изучаемого признака. Участок оси x правее точки C представляет собой зону конкурентного или экологического исключения, так как на этом участке градиента нет растений, обладавших значением признака, меньшим, чем B . На основе этих соображений может быть вычислен *индекс фитоценотической пластичности* изучаемого признака:

$$I_p = (A - B)/A,$$

где I_p – индекс фитоценотической пластичности;

A – максимальное найденное значение признака;

B – минимальное значение признака.

Линия регрессии может быть не только нисходящей, но и восходящей. Поэтому индекс фитоценотической пластичности может быть положительными и иметь знак «+» в случае, когда вдоль изучаемого градиента значения признака увеличиваются, или знак «-» в случае уменьшения по градиенту значений признака, как это представлено на графике.

Вдоль градиентов в первую очередь изменяются, имея повышенную положительную или отрицательную пластичность, морфопараметры крупных субъединиц структуры растений – модулей (число побегов), а уже затем такие изменения охватывают части модулей (размер листьев, количество листьев на побеге и др.).

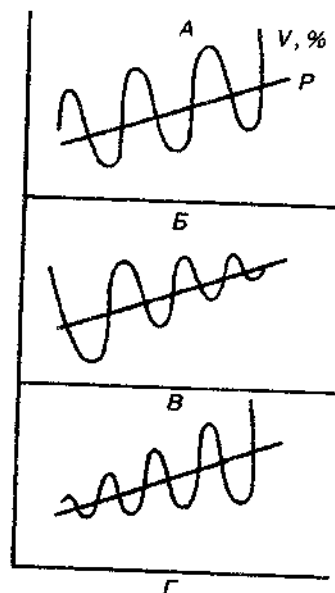


Рис. 2.6. Соотношение между изменчивостью ($V, \%$) и пластичностью (P) (при одинаковом тренде пластичности вдоль эколого-фитоценотического градиента ($Г$) изменчивость может сохранять свой уровень (A), снижаться (B) или увеличиваться (B))

Между изменчивостью и пластичностью нет прямого соответствия (рис. 2.6). Однако более изменчивые признаки, как правило, обладают и большей пластичностью. В целом, способность особей растений к выраженной изменчивости и пластичности составляет их тактику защиты от неблагоприятных факторов и компенсирует неподвижность растительных организмов, выступая еще одним инструментом тонкой настройки на среду обитания.

2.10. Самоподдержание в популяциях растений

Важной характеристикой особей растений является процесс их репродукции, или размножения, обеспечивающий их самоподдержание в популяциях (Левина, 1957; Злобин, 1992; Злобин, 1993). Репродукция является ключевым звеном в динамике популяций и определяет их устойчивое существование в экосистемах.

В зависимости от механизма образования диаспор различают три основные формы репродукции:

- 1) *половая репродукция*, или генеративное размножение, связанное с образованием гамет, их копуляцией и формированием зиготы, обладающей комбинированным генотипом;
- 2) *бесполое размножение*, состоящее в образовании спор; как способ размножения свойственно споровым и низшим растениям;
- 3) *вегетативное размножение*, осуществляемое за счет специализированных структур, несущих почки, или за счет партитуляции материнских особей.

Репродукция – многоэтапный процесс, контролируемый как состоянием особей, так и популяционными параметрами. Вследствие этого существует большое количество показателей и оценок уровня репродукции.

2.10.1. Половая репродукция

Половая репродукция у покрытосеменных растений состоит в последовательном образовании цветков, плодов и семян и является основным способом их размножения. Этой проблеме посвящена большая биологическая и геоботаническая литература (Fryxell, 1957; Persival, 1965; Левина, 1981; Willson, 1983; Fenner, 1985; Злобин, 1989 и др.).

При оценке полового размножения растений с точки зрения их популяционной жизни одним из важных показателей является *радиус репродуктивной активности*, который определяет расстояние эффективного переноса пыльцы и зачатков размножения (спор, семян, плодов). Это пока мало изученный параметр, при оценке которого приходится дополнительно учитывать фертильность пыльцы и жизнеспособность семян.

Репродуктивный процесс контролируется на двух уровнях – на уровне отдельных особей и на уровне популяций. Действительно, первые фазы репродукции (органогенез цветков) полностью зависят от состояния особей, тогда как завершающие фазы этого процесса – опыление и распространение семян – требуют присутствия партнеров и обусловлены структурой популяции и ее экосистемными связями. Косвенно, через изменение жизненного состояния растений популяционные особенности воздействуют и на первые

фазы репродукции. Репродуктивные стратегии разных популяций одного и того же таксономического вида могут различаться.

Уровень особей. Состояние и функционирование генетов и раметов являются основными факторами успешности полового размножения. Например, у душистого колоска *Anthoxanthum odoratum* вес семян на 17% определялся генетическими особенностями материнской особи, на 3% – особенностями отцовской формы и на 80% зависит от экологических условий произрастания материнского растения (Antonovics, Schmitt, 1986).

Особенности семян определяются жизненной формой растений. В ряду «деревья – кустарники – травы» происходит уменьшение размера плодов и семян примерно в 10 раз на каждый переход (Silvertown, 1982). Зависимость всхожести семян от их размера не установлена. В одних случаях лучше прорастают крупные семена, в других – мелкие. Но проростки из более крупных семян всегда имеют повышенную жизнеспособность и лучшую выживаемость.

Не следует упускать из виду, что мелкие и слаборазвитые диаспоры – это важный резерв популяции. Как показано К.Г. Ткаченко (2006), всходы из крупных семян высокой жизнеспособности чаще гибнут от поздних весенних заморозков, и популяция выживает за счет второй волны всходов из мелких диаспор с малым запасом питательных веществ.

Основным показателем репродуктивного потенциала растений является количество производимых семян в расчете на особь. Принято различать две основные категории семенной продуктивности высших растений:

- а) **потенциальную семенную продуктивность**, определяемую количеством закладываемых на одной особи семязачатков;
- б) **реальную семенную продуктивность**, понимаемую как количество зрелых полноценных семян, продуцируемых одной особью.

Формируемые на растениях семена имеют разный уровень жизнеспособности. Г.Г. Жилаев (2003) в специальном исследовании на большой группе травянистых растений Карпат показал, что жизнеспособность семян во многом определяется виталитетным состоянием особей, на которых они образуются.

С точки зрения зависимости уровня репродукции от состояния особей в популяции наиболее информативным является репродуктивное усилие. **Репродуктивное усилие** – это часть фито-

массы растения, которую оно затрачивает на производство диаспор. Этот параметр обусловлен как состоянием особей, так и эколого-ценотической обстановкой и варьирует в достаточно широких пределах. Представляет интерес анализ зависимости репродуктивного усилия от фитомассы особей. У поликарпика частухи подорожниковой *Alisma plantago-aquatica*, по данным Н.В. Васильева (2006), репродуктивное усилие было меньшим у крупных особей. Мелкие особи тратили на репродукцию большую часть веществ, хотя фактически здесь реализовывалось простое соотношение: по ходу онтогенеза фитомасса особей прогрессивно нарастает, тогда как размер репродуктивных структур у генеративных растений состояний g_1 , g_2 и g_3 сравнительно стабилен.

Вычисляться репродуктивное усилие может разными способами: как фитомасса диаспор в расчете на единицу фитомассы растения или как фитомасса диаспор в расчете на единицу листовой поверхности. Как генетически обусловленный параметр репродуктивное усилие лучше вычислять в форме количества производимых диаспор в расчете на единицу фитомассы растений. Эта более постоянная величина, отражающая прежде всего видовые особенности изучаемого растения (Репецкая, 2000). Репродуктивное усилие при его вычислении на единицу листовой поверхности особи, напротив, является более варьирующим показателем и в большей степени характеризует роль экосистемных факторов в репродукции. Как подчеркивал М.В. Марков (1990), определяться репродуктивное усилие должно в момент, когда репродуктивные и вегетативные органы имеют максимальное развитие, а в фитомассу репродуктивных органов следует включать и вспомогательные репродуктивные структуры (ось соцветия, прицветники и др.).

На производство семян оказывают влияние не только состояние растений, но и экологические условия на протяжении репродуктивного периода, конкурентные отношения с другими растениями сообщества, активность и численность вредителей и болезней растений (Fox et al., 1999). Для раскрытия роли этих факторов могут использоваться различные статистические методы и приемы визуализации данных. Это иллюстрирует рис. 2.7, на котором представлены значения репродуктивного усилия сорного растения горца шероховатого *Polygonum scabrum* в посевах трех разных сельскохозяйственных культур. При близкой средней численности сорняка (от 1,8 до 2,3 шт./м²) средние значения репродуктивного усилия в посевах разных культур были

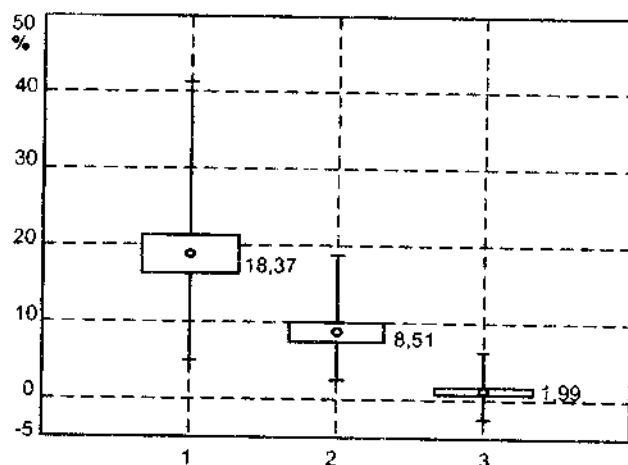


Рис. 2.7. Значения репродуктивного усилия (%) растений *Polygonum scabrum* в посевах разных сельскохозяйственных культур:

1 – озимая пшеница; 2 – посев яровой пшеницы; 3 – посев гречихи. Указаны значения среднего арифметического, значения среднего плюс/минус ошибка среднего арифметического (коробочки) и минимальное и максимальное значение величины репродуктивного усилия (усы)

существенно различными, составляя в посеве яровой пшеницы – 18,37%, озимой пшеницы – 8,51% и гречихи – 1,99%. Это свидетельствует о том, что подавление сорняка положом этих культурных растений проявлялось не столько в снижении его численности, сколько в ингибировании репродукции.

Уровень популяций. На популяционном уровне репродукция растений характеризует количество производимых семян (диаспор), приходящееся на единицу поверхности популяционного поля. Этот параметр определяет репродуктивное давление популяции на экосистему.

Репродуктивная способность любой популяции зависит от двух факторов:

- 1) репродуктивной производительности отдельных особей;
- 2) количества особей на единицу площади, то есть плотности популяции.

Плотностная обусловленность репродукции состоит в том, что наибольшие репродуктивные выходы, как правило, связаны с

некоторой средней плотностью популяции (Eggen, 1996). В маленьких популяциях нередко репродукция снижена из-за нехватки пыльцы, а в больших популяциях – из-за дефицита опылителей и ресурсов.

На уровне популяций полезно различать *тычиночный* и *пестичный репродуктивный успех* (Злобин, 1993). Первый состоит в производстве достаточного для опыления всех растений данной популяции количества полноценной пыльцы, а второй – в формировании полноценных семян в количестве, необходимом для поддержания стабильности популяции.

Ю.А. Злобиным (1968) была разработана категоризация урожая семян цветковых растений с выделением:

- 1) **потенциального урожая** как количества семязачатков, закладываемых на генеративных растениях, в расчете на единицу площади популяционного поля;
- 2) **фактического урожая** как количества созревших и вступающих в процесс диссеминации семян или плодов;
- 3) **грунтового урожая** как количества жизнеспособных семян в почве к моменту начала их возможного прорастания также в расчете на единицу площади.

Фактический урожай всегда оказывается ниже потенциального из-за недоопыления, абортирования семязачатков и их повреждения болезнями и вредителями, а грунтовой урожай меньше фактического из-за потерь при диссеминации, вызванных семяедными животными.

Репродуктивное давление любой популяции на фитоценоз неравномерно по годам из-за чередования лет высокой и низкой семенной продуктивности. Такое чередование хорошо изучено у деревьев, проявляется оно и растений других жизненных форм (Herrera et al., 1998). Периодичность семеношений ведет к периодичности появления всходов, формируя «волны» и «взрывы» возобновления. Этот феномен оказывает большое влияние на итоговую возрастную и онтогенетическую структуру популяций, хотя в практической работе многих исследователей он нередко упускается.

По числу производимых плодов и семян особи растений в популяциях неравноценны. Для осуществления репродуктивного процесса необходим некоторый критический минимальный размер особи (Yokoi, 1989). Размерные параметры материнских

особей особенно важны для участия в размножении у однолетних растений. Существует определенная взаимосвязь между размерами особей растений и их репродуктивным вкладом в самоподдержание популяции. Как правило, крупные растения вносят в репродукцию существенно больший вклад. Но это нельзя рассматривать как универсальное правило. В популяциях нередко преобладают мелкие растения, и тогда их вклад в репродукцию оказывается сопоставимым с вкладом крупных растений, а то и превосходит его. В этой связи для репродуктивного потенциала популяций очень важна размерная структура особей, складывающих конкретную популяцию. Хорошо выражена зависимость репродуктивных показателей от возрастной, онтогенетической и виталитетной структуры популяций. Репродукция выше в популяциях с высокой долей генеративных особей высшей категории виталитета.

2.10.2. Распространение семян и почвенные банки семян

Характер распространения семян и нераскрывающихся плодов во многом определяет структуру популяций и их динамику. С популяционной точки зрения особенно важно, что распространение семян имеет векторизированный характер и отличается огромным разнообразием форм и механизмов. Направление переноса у анемохоров определяется господствующими ветрами, у гидрохоров – направлением течения реки, у зоохоров – наличием и особенностями деятельности соответствующих групп животных и т.п. Во многих работах показано, что способы диссеминации приспособлены к условиям конкретного фитоценоза, к которому обычно приурочены популяции данного вида растения.

Важной особенностью растений является способность создавать запасы семян в почве, так называемые *почвенные банки семян*. Формирование запасов семян в почве происходит в течение длительного времени при обсеменении растений, входящих в состав фитоценозов, при заносе семян извне, за счет способности семян некоторых растений длительно сохранять всхожесть.

По реализации способности формировать почвенные банки семян все виды растений можно подразделить на три группы:

- 1) семенной банк не создается, и семена прорастают в тот же вегетационный период, в котором они образовались;

- 2) семенной банк носит переходный (сезонный) характер – семена зимуют и их основная масса прорастает весной следующего года;
- 3) формируется истинный почвенный банк семян, сохраняющийся в почве в течение многих лет.

У рудералов почвенные банки жизнеспособных семян могут сохраняться десятки и даже сотни лет. Однако простой корреляции между способностью вида создавать почвенный банк семян и устойчивостью его популяций в фитоценозах не обнаружено (Symonides, 1989).

В основе создания семенных банков лежит способность семян находиться в состоянии покоя. Обычно выделяется шесть типов покоя семян. В полевых исследованиях бывает достаточно трудно отличить покой семян, обусловленный генетическими, экологическими факторами или их взаимодействием. Очевидно только, что со временем размер почвенного банка семян (если он не пополняется) уменьшается по экспоненте (Movinchi et al., 2000).

Количество жизнеспособных семян в почвах, то есть размер почвенного банка семян, зависит от типа фитоценоза и характера почвы. По данным Т.В. Ивановой (2004), в почве луговых ценозов количество всхожих семян варьирует в пределах от 2027 до 7755 шт./м², в поймах малых лесных рек размер почвенного банка семян меньше – 431–2232 шт./м². В подмосковных лесах регистрируется до 750 шт. жизнеспособных семян березы на 1 кв. м. В посевах количество семян сорняков в почве может достигать 400 000 шт./м², хотя обычно оно составляет 50 000–75 000 шт. Прослеживается тенденция к увеличению количества семян в почвенном банке от более сухих к более влажным сообществам. Основу почвенного банка семян во всех изученных сообществах чаще всего составляет небольшая группа видов-эксплерентов, на долю которых приходится более половины всей численности жизнеспособных семян в почве.

Формируются *банки жизнеспособных спор* у ряда видов споровых растений. Но эта область популяционной экологии растений изучена мало.

Своеобразным экологическим резервом популяции являются и банки ювенильных и имматурных растений. Особенно они характерны для некоторых видов древесных пород (особенно дуба, ели), когда подрост десятилетиями сохраняет жизнеспособность

под пологом в виде «торчков», а после возникновения окон в древостое ростовые процессы активизируются и торчки вырастают в полноценные деревья.

2.10.3. Прорастание семян

Прорастание семян и выживаемость всходов составляют самостоятельную биолого-экологическую проблему, которой посвящено много публикаций, хотя большинство из них касается чисто физиолого-биохимического аспекта (Fenner, 1985, Baskin, Baskin, 1998 и др.). В популяционных исследованиях наиболее важно учитывать качество семян, то есть их способность прорасти и формировать полноценные всходы. Реализация этой способности зависит от многих условий. Большую роль играют температура, влага и для некоторых видов растений – свет. Разумеется, на прорастание семян влияют и другие факторы: аэрация субстрата, химические свойства почвенного раствора, деятельность животных, способных поедать семена и т.п. У некоторых видов растений прорастание стимулирует летнее прогревание семян, у других, напротив, зимнее промораживание. В этой связи было введено понятие безопасных микроместообитаний, или регенерационных ниш, где семена преимущественно прорастают, а проростки лучше сохраняются. Исключительно важным является срок прорастания семян, который часто играет критическую роль в выживаемости всходов.

У большинства растений максимум смертей приходится именно на фазу прорастающих семян. Уровень смертности прорастающих семян зависит от их качества и комплекса эколого-ценотических условий в период их существования и прорастания.

2.10.4. Вегетативное разрастание и размножение

Как и в случае полового размножения, при анализе вегетативного размножения существуют два аспекта – уровень особей и уровень популяций.

Зачатки вегетативного размножения могут образовываться в разные периоды онтогенеза. Этот факт существенно влияет на их качество и жизнеспособность, так как от него зависит уровень

омоложения вегетативного потомства. Принято выделять три основных срока образования зачатков вегетативного размножения:

1. Вегетативное размножение наблюдается в *предгенеративный период* или в самом начале генеративного размножения растений. В этом случае оно обычно сопровождается глубоким омоложением формирующихся партикул и будущих модулей. Ювенильная партикуляция приводит к образованию ювенильных или иммагурных дочерних особей (раметов) и играет особенно важную роль в самоподдержании популяций растений.
2. Вегетативное размножение происходит в *середине генеративного периода* и сопровождается лишь частичным омолаживанием. По Т.А. Работнову (1969), это нормальная партикуляция, которая ведет к образованию клоновых структур разного типа.
3. Вегетативное размножение осуществляется в *постгенеративный период*. Это, по сути дела, сенильная партикуляция, или старческий распад, не связанные с глубоким омолаживанием потомства. Популяционная роль сенильной партикуляции невелика, она лишь продлевает срок контроля популяционного поля.

Конечно, такое подразделение вегетативного размножения носит самый общий характер, и у отдельных видов растений уровень омолаживания на том или ином этапе онтогенеза достаточно индивидуален. Так, у черники *Vaccinium myrtillus* побеги *расщепления* образуются в постгенеративный период, но уровень их омолаживания высокий, что ведет к формированию генераций жизнеспособных дочерних парциальных кустов и делает жизнь клона длительной (Злобин, 1962).

Для количественной характеристики вегетативного размножения, как и для генеративного, используются показатели потенциальная и реальная продуктивность диаспор вегетативного размножения.

В настоящее время особенности вегетативного размножения растений как популяционного феномена изучены еще очень слабо. У всех многолетних растений подземный корнепобеговый комплекс имеет очень большой резерв ювенильных меристем, от деятельности которых зависит восстановительная и регулирующая функция и особей, и популяций (Маслова и др., 2006). Его изучение – одна из актуальнейших проблем популяционной экологии.

Б.М. Миркиным и Т.Г. Горской (1989) было открыто важное явление, имеющее место в популяциях растений, сочетающих

полоное и вегетативное размножение. Оказалось, что в этом случае между гаметами и ракетами существует выраженная обратная связь. В формировании популяций таких растений при этом наблюдается три периода:

- 1) *инициальный*, когда популяция и запас фитомассы в ней формируются за счет генетов. Это фаза первичного заселения территории;
- 2) *равновесный*, когда в популяции устанавливается равновесие между генетами и ракетами. В этот период доля генетов убывает, но это сразу же компенсируется нарастанием числа ракетов;
- 3) *старения популяции*, когда большая часть генетов из популяции выпали, а уровень вегетативного размножения затухает. В такой популяции преобладают стареющие ракеты.

В целом, самоподдержание в популяциях растений достигается разными способами и разными сочетаниями этих способов. Грайм (Grime, 1979) в этой связи выделил пять типов репродуктивных стратегий:

- *V-стратегия* – вегетативное разрастание и размножение;
- *S-стратегия* – сезонное размножение семенами с весенним или осенним пиками их прорастания;
- *B_s-стратегия* – самоподдержание популяции за счет банка жизнеспособных семян в почве;
- *B_r-стратегия* – самоподдержание популяции за счет банка проростков и ювенильных растений, которые могут длительно сохраняться в фитоценозе;
- *W-стратегия* – возобновление за счет массово производимых семян или спор.

Именно многообразие форм и способов репродукции обеспечивает популяциям растений стабильность и прогрессивное разрастание.

Продукционный процесс в популяциях

Способность растений в ходе их автотрофного питания из углекислого газа, минеральных веществ и воды за счет усвоения солнечной энергии синтезировать органические вещества называют *фотосинтезом*. Фотосинтез является *продукционным процессом*, поскольку он ведет к накоплению органического вещества. Образовавшееся органическое вещество идет на формирование тела растения (корней, стеблей, листьев), его рост и образование зачатков размножения. Много ценной информации о продукционном процессе особей, популяций, фитоценозов и биосферы в целом было получено благодаря реализации в 1964 году Международной биологической программы (МБП), в выполнении которой на протяжении ряда лет были задействованы многие ученые разных стран мира. Было доказано, что свойства растений и фитопопуляций тесно связаны с особенностями фотосинтеза и продукционного процесса и поэтому должны приниматься во внимание при анализе популяций растений.

3.1. Физиолого-биохимические основы продукционного процесса

3.1.1. Лист

Важной чертой организации живой материи является то, что синтез и трансформация органических веществ осуществляется только особями растений. Популяции, биоценозы и биосфера в целом реализуют функцию биологической продуктивности только в той степени, в какой эти природные или искусственные биосистемы состоят из особей растений.

В свою очередь, в структуре особей растений с фотосинтезом, а следовательно, с продукционным процессом прежде всего связаны листья. Разнообразие листьев исключительно велико как по размеру, так и по форме, но при всем внешнем разнообразии принципы построения листьев растений всегда одинаковы, подобно тому как сходны и выполняемые ими функции.

Любой лист в типе состоит из следующих частей: листовой пластинки – основной рабочей части листа, черешка, который связывает листовую пластинку со стеблем и обеспечивает наиболее удобное (с точки зрения функций листа) расположение листовой пластинки в пространстве, и так называемых прилистников – небольших придатков, расположенных в основании черешка. Листья образования плоские, и благодаря этому при определенных затратах пластических веществ на образование листа он имеет максимально большую поверхность. Эта особенность листьев обусловлена их функцией: фотосинтез является поверхностным процессом, и чем больше поверхность листа, тем благоприятнее условия для фотосинтеза.

В анатомической структуре листьев также немало общего. У всех листьев основной тканью листа является хлоренхима. По пространственному расположению, организации и наличию некоторых дополнительных клеточных элементов в мезофилле листа можно подразделить на два главных типа – *обычный тип* и *kranz-тип*.

Листья обычного типа характерны для двудольных растений и многих однодольных. Основу листа здесь составляет хлоренхима, которая подразделяется на столбчатую, расположенную в верхней части листовой пластинки, и губчатую, размещенную в нижней части. Хлоренхима пересекается большим числом проводящих пучков, которые подводят к ее клеткам воду и минеральные соли и отводят продукты фотосинтеза – органические вещества. В состав проводящих пучков входит механическая ткань, повышающая прочность листовой пластинки.

Листья *kranz*-типа также в основном состоят из хлоренхимы. Благодаря преимущественно вертикальной ориентации таких листьев в пространстве хлоренхима не имеет четкого подразделения на столбчатую и губчатую. Она достаточно однородна. Как и листья обычного типа, листья *kranz*-типа пронизаны густой сетью проводящих пучков, но в этом случае проводящие пучки со всех сторон окружены крупными, так называемыми *обкладочными клет-*

ками. Они расположены в один слой вокруг каждого проводящего пучка и выполняют важную физиологическую работу.

Дифференциация листьев на листья обычного типа и листья *kranz*-типа отражает особенности фотосинтеза этих растений и с физиолого-биохимической точки зрения исключительно важна. С первым типом листьев связан так называемый *фотосинтез C_3 -типа*, а со вторым – *фотосинтез C_4 -типа*.

На формирование морфолого-анатомических особенностей листьев оказывают большое влияние условия освещения. При хорошем освещении на растении образуются *световые листья*. Такие листья имеют характерный для данного вида и сорта растений размер, светло-зеленую окраску, в них хорошо развита столбчатая паренхима. Световые листья отличаются высокой продуктивностью фотосинтеза и активно образуют органические вещества. Если листья формируются в условиях пониженной освещенности, то и внешний вид, и анатомо-физиологические особенности у них иные. Такие листья – их называют *теньевыми листьями* – всегда намного крупнее световых, у них темно-зеленая окраска в следствие более высокого содержания хлорофилла «b» (хотя такой хлорофилл в фотосинтетическом отношении мало активен). Теньевые листья в основном построены из губчатой паренхимы. Продукционная способность таких листьев невелика. Они часто тратят на дыхание больше органических веществ, чем за то же время образуют за счет фотосинтеза. Соотношение в популяциях растений особей со световыми и особей с теньевыми листьями является одним из важных критериев экосистемного статуса популяции. К сожалению, в популяционной экологии растений эта проблема разработана мало.

3.1.2. Полог листьев

Для функционирования листьев решающее значение имеет их пространственное положение. Размещение листьев у совместно произрастающих растений создает так называемую *архитектуру растительного полога*. Архитектура определяется положением побегов растений и густотой их стояния, но, конечно, главный критерий при оценке архитектуры – это пространственное положение листьев, общий размер листовой поверхности и взаимоприкрытие листьями друг друга.

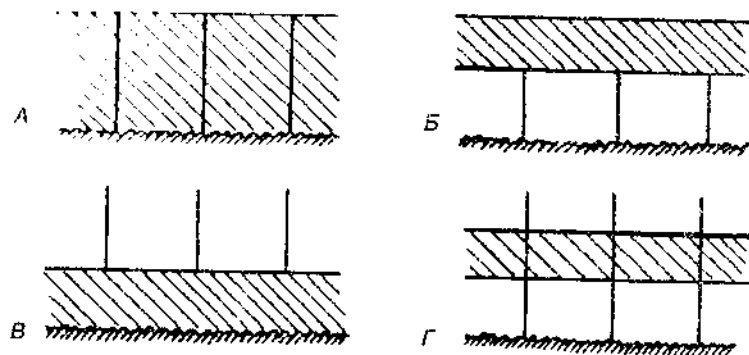


Рис. 3.1. Вертикальная структура надземного полога вегетирующих частей растений в популяционных полях:

А – равномерное заполнение листьями; Б – поднятый полог; В – опущенный полог; Г – подвешенный полог

Для характеристики развитости листовой поверхности используются три отдельных показателя:

1. **Индекс листовой поверхности (LAI)**, который равен размеру поверхности листьев, приходящемуся на единицу поверхности почвы. Обычно его измеряют в $\text{м}^2/\text{м}^2$ и учитывают только верхнюю сторону листьев.
2. **Индекс листового объема (LAD)** – это площадь листьев, приходящаяся на единицу объема листового полога.
3. **Фотосинтетический потенциал популяции (ChlP)**, который вычисляется как количество хлорофилла, приходящееся на единицу площади.

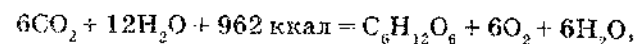
Помимо показателей развитости листовой поверхности важную роль играет пространственное положение листьев. Здесь выделяют четыре основных варианта размещения основной массы листьев по отношению к несущим структурам (рис. 3.1):

- а) равномерное заполнение всего полога листьями;
- б) поднятый полог, когда основная масса листьев находится в верхней части растений;
- в) опущенный полог, когда основная часть листьев находится в нижней части растений у почвы;
- г) подвешенный полог, размещенный в средней части побегов.

3.1.3. Фотосинтез – световое воздушное автотрофное питание растений

Главная физиологическая функция листьев состоит в осуществлении фотосинтетического процесса. Образующиеся органические вещества являются основой для построения растения, у культурных растений часть его отчуждается человеком в форме урожая. Происходит такое отчуждение и в естественных сообществах, где оно осуществляется фитофагами, начиная от мелких насекомых и заканчивая крупными травоядными животными.

Органические вещества при фотосинтезе образуются заново из неорганических веществ по схеме:



Таким образом, фотосинтез относится к автотрофному типу питания живых организмов.

В процессе фотосинтеза последовательно решаются две самостоятельные биохимические задачи:

- 1) поглощение солнечной радиации и использование ее энергии для расщепления молекул воды с получением водорода-восстановителя;
- 2) усвоение из воздуха углекислого газа, его восстановление водородом и последующий синтез первичных органических веществ из восстановленного углерода.

Получение водорода-восстановителя у всех зеленых растений осуществляется одним и тем же способом. Механизм этого процесса был изучен Хиллом и получил название реакции Хилла.

В противоположность этому усвоение углекислого газа базируется на разных биохимических механизмах, и в соответствии с сущностью этих механизмов и строением их листьев зеленые растения подразделяют на две категории: C_3 - и C_4 -растения.

Реакция Хилла. Реакции Хилла осуществляются в гранулах хлоропластов и протекают только на свету. Их упрощенная схема приведена на рис. 3.2. В реализации реакции Хилла принимают участие одновременно две пигментные фотосинтетические системы – первая (ФС1) и вторая (ФС2). Каждая из фотосистем поглощает по одному кванту солнечного света, которые «выбивают» по одному электрону из молекул хлорофилла, передавая им свою энергию и переводя электроны на возбужденный энергетический уровень. Молекулы хлорофилла, благодаря потере электронов,

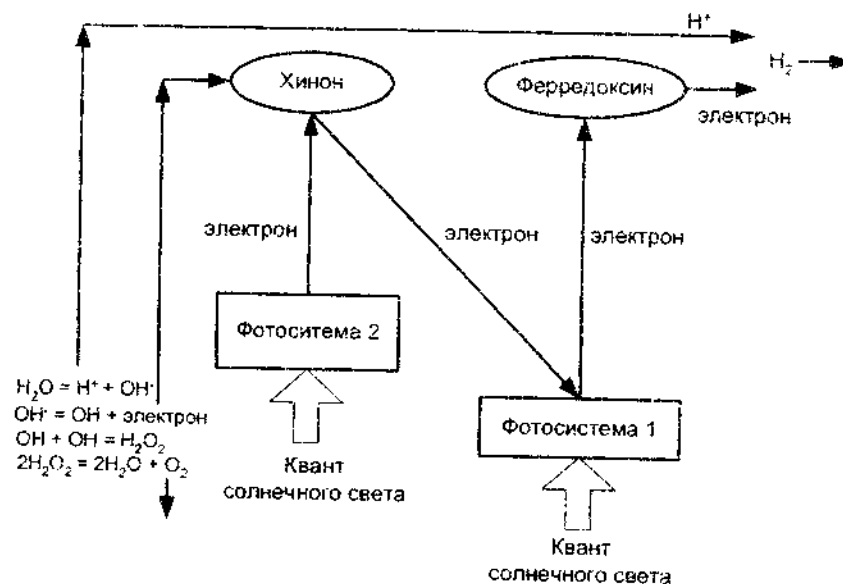
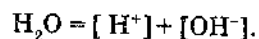


Рис. 3.2. Упрощенная схема световых реакций фотосинтеза

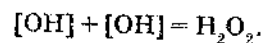
активизируются. Для замещения вакансии электрона молекула хлорофилла фотосистемы ФС1 просто забирает электрон от фотосистемы ФС2 и тем самым приходит в прежнее состояние, когда она вновь готова поглощать новый квант света.

Фотосистема ФС2 для замещения вакансии электрона осуществляет уникальный процесс: при обычной температуре в присутствии ферментов она расщепляет молекулу воды по схеме:



Ион $[OH^-]$ не очень прочно удерживает свой электрон, и фотосистема ФС2 отнимает его для замещения собственной электронной вакансии, переходя в прежнее состояние и восстанавливая свою способность к фотохимической работе.

Накапливающиеся радикалы $[OH]$, лишенные электрона, взаимодействуют между собой с образованием перекиси водорода:



Особый фермент каталаза немедленно расщепляет ядовитую для клеток перекись на воду и кислород. Вода идет в биохимический процесс, а свободный молекулярный кислород O_2 выделяется в атмосферу как побочный продукт фотосинтеза.

Оставшиеся ионы $[H^+]$ получают по электрону от промежуточного акцептора ферредоксина и превращаются в водород-восстановитель $[H_2]$ — основной полезный продукт реакций Хилла.

Для осуществления реакций Хилла необходим ряд важных условий. Естественно, что они могут протекать при достаточном притоке солнечной энергии, то есть при оптимальной освещенности растений. Доступность воды реакции Хилла, как правило, не лимитирует, так как она расходуется в небольшом количестве. Зато для реакций Хилла необходима хорошая обеспеченность рядом минеральных элементов. В первую очередь это фосфор, который в форме АТФ участвует в переносах энергии, имеющих место при фотосинтезе. Магний входит в состав молекул хлорофилла, и поэтому хорошая обеспеченность им растений также необходима для оптимального фотосинтеза. Нужны и некоторые микроэлементы — железо, марганец, медь, которые входят в молекулы ферментов, обеспечивающих реакции Хилла. Поэтому обеспечение растений популяции минеральными веществами является важным условием продукционного процесса.

C_3 -растения. C_3 -растения распространены очень широко. К ним относится большинство выращиваемых сельскохозяйственных растений: пшеница, рожь, ячмень, картофель, сахарная свекла и многие дикорастущие. Блок-схема фотосинтеза C_3 -растений представлена на рис. 3.3. В гранулах хлоропластов идут реакции Хилла, а в строме — реакции цикла Кальвина.

В качестве подложителя углекислого газа в цикле Кальвина выступает особый пятиатомный сахар в фосфорилированной форме — рибулезадифосфат (РДФ) (рис. 3.4). Поглощая одну молекулу CO_2 , каждая молекула РДФ преобразуется и превращается в две молекулы фосfogлицериновой кислоты (ФГК). Молекулы ФГК, в свою очередь, восстанавливаются за счет электронов, поступающих из гранул водород-восстановителя и превращаются в фосfogлицериновый альдегид (ФГА). Молекулы ФГА используются в цикле Кальвина по-разному. Одна их часть направляется на воссоздание РДФ, необходимого для поглощения новых порций углекислого газа, а другая идет на синтез фруктозы. Фруктоза — это первый продукт фотосинтеза, и на ее основе в

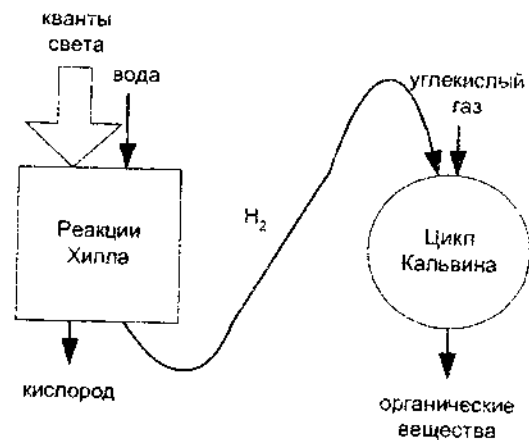


Рис. 3.3. Блок-схема фотосинтеза C_3 -растений

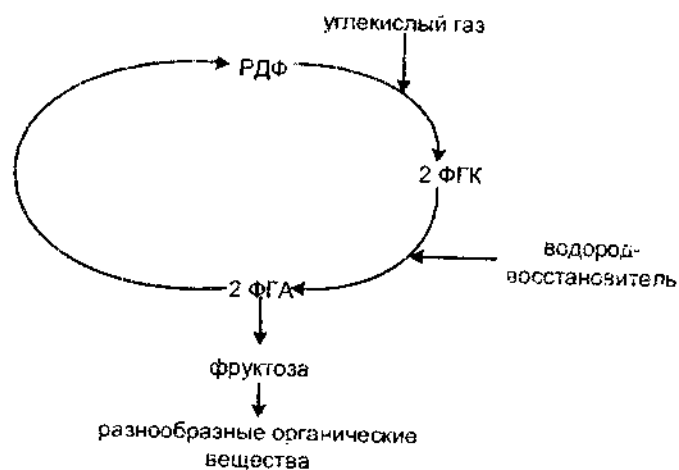


Рис. 3.4. Упрощенная схема реакций цикла Кальвина

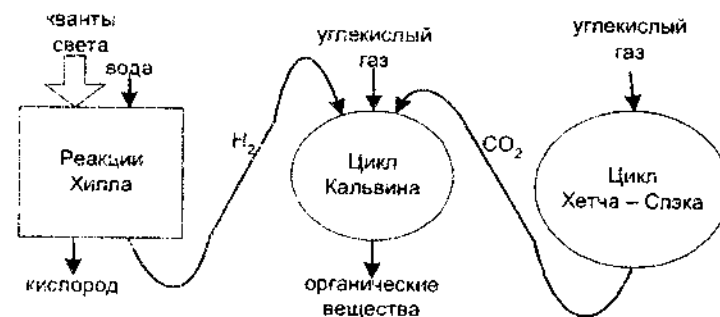


Рис. 3.5. Блок-схема фотосинтеза у C_4 -растений

дальнейшем создается все разнообразие органических веществ, необходимых растениям.

C_4 -растения. C_4 -растений пока известно меньше, чем C_3 -растений. Это представители семейств злаковых, осоковых, маревых. К их числу относятся многие хозяйственно важные виды: кукуруза, сахарный тростник, сорго, сорняк марь белая и др. Все эти растения имеют листья *kranz*-типа. Отличительной особенностью C_4 -растений является наличие у них (помимо цикла Кальвина) дополнительного механизма связывания углекислого газа. Блок-схема фотосинтеза у C_4 -растений показана на рис. 3.5, а основные химические превращения на рис. 3.6. Дополнительный механизм

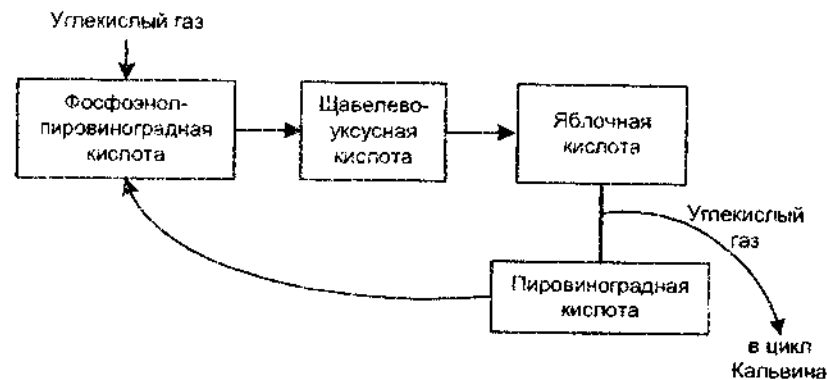


Рис. 3.6. Основные превращения веществ в цикле Хэтча - Слэка

соединения CO_2 базируется на фосфоэнолпировиноградной кислоте (ФЭПК), которая в присутствии фермента фосфоэнолпируваткарбоксилазы очень активно «вылавливает» молекулы CO_2 из воздуха и реагирует с ними. Возникает четырехуглеродное соединение — щавелевая кислота. Щавелевая кислота благодаря работе специальных ферментов превращается в яблочную кислоту или аспарагиновую кислоту (если процесс идет в присутствии восстановленного азота).

Яблочная и аспарагиновая кислоты формируют своего рода депо связанного углерода и удерживают его в составе своих молекул. Когда в цикле Кальвина возникает дефицит углерода для построения органических веществ, яблочная кислота расщепляется на CO_2 и пировиноградную кислоту. Углекислый газ передается в цикл Кальвина и там используется обычным путем, а пировиноградная кислота идет на воссоздание ФЭПК, которая вновь поглощает CO_2 , и т.д. по циклической схеме.

Таким образом, у C_4 -растений поглощение углекислого газа из воздуха осуществляют два акцептора: РДФ (цикл Кальвина) и ФЭПК (цикл Хетча — Слэка). Цикл Кальвина и цикл Хетча — Слэка пространственно четко разобщены. Цикл Хетча — Слэка протекает в обкладочных клетках проводящих пучков листьев, а цикл Кальвина — в обычных мелких клетках мезофилла листьев. Но биохимически эти циклы тесно связаны.

Биохимические особенности C_4 -растений дают им немало экологических преимуществ. Во-первых, ФЭПК гораздо полнее «вычерпывает» углекислый газ из воздуха, чем РДФ: РДФ прекращает связывание из воздуха углекислого газа при его концентрации 30–70 мкл/л, а ФЭПК продолжает поглощение до концентрации 10 мкл/л. Во-вторых, они устойчивее сохраняют высокий уровень фотосинтеза в стрессовых условиях, особенно в жару и во время засух. Фотосинтез у них может продолжаться и при закрытых устьицах за счет резерва углекислого газа, накопленного в форме яблочной кислоты. Все это в совокупности делает их более урожайными и продуктивными. Синтез органического вещества у C_4 -растений за сутки в среднем в 2–3 раза выше, чем у C_3 -растений.

3.2. Оценка продукционного процесса

Многочисленные данные показывают, что продукционный процесс растений обусловлен уровнем фотосинтеза. Как в природных условиях, так и в посевах сельскохозяйственных растений главными критическими факторами для фотосинтеза обычно бывают условия освещения и количество углекислого газа в воздухе. С этой точки зрения *любая популяция зеленых растений* — это биосистема, главной функциональной чертой которой является поглощение солнечной радиации и усвоения углекислого газа из воздуха.

Биологическая продуктивность в общей форме выражается величиной синтезированного органического вещества за единицу времени на единицу площади (у водных растений на единицу объема воды). Продукцию автотрофных организмов, способных к фотосинтезу или хемосинтезу, называют *первичной продукцией*, а сами организмы — *продуцентами*. Применительно к растениям совокупное количество органического вещества, образующего тело растения, называют его *фитомассой*. Биологическая продуктивность реализуется в каждом отдельном случае через воспроизведение видовых популяций растений. Продукция видовой популяции может быть выражена размером особей, их числом и общей величиной фитомассы.

В экологии для оценки продукционного процесса используется ряд понятий: запас фитомассы, прирост фитомассы за единицу времени, урожай. В собственно экологических исследованиях (особенно в англоязычной литературе) у дикорастущих растений вместо термина «запас фитомассы» иногда используют термин «урожай», хотя в агрономическом смысле урожай означает только ту часть фитомассы растений, которая непосредственно используется человеком.

Между уровнем продукционного процесса и запасом фитомассы нет прямого соответствия. Так, в результате высокой интенсивности фотосинтеза одноклеточных водорослей планктона в наиболее продуктивных участках океана за год синтезируется на единицу площади примерно столько же органических веществ, сколько и в высокопродуктивных лесах, хотя биомасса такого лесного сообщества в сотни тысяч раз больше биомассы фитопланктона.

Зеленые растения осуществляют не только продукционный процесс, они в расходуя часть созданного органического вещества на дыхание. Поэтому размер чистой продукции определяется уравнением:

$$P_c = P_g - D,$$

где P_c – чистая продукция;

P_g – первичная валовая продукция;

D – дыхание.

Масса живого вещества планеты составляет примерно 0,01% массы земной коры в слое 16 км. Все живое вещество суши составляет $6,4 \cdot 10^{12}$ тонн, а живое вещество океана – $29,9 \cdot 10^9$ тонн. Таким образом, биомасса океана примерно на три порядка меньше биомассы суши. Сухого органического вещества за счет фотосинтеза на Земле создается $155 \cdot 10^9$ тонн (Гуляев, 2003). Основная часть биомассы (90%) приходится на леса (Шеляг-Сосонко, 2001). Почти все органическое вещество суши образовано растениями, биомасса животных составляет всего $0,006 \cdot 10^{12}$ тонн. В океане на долю биомассы растений приходится $1,1 \cdot 10^9$ тонн, на долю биомассы животных – $28,8 \cdot 10^9$ тонн. На суше биомасса растений примерно на три порядка больше биомассы животных, в океане биомасса животных примерно в 28 раз выше биомассы растений.

Фитомасса в качественном отношении неоднородна. В молекулах разных органических веществ аккумулируется разное количество энергии. Белки, жиры, углеводы и другие органические вещества энергетически не эквиваленты друг другу. Чтобы измерить поток энергии, протекающий через экосистему в форме ассимилированных органических веществ, необходимо количество последних выразить в одинаковых единицах энергии – килоджоулях (кДж). Обычно принимают следующие соотношения: для 1 г углеводов – 4 кДж; протеинов – 4; липидов – 9; стволной древесины – 4,5; живых листьев – 4,7; лесной подстилки – 4,5 кДж. В среднем принято считать, что при окислении 1 г абсолютно сухого вещества растений получается 4 кДж энергии. Роль энергетических процессов в экосистемах, и в том числе в популяциях растений, в настоящее время активно изучается Я.П. Дидухом (2007).

Фракционный состав фитомассы выражается процентным соотношением массы ее разных фракций: стволов, ветвей и побегов, листьев, генеративных органов, корней. В пределах этих групп фракций в зависимости от цели исследования оказывается иногда желательной дальнейшая дифференциация: для стволов, ветвей и корней – на древесину и кору, для ветвей и корней – по группам толщины, для хвой вечнозеленых пород – по возрасту, для генеративных органов с целью полного учета общего годичного прироста – на цветки (или стробилы), недоразвившиеся плоды, семена и части плодов в зрелом состоянии.

Часть созданных продуцентами веществ служит кормом растительноядным животным (фитофагам). Остальная часть их оказывается неиспользованной и, в конце концов, отмирает, поступая в почву для переработки биоредуцентам.

3.3. Популяционный уровень продуктивности

Уровень продукционного процесса в популяциях очень важен. От него зависит устойчивость популяции, её возможность контролировать популяционное поле и степень участия в круговороте вещества в экосистеме. Для культурных растений в агрофитоценозах и полезных дикорастущих продукционный процесс определяет ту долю фитомассы, которая может отчуждаться из популяции и использоваться в интересах человека.

Продукция каждой популяции за определённое время представляет собой сумму приростов всех особей, включающую прирост отделившихся от организмов образований и прирост особей, выпадающих по тем или иным причинам из состава популяции за рассматриваемое время. В предельном случае, если нет такого выпадения и все особи доживают до конца изучаемого периода, продукция равна приросту биомассы. Если начальная (B_1) и конечная (B_2) биомассы равны: $B_1 = B_2$, то это означает, что прирост компенсирован элиминацией. В типичных ситуациях $B_1 < B_2$, и тогда разница $B_2 - B_1 = P_g$.

Человек обычно заинтересован в повышении продуктивности популяций, поскольку это увеличивает возможности использования биологических ресурсов природы, но в ряде случаев высокая биологическая продуктивность оказывается нежелательной. Это

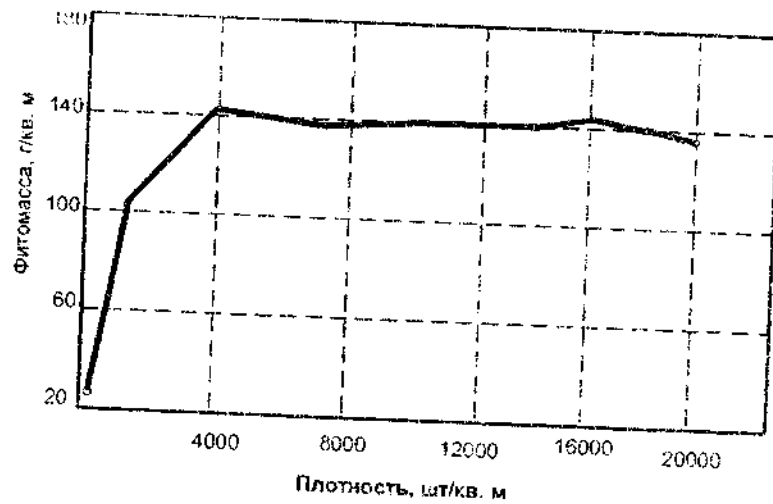


Рис. 3.7. Стабилизация урожая (запас фитомаcсы на единицу площади) при возрастании плотности популяции

относится к популяциям сорных растений, к заносным видам, которые активно внедряются в природные экосистемы, к случаям всплеск биопродуктивности водорослей в водоемах, приводящих к замору рыбы, и др.

По мере роста растения занимают все большее пространство и потребляют больше ресурсов. Это ведет к тому, что на данной территории может разместиться меньшее количество особей. В конечном итоге выражением этих процессов является стабилизация выхода фитомаcсы (урожая) с единицы площади популяционно-го поля (рис. 3.7). Такую стабилизацию запаса фитомаcсы называют **законом константности конечного урожая**, или **законом константности конечной фитомаcсы**.

Измерения в природе свидетельствуют о том, что продукция, равная 10 т органического вещества на 1 га в год, характерна для многих типов растительности. Эта величина соответствует ежегодной чистой продукции — 2,75 г сухого вещества на 1 м² в день; валовую продукцию можно считать примерно вдвое большей (5,5 г на 1 м² в день).

3.4. Продуценты в пищевых пирамидах

Все гетеротрофные организмы-животные к первичному синтезу органических веществ не способны и являются только его потребителями и преобразователями. Каждый из компонентов биоценоза образует в цепи пищевых взаимоотношений свой **трофический уровень**. Зеленые растения, как продуценты, образуют в пищевых цепях экосистем первый трофический уровень. Гетеротрофные организмы — последующие уровни.

Согласно второму закону термодинамики, на всех ступенях пищевых цепей идет потеря вещества и энергии, так как никакие превращения не могут иметь 100% эффективности. В наземных экосистемах действует следующее правило: суммарная масса растений превышает массу всех травоядных, а их масса в свою очередь превышает всю биомассу хищников. Биомасса всей цепочки изменяется вслед за изменениями величины чистой продукции. Как обобщение этого процесса (хотя в конкретных ситуациях могут быть отклонения), принято считать, что с одного трофического уровня на следующий переходит только 10% исходного.

Количественные соотношения между продуцентами, консументами и редуцентами принято графически представлять в форме пирамиды. Это так называемые **экологические пирамиды**. Известны три основные категории экологических пирамид:

- 1) **пирамида чисел** (пирамида Элтона), отражающая численность организмов на каждом уровне;
- 2) **пирамида биомассы**, характеризующая массу живого вещества (вес);

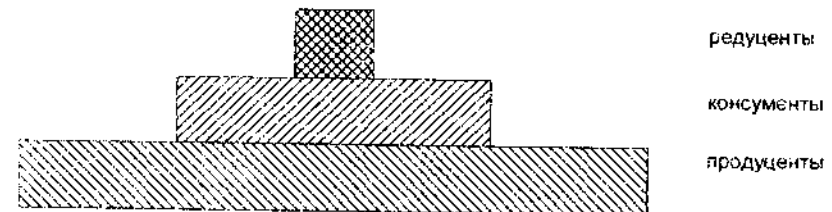


Рис. 3.8. Пирамида чисел Элтона

3) *пирамида продукции* (или энергии), показывающая изменение размера первичной продукции (или энергии) при переходе с одного трофического уровня на другой.

Пирамида чисел (рис. 3.8) отображает отчетливую закономерность, впервые обнаруженную К. Эллисом: число особей, составляющих последовательный ряд от продуцентов к консументам, неуклонно уменьшается. В основе этой закономерности лежит, во-первых, тот факт, что для уравнивания массы большого тела необходимо много маленьких тел; во-вторых, от низших трофических уровней к высшим теряется определенное количество энергии, и, в-третьих, имеется обратная зависимость метаболизма от размера особей: чем мельче организмы, тем у них интенсивнее обмен веществ и тем выше скорость роста их численности.

Популяционная плотность

Любая популяция характеризуется не только определенным составом особей растений, но и территориями, на которой она размещена. Эту территорию называют *популяционным полем*. Основными характеристиками популяционных полей являются: размер популяционного поля, его конфигурация, количество особей растений в популяции, характер их размещения и *популяционная плотность* (экологическая плотность, по Е.Одуму, 1986), то есть число особей, приходящееся на единицу площади. Среди этих показателей наиболее важным является популяционная плотность, поскольку от нее зависит состояние популяции и ее роль в фитоценозе. У культурных растений она определяет размер урожая, у сорняков степень их вредности.

4.1. Популяционные поля

Популяционные поля имеют разный размер. У массовых ценообразующих видов популяционные поля по площади совпадают с площадью соответствующего фитоценоза. У других видов популяционное поле обычно охватывает только часть или несколько частей фитоценоза, если популяционное поле не сплошное. Популяционные поля отличаются специфическими экологическими и ценоотическими особенностями, к которым относятся:

- 1) средняя плотность заполнения популяционного поля растениями данного вида, выражаемого количеством особей или величиной фитомассы, приходящихся на единицу его площади;
- 2) мощность популяции, определяемая запасом фитомассы на единицу площади;
- 3) вертикальная архитектура размещения надземных и подземных органов растений;

- 4) тип горизонтального размещения особей растения по популяционному полю.

Кроме того, каждому популяционному полю свойственна особая экологическая среда. Она обусловлена способностью особей растений образовывать вокруг себя *фитогенные поля* – зоны средотрансформирующего действия (Уранов, 1965). Дальность их простираения и степень трансформации среды обитания зависят от вида растения, размера особи и ее жизненного и онтогенетического состояния. В пределах фитогенных полей складывается специфический экологический режим, а за счет прижизненных выделений органических веществ и опада изменяется биохимическая среда.

Для фитогенных полей характерна радиально-поисная структура. Обычно их подразделяют на три зоны: первая – непосредственно в пределах размещения надземных частей растений, вторая – в границах распространения затенения, накопления основной массы опада и распространения основной части корней в почве и третья – за пределами воздействия надземных частей растений, но с сохранением воздействия корневой системы.

4.2. Численность особей в популяции

Численность особей в популяции – это общее количество популяционных счетных единиц, которое в нее входит. Для оценки численности особей в популяции нужно прежде всего определить занимаемую ею площадь. На этой площади производится полный пересчет всех особей растений. Естественно, что такой метод используется только для популяций редких растений, находящихся на грани вымирания и имеющих популяционные поля небольшого размера. Для массовых растений применяют другой метод: оценивают общий размер популяционного поля, определяют среднюю популяционную плотность путем пересчета особей на пробных площадках и затем на основе этих данных находят среднюю общую численность особей в популяции.

Численность особей в популяции варьирует у разных видов растений в очень широких пределах. Есть популяции, представленные всего несколькими десятками особей, а есть такие, численность которых достигает многих и многих миллионов экземпляров. В определенной степени это зависит от характера репродук-

тивного процесса. И.В. Царик с соавторами (1995) на примере большой группы видов растений Карпат показали, что для амфи-миктических видов свойственны более крупные популяции, чем для автогамных. Еще более мелкие популяции характерны для апомиктических видов.

С.С. Четвериковым (1926) было высказано предположение, что численность особей в популяциях определяется уровнем генетического внутривидового разнообразия. Чем оно выше, тем больше численность особей в популяции. Но за длительный промежуток времени с 1926 года по настоящее время эта гипотеза не нашла фактического подтверждения.

Численность особей в популяции у некоторых видов стабильна на протяжении вегетационного периода, но во многих случаях за счет появления молодых растений (иногда процесс появления всходов растянут на длительное время) численность популяции весной, летом и осенью оказывается неодинаковой. Изменяется численность на протяжении вегетационного периода и в результате смертности особей как по естественным причинам, так и под влиянием фитофагов или других внешних воздействий.

Доказано, что выпадение видов из растительных сообществ происходит путем уменьшения численности растений в популяциях этого вида и инсуляризации этих популяций (Fischer, 1998).

4.3. Плотность

Популяционная плотность характеризует заполнение особями растений популяционного поля. Плотность популяции выражается количеством особей или биомассой на единице пространства, например, количество деревьев на 1 га или количество водорослей планктона в 1 м³. Для травянистых растений обычно используют размерность шт./м².

Популяционную плотность в наземных фитоценозах чаще всего определяют методом пробных площадок. Для деревьев размер отдельной пробной площадки должен составлять не менее 400 м², для подсчета кустарников используют площадки в 100 м², для травянистых растений в зависимости от размера особей площадки должны иметь размеры от 10 м² до 0,1 м².

Популяционную плотность вычисляют по формуле:

$$D = N/P,$$

где D – популяционная плотность;
 N – число особей;
 P – площадь.

Для растений, имеющих ресурсное значение (например, лекарственных), прибегают к нахождению плотности популяции в форме фитомассы растений (обычно учитывают только надземную фитомассу), приходящейся на единицу площади:

$$D = W/P,$$

где W – величина надземной фитомассы, г.

При конструировании агрофитоценозов помимо плотности популяции культурного растения полезен такой показатель, как *индекс листовой поверхности LAI*. Он представляет собой величину листовой поверхности того или иного таксономического вида растения, отнесенную к единице площади почвы. Обычно его размерность $\text{м}^2/\text{м}^2$. Полезен индекс листовой поверхности и для оценки популяций дикорастущих растений.

У каждой популяции есть свой предел плотности, который определяется емкостью среды для этой популяции. Разным этот предел является и для растений разных жизненных форм. И даже у одного и того же таксономического вида растения в разных его популяциях плотность может быть существенно различной. Она может колебаться в широких пределах – от нескольких штук до нескольких сотен и даже тысяч особей на квадратный метр. Во многих случаях популяционная плотность выше в популяциях, расположенных в центральной части ареала данного вида и снижена в периферической зоне ареала и у видов растений с дизъюнктивными ареалами (Остапко, 2005).

Плотность популяций редко достигает возможного максимума, поскольку ограничивается условиями и ресурсами экотола, что особенно выражено в климаксовых сообществах, где популяционная плотность может быть небольшой, но существование популяций устойчиво. В инвазионных популяциях в условиях открытых местообитаний, напротив, плотность может быть очень высокой, но сохраняется она на этом уровне недолго и по мере сукцессионного процесса резко снижается.

Плотность является важным параметром, характеризующим как биологические особенности вида, так и устойчивость популя-

ции в данном местообитании. Она существенно влияет на свойства особей, составляющих популяцию, и на некоторые общепопуляционные особенности. Так, например, Сазерленд (Sutherland, 1988) обнаружил, что у особей мака *Papaver rhoeas* в зависимости от плотности популяции репродуктивный выход семян варьировал от 4 шт./особь до 360 000 шт./особь.

В процессе становления и существования популяции ее плотность саморегулируется. Харпер (Harper, 1977) показал, что есть два основных вида такого регулирования. Одно связано с отмиранием части растений – его обычно называют *зависимым от смертности*, другое происходит путем изменения размеров растений.

Снижение плотности популяции по мере увеличения возраста растений за счет смертности наблюдается в природе достаточно часто. В лесных экосистемах на вырубках плотность популяций молодого подроста достигает нескольких штук или даже десятков штук на 1 м^2 , жердняка – только несколько штук на площадке в 100 м^2 , а взрослых деревьев только 1–2. В лесоводстве используют для этого процесса термин *самоизреживание*. В агрономии нередко для получения полноценного посева используют повышенные нормы высева, а затем доводят плотность популяции культурного растения до оптимальной величины путем процедуры *прореживания*, которую выполняют или сельскохозяйственными машинами, или вручную.

В природных условиях зависимая от смертности регуляция плотности популяций наиболее характерна для жестких эколого-ценотических условий. Для таких популяций действует общее правило: чем выше плотность, тем больше смертность особей в популяции. В первую очередь отмирают как наиболее уязвимые предгенеративные растения и мелкие растения с резко сниженной жизнеспособностью (Sletvold, 2005). Наивысшую выживаемость проявляют в гетерогенных популяциях более крупные растения. Такие особи часто зацветают раньше, тогда как особи малого размера в том же возрасте могут вообще не цвести.

Существует связь между плотностью популяции и фитомассой особей. Зависимость плотности популяции от размеров особи подтверждается рядом реальных оценок, сделанных в частности Энkvистом (Enkvist, 2003) для 250 видов растений разного размера. Ее подтверждают и простые наблюдения: на 1 га поля можно разместить гораздо больше растений подсолнечника, чем яблонь. Благодаря такой закономерности осуществляется наиболее полное

использование ресурсов территории, и крупные, и мелкие растения имеют к ним одинаковую доступность.

Очевидно, что на площади одного и того же размера поместится растений тем меньше, чем больше размер их особей. Для популяций с высокой плотностью соотношение площади с размером особей выражается «законом $-3/2$ ». Он записывается в виде формулы:

$$W = c \cdot D^{-3/2},$$

где W – средний размер фитомассы особей популяции;

D – плотность популяции;

c – коэффициент.

Закон предполагает наличие в популяции самоизреживания и описывает снижение общего запаса фитомассы по мере возрастания плотности. В общем виде кривая, описывающая средний вес особей, имеет наклон в 56° , так как тангенс угла в 56° равен $-3/2$. Постепенно кривая переходит в плато.

Закону $-3/2$ посвящена довольно большая литература, которая свидетельствует, что он является лишь общим приближением. Фактически значение показателя степени составляет $-1,02$ и часто бывает даже меньше.

В случае низких плотностей зависимость аппроксимируется более простым уравнением:

$$1/W = a + b \cdot D,$$

где a – константа;

b – коэффициент.

Определенные отклонения от генерализованных моделей, объясняющих зависимость размер растений от популяционной плотности, связаны с тем, что для каждой особи единственно значимым является ее конкретное окружение. Так, Силандер (Silander, 1985) в одновидовых зарослях арабидопсиса *Arabidopsis thaliana* показал, что отдельное растение реагирует не на общую плотность популяции, а на ближайших соседей. Для данного растения такими воспринимаемыми соседями были растения в радиусе не более 5 см.

Под влиянием плотности изменяется характер дифференциации особей в популяциях. Обычно при возрастании плотности наблюдается поляризация особей популяций по размеру: возрастает доля мелких и крупных растений при одновременном падении

доли среднеразмерных особей (Miller, Weiner, 1989). Но имеет место и другой процесс, который проявляется в общем измельчании всех особей – их *миниатюризации* (рис. 4.1), соответствующей закону $-3/2$. Миниатюризация характерна для популяций многих однолетников, в первую очередь сорных и рудеральных видов. Размеры растений могут уменьшаться в сотни и даже тысячи раз с сохранением способности к размножению.

Особую проблему в учении о ценопопуляциях составляют сверхплотные популяции. В одновидовых одновозрастных ценопопуляциях под влиянием сверхплотности наблюдается ряд важных эффектов. Один из них – это дифференциация особей на мелкие и крупные, более выраженная на плодородной почве и приводящая к отмиранию мелких особей. Это так называемый *эффект Сукачева*. А в соответствии с *правилом Сукачева* однолетники в условиях загущения развиваются ускоренно, а у многолетников развитие замедляется. Позже М.Г. Агаевым (1972) было показано, что из правила Сукачева есть исключения: ему не подчиняются многие культурные растения (кукуруза, салат, томаты, соя и др.). Касается это и некоторых видов сорных растений.

Предельные сверхплотности ценопопуляций не являются общеприродной константой. Они изменяются по видам растений, в частности, неодинаковы у однолетних и многолетних растений.

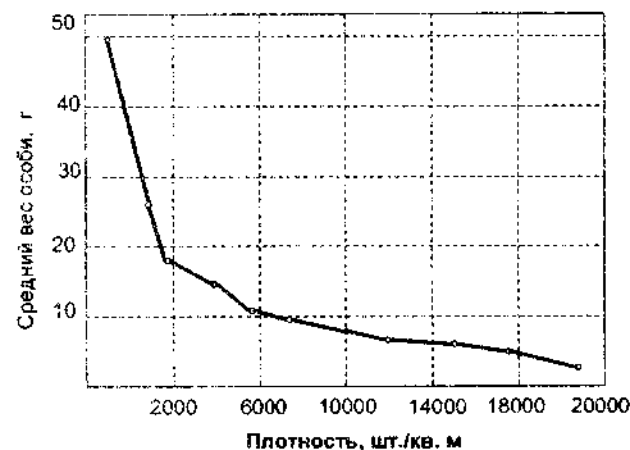


Рис. 4.1. Миниатюризация особей мари белой (*Chenopodium album*) при возрастании плотности популяции

Регуляция плотности популяции вследствие смертности особей, дифференциации по размеру и миниатюризации не являются альтернативными механизмами. Реально в природных условиях они сочетаются. Это зависит от вида растения, его жизненной формы, размера особей, их экологии и, конечно, от характера местообитания.

В 50–60 гг. прошлого столетия шла активная дискуссия по поводу механизмов, регулирующих плотность популяции. Одна из гипотез «фактор – эффект» (*factor-effect concept*) утверждала, что внешние неблагоприятные факторы непосредственно влияют на плотность популяции, так что при изменении условий (факторов) сразу изменяется и плотность популяции. Другая гипотеза «фактор – процесс» (*factor-process concept*) предполагала, что внешние факторы воздействуют на плотность популяции только опосредованно – через изменение жизнеспособности особей, их смертности, уровня их репродукции и т.п., то есть через изменение внутрипопуляционных процессов. В этом случае изменение эколого-фитоценологических условий сказывается на плотности популяции лишь постепенно, отсроченно. В настоящее время большинство специалистов придерживаются гипотезы «фактор – процесс».

Уровень плотности популяций особенно важен для искусственных популяций (посевы, посадки). В естественных популяциях плотность обычно так низка, что почти не сказывается на популяционных процессах. Но известно немало ситуаций, когда и в этих случаях проявляется роль плотности популяции. В благоприятных условиях при высокой видовой насыщенности ценоза внутривидовые отношения сказываются на популяции намного сильнее, чем в неблагоприятных, когда состояние популяции в большей степени контролирует экологическая среда.

С плотностью популяций связаны многие другие свойства особей популяции и популяции в целом. При разных популяционных плотностях изменяется аллокация веществ между органами растений, и у них изменяется общая морфоструктура. Выражено влияние плотности на репродуктивный потенциал особей. Обычно при повышении плотности снижаются все показатели вегетативного и генеративного размножения. Это явление у большой группы растений Карпат отмечал Г.Г. Жидяев (2003). Известно много и других фактов изменения по мере возрастания плотности популяции степени разветвленности у особей растений, количества цветков, числа плодов и семян. У вегетативноподвижных ра-

стений при изменении плотности популяции возрастает уровень варьирования длины ползучих побегов и корневищ. Удлиняется период предгенеративного состояния растений, что соответствует упомянутому выше правилу Сукачева.

Еще Г.Ф. Эйтинген (1916) при изучении посадок деревьев разной густоты обнаружил, что увеличение плотности ведет к морфологической дифференциации особей, увеличивая их варьирование по одним признакам и уменьшая по другим. Индивидуальность реакции растений на изменения плотности популяции в настоящее время продемонстрирована на многих примерах. В. Полюнова (1985) наблюдала у ястребинки *Hieracium pilosella* смятение асимметрии количественных признаков при повышении плотности. Возможно, это было обусловлено клоновой структурой популяций этого вида. Бигон и Мортимер (Begon, Mortimer, 1986) описали увеличение левосторонней асимметрии в ряду распределения особей клевера многолетнего *Lolium perenne* при повышении плотности популяции. Фербанк и Уоткинсон (Firbank, Watkinson, 1987) у пшеницы в условиях перенаселения наблюдали измельчание особей с одновременной трансформацией уровня их изменчивости. Видоспецифичность реагирования особей растений на возрастание плотности популяции проявляется также в том, что, например, у люцерны она вызывает прежде всего изменение репродуктивного усилия и количества соцветий, у подсолнечника – уменьшение числа цветков в корзинках, у бобов – снижение ветвистости стебля, а у пшеницы – падение массы отдельного колоса и их количества.

Реагируют на изменение плотности популяции особи растений в зависимости от их возрастного состояния по-разному. При загущении посевов показатели репродукции снижаются больше, чем фитомасса. При этом вначале происходит изменение количества метамеров, а позже их размеров.

Установлено, что у разных таксономических видов уровень репродукции по-разному связан с плотностью популяции. У одних она выше при низких плотностях, а у других – при промежуточных ее значениях. Это явление получило название *правила Олли*. Сам У. Олли (Alle, 1938) объяснял его тем, что в первом случае особи находятся между собой только в конкурентных отношениях, а во втором имеет место определенная кооперация между ними.

В соответствии с принципом индивидуальности реакции морфологических параметров на эколого-ценологические факторы при

параметры пластичности связаны в значениях параметров соответствуют уровню их пластичности. Под влиянием изменений плотности популяций изменяются их возрастные и виталитетные спектры. В целом, реакция растений на плотность имеет адаптивный характер.

Эффект плотности проявляется не только в его действии на взрослые растения. Он зарегистрирован и у семян в процессе их прорастания. У некоторых видов растений групповое положение семян в почве, т.е. загущение, увеличивает их прорастание, а у других уменьшает. Существенно изменяется по градиенту плотности выживаемость особей. Как было показано Сильвертауном (Silvertown, 1982), характер этой зависимости обусловлен жизненной стратегией видов. Однолетники часто лучше противостоят стрессам загущения, чем двулетники.

По закону обратной связи плотность как популяционный параметр по шкале времени регулируется двумя механизмами – смертностью особей и изменением уровня их плодовитости. Во втором случае в популяции возрастает иерархия особей по размеру семенной продуктивности, а средние показатели семенной продуктивности падают. Соотношение между этими двумя механизмами зависит от вида растения и эколого-ценотических условий.

4.4. Мощность популяции

Мощность популяций определяется суммарным размером фитомассы всех особей, которые входят в данную популяцию, и их количеством в ней. При формализованном подходе под *мощностью* следует понимать произведение численности особей на их размер (фитомассу).

Определение мощности популяций проводится в первую очередь для сельскохозяйственных растений, особенно выращиваемых для получения зеленой массы, для дикорастущих сырьевых (главным образом лекарственных) с целью оценки их запаса, а также для деревьев в лесах.

Определяют запас фитомассы, а затем и мощность популяции по-разному в зависимости от жизненной формы растений. Для трав применяют метод укосов, когда на пробных площадках размером 0,1–1 м² срезают весь травостой на уровне почвы, разбирают по видам растений, взвешивают и далее методом пересчета определяют запас фитомассы каждого из видов растений на единицу площади,

а при необходимости вычисляют запас фитомассы того или иного вида растения в целом на площадь угодья. В лесных сообществах используется другой метод – метод модельных деревьев. Такие модельные деревья, типичные для данного лесонасаждения по размеру, срубают, разделяют на фракции: ствол, боковые ветки, листья и затем прямым взвешиванием (а для ствола чаще пересчетом на основании объема ствола по специальным таблицам) оценивают вес каждой фракции и вес растения в целом. Конечную мощность популяции данного вида деревьев находят пересчетом на основании средней численности деревьев на гектаре.

Популяции разных видов растений существенно отличаются по мощности. Это зависит от статуса популяции в фитоценозе. Виды растений, которые формируют популяции резко повышенной мощности, называют *доминантами*. Другие, уступающие им по мощности, но господствующие обычно в другом ярусе, – *содоминантами*. Прочие виды называют *ассектаторами*. Например, в дубовом лесу дуб выступает как доминант, массово разрастающиеся в нижних ярусах сныть *Aegopodium podagraria* или ландыш *Convallaria majalis* – как содоминанты, а прочие виды трав – как ассектаторы.

Существует определенная положительная корреляция между виталитетной структурой и мощностью популяции. Соответствие онтогенетической структуры популяций с их мощностью гораздо ниже.

Устойчивое существование популяций обеспечивается некоторым оптимальным соотношением численности, плотности и размера популяционного поля. В литературе почти нет данных о площадях, необходимых для устойчивого существования популяций. В.М. Остапко (2005) на основании изучения 59 видов травянистых растений юго-востока Украины сформулировал следующие критерии:

- *плохое состояние популяции* – популяционное поле меньше 1 га, численность особей менее 10³ шт.;
- *удовлетворительное состояние популяции* – популяционное поле размером 1–10 га, численность 10³–10⁵ шт. особей;
- *хорошее состояние популяции* – популяционное поле площадью более 3 га, число особей в популяции не менее 5 · 10⁴ шт.

Конечно, эти параметры зависят от биологии вида и прежде всего от размера его особей и будут разными для мелких однолетних трав и крупных древесных форм.

Пространственная организация популяций

Пространственная структура популяции определяется характером размещения особей в пространстве, создающем своеобразный популяционный узор. При изучении пространственной организации популяций растений различают *распределение особей* по популяционному полю без учета их конкретного расположения и *размещение особей*, когда на специальном плане регистрируется их точное положение на территории.

5.1. Горизонтальная структура – типы распределения и размещения особей

Характер горизонтального распределения растений в пределах популяционного поля зависит от особенностей генеративного и вегетативного размножения, а также от характера среды обитания (Акшенцев, 2006). Распределение особей в популяции может быть случайным, равномерным (регулярным) или групповым – контактиозным (рис. 5.1). Отдельными авторами эти основные типы пространственной организации популяций детализируются. О.В. Смирнова (1993) дополнительно выделяла пятнистое, точечное и диффузное размещения особей.

При *случайном распределении* особи размещены на территории популяционного поля случайным образом, и положение каждой особи не зависит от положения всех остальных. Этот тип распределения может возникнуть при случайном распространении зачатков размножения растения в абсолютно однородной природной среде. Он может быть принят как теоретическая модель тако-

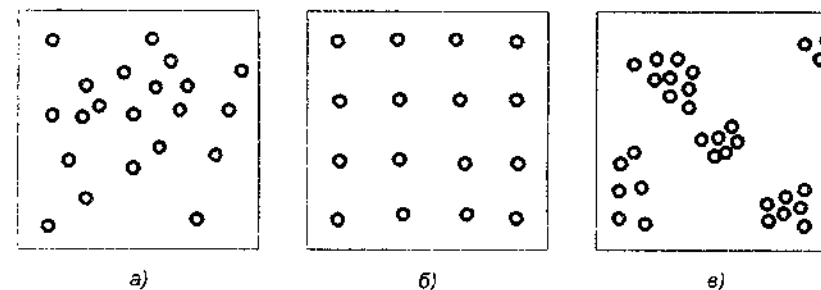


Рис. 5.1. Основные типы пространственного размещения особей растений в популяционных полях:

а – случайное; б – равномерное; в – контактиозное

го распределения (хотя в природе такой тип встречается крайне редко). Случайное распределение наблюдается и в тех случаях, когда на популяцию воздействует одновременно множество достаточно слабых факторов среды. Необходимым условием для этого должно быть отсутствие тенденции к образованию групп (механизмы дисперсии семян, обеспечивающие их дальний разнос, отсутствие вегетативного размножения).

Равномерное распределение наблюдается в случаях, когда особи размещены примерно на одинаковых расстояниях друг от друга. Такой тип характерен для культурных растений в агрофитоценозах. Он может также наблюдаться в природных условиях при наличии определенных закономерных последовательностей в действии ведущих экологических факторов (например, дюп и междюпных понижений), и тогда для особей дикорастущих растений будет характерно равномерное распределение. Равномерное распределение (точнее, близкое к равномерному) отдельных особей или их групп характерно для некоторых фитоценозов с достаточно жесткой внутривидовой конкуренцией.

В природных сообществах наиболее часто встречается *контактиозное распределение* растений, когда особи образуют скопления, обособленные друг от друга. Этот тип распределения иногда называют групповым, куртинным или мозаичным. Контактное распределение прежде всего связано с тенденцией опадания семян вблизи материнских растений при любых способах их распространения, а также наблюдается при наличии

вегетативного размножения. Способствует возникновению такого распределения и пятнистость местообитаний, когда благоприятные условия для прорастания семян и развития растений складываются только на отдельных элементах общей мозаики экологической среды.

Механизмы агрегации особей при формировании контактного распределения могут быть различными. В самых простых случаях агрегация вызывается, как отмечено выше, малыми расстояниями разноса семян. Например, семена кедра не имеют приспособлений для полета, поэтому обычно кедровники могут лишь постепенно разрастаться за счет размещения молодых деревьев вблизи старых. Часто причиной контактного распределения растений по территории является ее неоднородность: наличие регенерационных ниш и свободных экониш, распределенных по территории неслучайным образом. Так, в лесах групповое произрастание многих видов травянистых растений и молодого подроста оказывается приуроченным к окнам древостоя, которые образуются при ветровале или по другим причинам выпадения отдельных деревьев. Определенную роль играют так называемые растения-няни (Злобин, 1993), особая роль которых будет рассмотрена в главе 11.

Для контактного размещения особей многих видов растений характерно формирование в пределах общего популяционного поля отдельных локусов (участков), особи на которых отличаются от особей на других участках. А.А. Урановым (1974) была сформулирована гипотеза о том, что единая популяция в ее популяционном поле фактически представлена в виде локусов разной возрастности. Эта гипотеза впоследствии нашла подтверждение. На отдельных локусах идет естественный процесс старения растений вплоть до полного их отмирания, а новые появляющиеся микроместообитания заселяются молодыми растениями. Само по себе такое заселение может осуществляться, по Ловет Даусту (Lovett Doust, 1982), либо методом фаланги – сплошным фронтом, либо методом партизан – заселением на отдельных участках. «Партизанский метод» характерен для видов с *r*-стратегией, а метод фаланги – для растений с вегетативным размножением. Этот процесс циклических смен поколений может протекать очень долго.

Различаются особи разных локусов жизненным состоянием и другими особенностями. Так, у малины *Rubus idaeus* при мозаичной пространственной организации популяции отдельные локу-

сы отличались онтогенетическим и виталитетным состоянием растений (Давлетшина, 1998). Поэтому такие локусы иногда выделяют как субпопуляции. Характерно образование субпопуляций для древесных пород, подрост и жердняк которых составляют особые субпопуляции.

Для других видов, напротив, характерна пространственная однородность и устойчивость заполнения популяционного поля.

Обобщая материал по характеру размещения особей в популяциях растений, Кершо (Kershaw, 1964) выделил три основных типа узоров, создаваемых растениями в их популяционных полях:

- 1) **морфологический** узор, который обусловлен свойствами самих растений – такими, как тяжелые семена или наличие вегетативного размножения;
- 2) **средовой** узор, связанный с неравноценностью микроместообитаний для накопления семян, их прорастания и закрепления на них растений;
- 3) **фитоценотический** узор, который зависит от структуры фитоценоза и наличия конкурирующих видов.

Разработаны статистические методы выявления типа распределения растений, из которых наиболее популярен метод П. Грейг – Смита (1967). Он основан на учете дисперсии числа особей на пробных площадках и оценке соотношения $\sigma^2/\bar{X}$. Поскольку распределение особей по территории обычно описывается статистическим

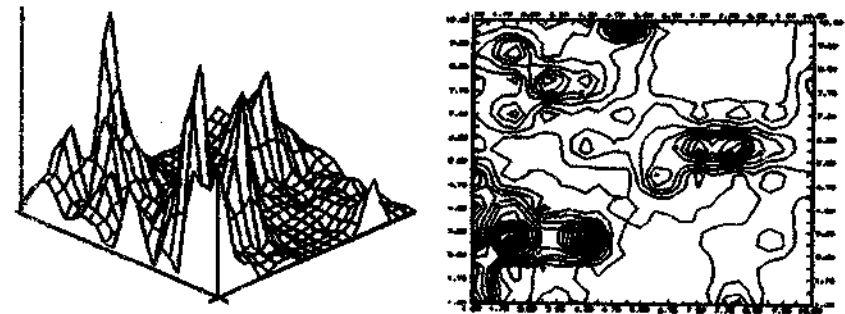


Рис. 5.2. Горизонтальная структура популяции птицемлечника зонтичного *Ornithogalum umbellatum* в трехмерном и двумерном представлении. Пики и сгущения соответствуют группам особей при контактном размещении (по В.В. Кричфалуший, 1994)

распределением Пуассона, для которого отношение $\sigma^2/\bar{x} = 1$, то на основании величин этого отношения оказывается возможным определение типа распределения особей: при $\sigma^2/\bar{x} \approx 1$ оно случайное, при $\sigma^2/\bar{x} > 1$ – contagiousное, а при $\sigma^2/\bar{x} < 1$ – равномерное.

Для выявления типа размещения особей прибегают к картированию всего или части популяционного поля. Представляют типы размещения или горизонтальными картосхемами, или в виде двух- и трехмерных компьютерных изображений (рис. 5.2). Но дать экологическое объяснения выявленной картине размещения особей растений не всегда удастся. Это связано с тем, что растения растут там, куда попали зачатки их размножения, то есть в нишах регенерации. При анализе размещения особей многолетних растений с продолжительностью онтогенеза в десятки и даже сотни лет ниши регенерации уже нельзя выявить. Этой сложной и интересной проблеме посвящен целый цикл работ О.В. Смирновой и ее коллег (Смирнова, 1998; Смирнова, Торопова, 2004 и др.).

5.2. Вертикальная структура

В фитоценологии вертикальная структура описывается понятием ярусности. В ярусности полезно различать два аспекта (Комов, 1976):

- 1) разновысотность растений;
- 2) характер распределения листьев на растениях.

Характер размещения листьев на растениях часто более важен, так как он определяет их приспособленность к тому или иному световому режиму. Выделяется несколько типов размещения полога ассимилирующих органов. Это иллюстрирует схема, приведенная в главе 3 на рис. 3.1.

В надземной сфере особи одного вида обычно относят к одному ярусу, но часто это бывает не так, поскольку высота растений разного возраста и разного жизненного состояния может существенно различаться. Соответственно и корневые системы особей разного онтогенетического состояния, возраста и виталитета имеют разную глубину проникновения в почву.

5.3. Территориальная организация популяций

Пространственная, или территориальная, структура популяций имеет важное экологическое значение. Определенные типы территориальной организации позволяют популяциям эффективно использовать ресурсы среды и снижать внутривидовую конкуренцию. Эффективность использования среды и снижение конкуренции между особями популяции позволяют ей укрепить свои позиции по отношению к другим видам, населяющим данную экосистему. Другое важное значение пространственной структуры популяции состоит в том, что она обеспечивает взаимодействие особей внутри популяции. Без определенного уровня внутривидовых контактов популяция не сможет выполнять как свои видовые функции (размножение, расселение), так и функции, связанные с участием в экосистеме (место в круговоротах веществ, создание биологической продукции и т.д.).

С точки зрения пространственной структуры популяций, по К.А. Малиновскому (1987), могут быть выделены *континуальные* непрерывные популяции, занимающие большие территории и охватывающие даже несколько разных типов фитоценозов, *изолированные*, которые характерны для редких видов растений, и *линейные* (ленточные), приуроченные к вытянутым элементам рельефа (долины рек, ложбины и др.).

В пределах экосистем наблюдается определенная территориальная смещаемость в размещении популяций того или иного вида растения. Такую пространственную смещаемость ее первооткрыватели Ван дер Маарел и Сикес (Van der Maarel, Sykes, 1993) считали соответствующей «модели карусели». В дальнейших исследованиях показано, что модель карусели адекватно описывает и динамику размещения популяций растений в лесах (Смирнова, 2004), на альпийских лугах (Елумеева, 2006) и, возможно, вообще имеет универсальный характер.

Структура популяций

На заре становления популяционной экологии считалось, что все особи в популяции равноценны и подчиняются правилу экологической эквивалентности, согласно которому они используют одинаковые ресурсы, нуждаются в одних и тех же условиях и синхронно проходят жизненный цикл. Материал предыдущих глав показывает, что это не так: фактически каждая популяция состоит из особей, неидентичных между собой по многим признакам и свойствам. Следовательно, и сами популяции оказываются несходными между собой.

Изучение структуры фитопопуляций как целостных биологических систем в последние годы рассматривается как одна из актуальных проблем популяционной ботаники. Оно открывает перспективы для широкомасштабного мониторинга состояния популяций культурных, сырьевых, сорных, редких и охраняемых растений, приносит пользу при оценке результатов интродукции растений, позволяет отслеживать пути развития растительности на охраняемых природных территориях.

6.1. Основные понятия структурного популяционного анализа

Внутрипопуляционное биоразнообразие выявляется при анализе *структуры популяции*, которую понимают как соотношение в популяции особей разных категорий. С учетом типа неидентичности особей в популяциях различают следующие основные варианты структуры популяций:

- а) генетическая структура;
- б) гендерная (половая) структура;

- в) возрастная структура, устанавливаемая на основе календарных возрастов растений популяции;
- г) онтогенетическая структура, которую выявляют на основе онтогенетических состояний растений;
- д) виталитетная структура, отражающая жизненное состояние особей;
- е) размерная структура.

Возрастную и онтогенетическую структуру популяций некоторые авторы квалифицируют как демографическую структуру, рассматривая это понятие как производное от греч. *демос* – народ, население. При изучении растений используется термин *фитодемографическая структура*.

Для количественной характеристики структуры популяции вычисляют соотношение в ней особей разных категорий. Это соотношение, как правило, представляют в процентах или в долях единицы от общей численности популяции и называют *составом*, или *спектром популяции*. Соответственно можно говорить о гендерном, возрастном, виталитетном или подобных спектрах популяции. Обычно спектры представляют в форме графиков. Соотношение в популяции групп особей разного календарного возраста чаще всего представляют в виде *возрастных пирамид*.

Спектр популяции независимо от того, по какому признаку подразделяются особи в популяции, оценивают по ряду его параметров. Основными из них являются следующие.

Полночленной популяцией называют такую, в которой представлены все категории особей. Например, при анализе онтогенетической структуры популяции ее полночленность означает, что в популяции есть особи всех онтогенетических состояний.

Неполночленная популяция – это популяция, в которой отдельные категории особей отсутствуют. Например, в спектре календарных возрастов особей растений могут быть особи в возрасте 1–10 лет, 30–50 лет, а особи в возрасте 11–29 лет полностью отсутствовать. Неполночленность популяций по возрастному и онтогенетическому составу – явление широко распространенное. Особенно часто наблюдается такая неполночленность у древесных лесобразующих пород (Чистякова, Леонова, 2003). В некоторых случаях регистрируемая неполночленность популяций – это своего рода артефакт, являющийся результатом одно- или двухлетних данных о структуре популяций. Он связан с тем, что возобновительный процесс часто не является ежегодным.

Применительно к спектру популяции в зависимости от того, на какую часть популяции приходится пик численности особей, различают их *левосторонность*, *правосторонность*, *центрированность* и *бимодальность*.

Левосторонность спектра оценивают коэффициентом асимметрии. Он указывает на преобладание в популяции особей какого-то маргинального типа. В спектрах фенетической и генетической структуры популяций асимметрия свидетельствует о выраженности микроэволюционного процесса. Пик в спектре популяции может быть ярко выраженным или почти невыраженным. Эту особенность спектра популяции оценивают путем вычисления эксцесса. Низкие значения эксцесса показывают, что популяция выровнена с точки зрения участия в ней разных категорий особей.

Н.В. Пешкова и Н.И. Андреяшкина (2002) на примере вейника *Calamagrostis langsdorffii* показали, что при анализе структуры популяций целесообразно оценивать отклонение коэффициентов асимметрии и эксцесса от нормы, тогда как абсолютные величины этих коэффициентов существенного биологического смысла не несут.

6.2. Генетическая структура

Во многих случаях выделяемая как единая целое ценотическая популяция на самом деле складывается из генетически неидентичных особей. В качестве первичного звена генетической дифференциации особей в популяции Е.Н. Синская (1961) выделила *экоэлементы* как внутрипопуляционные группы растений, отличающиеся рядом приспособительных и других свойств, закрепленных в генотипе этих форм. Экоэлементы в настоящее время чаще называют *экотипами*. Дифференциация популяции на экотипы характерна для многих луговых трав, например, видов родов клевера *Trifolium* и люцерны *Medicago*. Наблюдается экотипическая дифференциация у многих популяций луговых злаков (полевицы гигантской *Agrostis gigantea* и овсяницы луговой *Festuca pratensis*) при произрастании их в разных частях поймы с неодинаковыми режимом увлажнения и типом почвы.

Формирование популяций из разных экотипов особенно характерно для популяций, находящихся длительное время в изоляции

и занимающих экологически мозаичные местообитания. Генетическому межпопуляционному и внутрипопуляционному разнообразию способствуют ограничения панмиксии, связанные с разнообразными барьерами – пространственными, экологическими, репродуктивными. Пространственные барьеры ограничивают дистанции распространения пыльцы и семян. Репродуктивные обусловлены несовпадениями феноритмов цветения, часто вызванных экологическими факторами (прогреваемость воздуха и почвы и др.) и механическими препятствиями для опыления.

У сорных растений во вторую половину XX века за счет массового применения гербицидов стала развиваться дифференциация популяций с выделением экотипов, приспособленных к определенной группе гербицидов благодаря предадапционным свойствам. А.И. Анисимов и др. (2005) установили наличие таких биотипов у мари белой *Chenopodium album*. Этот процесс имеет сложные социальные и экономические последствия, так как вынуждает постоянно обновлять ассортимент гербицидов.

Экстремальные условия обитания действуют на популяции неоднозначно: они обычно обедняют генофонд популяции, хотя они же подчас и инициируют микроэволюционные процессы, а следовательно, генетическую разнородность популяции. Генетическая внутрипопуляционная дифференциация сглаживается в крупных популяциях, находящихся в условиях, близких к эколого-фитоценотическому оптимуму.

Выявление генетической структуры популяций осуществляется разными методами. Часто используют либо метод гель-электрофореза ферментов (аллозимов), либо морфометрию хромосом. Для анализа генетической структуры популяций могут использоваться посевы и пересадки растений в условия оптимальной или стрессовой экологической среды, на которые генетически отличающиеся организмы реагируют неодинаково.

Используется для этих целей и анализ изоферментов. Изоферментами называют ферменты, присущие одному виду растения и обладающие одинаковой структурой молекул, но отличающиеся по ряду физико-химических особенностей. Изоферменты синтезируются разными генами, и их набор оказывается специфическим для каждого экотипа. Этот метод высокоэффективен. Н.А. Кутлунина и А.Ю. Беляев (2006) у тюльпана *Tulipa giraria* в каждой из отдельных природных популяций методом анализа изоферментов выявили наличие 3–6 генотипов при

индекс генетического разнообразия Д. Симпсона от 0,51 до 0,69. При этом для каждой популяции был характерен свой специфический набор генов.

Перспективным для установления генного полиморфизма популяций растений является метод ДНК-маркеров, разновидности которого позволяют осуществлять полную ДНК-генную дактилоскопию. В конце XX века появились новые возможности анализа геномов на основе ДНК-чипов. ДНК-чип представляет собой пластину площадью около 1 см², на которой в строго определенном порядке размещены ячейки, каждая из которых содержит одноцепочные полинуклеотиды с определенной последовательностью оснований. Количество таких полинуклеотидных ячеек, а следовательно, и количество различных нуклеотидных последовательностей может превышать 1 млн на 1 см², а их длина варьирует от 9–10 до 1000 нуклеотидов. Главной отличительной чертой этой технологии является возможность одновременного анализа огромного количества различных ДНК-последовательностей. Появилась ранее недоступная возможность изучать геном как целое. Это новое направление получило название *геномика*. Подробно принципы структурной организации ДНК-чипов и методы их использования изложены в Интернете на сайте, посвященном архитектонике и использованию ДНК-чипов.

В связи со сложностью методики и необходимостью иметь специальное оборудование генетическая структура популяций растений изучена сравнительно мало, хотя быстрый прогресс этого направления в последние десятилетия очевиден. Только по вопросу неидентичности ферментов у разных экотипов к концу XX века имелось более 1000 публикаций (Godt, Hamrick, 1998). Разными авторами установлено, что различия в аллелиях не всегда означают морфологические отличия растений, но могут свидетельствовать о некоторых глубинных несходствах сравниваемых растений. Найдено, что у однолетних видов количество полиморфных локусов, как правило, выше, чем у многолетников. Меньше полиморфных локусов и меньше аллелей в расчете на один локус у самоопыляющихся видов по сравнению с перекрестниками. Замечено, что полиморфных локусов больше у видов ранних фаз сукцессии растительности.

В целом, данные о генетической структуре популяций свидетельствуют о значительной дивергенции популяций в пределах

Таблица 6.1. Некоторые фены, используемые при анализе популяций зерновых культурных злаков (по Н.И. Вавилову, 1922)

Группа признаков	Признаки-фены
Вегетативные органы	Лист с язычком – без язычка
	Лист голый – опушенный
	Стебель желтый – фиолетовый
	Восковой налет есть – нет
Соцветия	Стержень колоса ломкий – неломкий
	Колоски остистые – безостые
	Чешуи голые – опушенные
Зерновки	Зерновки пленчатые – голые
	Зерновки удлинённые – округлые
Биологические свойства	Растение яровое – озимое

вида, а в ряде случаев о довольно значительной внутренней генетической неоднородности локальных популяций.

Представителями особого направления в ботанике – фенетики достаточно давно исследуется и *фенетическая структура популяций*, базирующаяся на учете так называемых фенов – альтернативных дискретных качественных признаков растений. *Феном* называют генетически обусловленный признак, который нельзя разделить на компоненты без потери его статуса. В табл. 6.1 приведены некоторые фены, которые используются при анализе генетической структуры популяций злаков. Фены отражают генный комплекс данной особи, а своей частотой – генетическую структуру популяции. Как правило, популяции состоят из разных фенотипов, имеющих разную частоту встречаемости и неоднородно распределенных на территории популяционного поля. Изменяется состав морфофенотипов и по широтным градиентам. Существенно изменяют фенетический состав популяций антропогенные факторы (Манчур, 1993).

При фенетическом анализе основными параметрами для сравнения особей и популяций являются генетическое сходство и генетическое расстояние. По методике, основы которой были заложены М. Ней (Nei, 1972), Д.А. Животовским (1979), А.В. Яблоковым (1987), коэффициент фенетического сходства рассчитывается по формуле:

$$I = \frac{I_{ab}}{\sqrt{I_a \cdot I_b}},$$

где $I_{ab} = \sum a_i \cdot b_i$, $I_a = \sum a_i^2$, $I_b = \sum b_i^2$,

a и b – значения частот фенотипов в сравниваемых популяциях А и В соответственно.

Фенетическое расстояние рассчитывают по формуле:

$$D = -\ln I.$$

В.Н. Остапко (2005) применил фенетический анализ по отношению к 59 редким видам юго-восточной Украины и установил, что в их популяциях наблюдается мозаичный тип фенофона с дифференциацией на географические, экологические и ценоотические компоненты. Эта мозаика отражала разные направления микроэволюционного процесса.

Установление отличий между генетическими и фенотипическими компонентами изменчивости до сих пор остается очень трудной задачей, особенно при полевых исследованиях. Но преобладает в популяциях все же фенотипическая изменчивость: по данным Б. Шаал (Schaal, 1984), на ее долю приходится около 90% общего варьирования.

6.3. Половая структура

Половая, или гендерная, структура популяций растений характеризуется наличием в популяции особей разной половой принадлежности – мужских, женских или обоеполых. Анализ половой структуры популяций имеет важное значение для понимания динамических процессов в популяциях и механизмов их устойчивости. По подсчетам Н.С. Камышева (1976), проанализировавшего 343 семейства цветковых растений, однодомные виды составляют 58%, остальное приходится на разные варианты двудомности. Наиболее часто дифференциация особей по половой структуре встречается в семействах гвоздичных, губоцветных, ворсянковых, колокольчиковых, бурачниковых. Разнополовость может быть выражена морфологически, когда на одних особях формируются только тычиночные, а на других только пестичные цвет-

ки, но разнополовость может быть и физиологической, когда морфологически пестик и тычинки присутствуют, но в них не развиваются семязачатки или фертильная пыльца. Р.Е. Левина (1981:20) считала, что «соотношение полов – один из самых сложных вопросов популяционной биологии».

Основными вариантами распределения тычиночной и пестичной функции цветков являются следующие категории растений:

- 1) андромоноэцидные – с наличием на одной особи обоеполых и тычиночных цветков;
- 2) гиномоноэцидные – наблюдаются в случае образования на одном растении как обоеполых, так и пестичных цветков;
- 3) андрогинодиэцидные – формируют на одной особи однополые (либо тычиночные, либо пестичные) цветки;
- 4) гинодиэцидные – имеют особи с обоеполыми и особи только с женскими цветками;
- 5) диэцидные (двудомные), для которых характерно образование тычиночных и пестичных цветков на разных особях.

Гендерный анализ популяций проводится в основном только в случае диэцидности, то есть для двудомных растений, у которых тычиночные и пестичные цветки находятся на разных особях. У двудомных растений диэцидность играет огромную роль в поддержании генетической разнокачественности особей популяции. Изучение половой структуры популяций имеет эколого-фитоценотический смысл в связи с неодинаковым участием растений разных половых типов в репродуктивном процессе. Например, у гинодиэцидных гвоздик женские особи образуют более крупные плоды с большим количеством семян (Томилова, Барышева, 1985).

Анализ, проведенный Е.И. Дементьевой (1987) для 97 видов растений, показал, что во многих случаях определенные соотношения являются характерной и достаточно устойчивой особенностью конкретных видов. Так, у синяка обыкновенного *Echium vulgare*, валерианы лекарственной *Valeriana officinalis*, коронии кукушкиной *Coronaria flos-cuculi* доля тычиночных особей в популяциях всегда очень низкая, а у душицы обыкновенной *Origanum vulgare*, мяты полевой *Mentha arvensis*, напротив, в популяциях доля таких особей всегда высокая. Половая структура популяций у гинодиэцидных видов по годам удерживается относительно стабильно и тогда может рассматриваться как видовой признак.

Половой структуре популяций свойственна и определенная лабильность, отражающая эколого-фитоценоотические условия, в которых находится популяция. Описаны даже случаи измененка полового типа особей в зависимости от половой структуры популяций. Такое явление типично для тополей, когда в искусственных популяциях из мужских растений через несколько лет у части особей наблюдается смена пола на женский.

Морфологическое разнообразие тычиночных растений обычно выше, чем у пестичных, которые более однородны по размеру и форме.

Соотношение в популяции пестичных и тычиночных растений выражают в процентах или в долях единицы. Согласно базовым генетическим законом соотношение пестичных и тычиночных растений в популяциях должно составлять 1 : 1, но в зависимости от нарушений генотипа, селективного воздействия определенных факторов только на пестичные или только на тычиночные особи это соотношение изменяется и может варьировать достаточно широко. А.Н. Пономарев и Е.И. Демьянова (1976) установили, что у гинодиэцидных видов растений доля женских особей в популяции может колебаться от 1–10% до 50–90%, а произрастают такие особи обычно однородными скоплениями. Наблюдается contagiousный тип размещения особей того или иного пола в популяциях и с другими типами половой дифференциации. Чаще всего доля особей с пестичными и тычиночными цветками существенно отклоняется от соотношения 50 : 50 (%) в сторону преобладания пестичных форм, хотя описаны случаи преобладания тычиночных форм (Рейер, 1988).

Гендерная структура популяций изменяется в зависимости от эколого-ценотических условий, реагируя на ухудшения или улучшения условий произрастания. В.Н. Годин (2006, 2008) при изучении 154 популяций *Potentilla fruticosa*, имеющих сложную половую структуру, включающую тычиночные, пестичные и обоеполые особи, установил, что половой состав популяций закономерно изменяется с увеличением высоты над уровнем моря.

Реагирование на качество среды обитания у разных видов растений индивидуально. Так, у ивы лепельной *Salix cinerea* в двух разных локальных популяциях соотношение мужских и женских растений было неодинаковым (рис. 6.1). Оказалось, что на сыром, открытом, хорошо увлажненном участке в популяции преобладают особи с пестичными цветками. Их 56,7%. Особей с тычиноч-

ными цветками меньше – только 43,3%. Такое соотношение полов с некоторым преобладанием женских растений характерно для условий, близких к оптимуму для данного вида. На боровой террасе в условиях более легкой супесчаной почвы и большей ее сухости гендерная структура популяции ивы оказалась иной: преобладали растения с тычиночными цветками. Их было 59,2%. Такое соотношение объяснимо. Дело в том, что цена репродукции у мужских и женских растений разная. Женские растения тратят органические вещества на формирование цветков, образование семян (часто с достаточно большим количеством запасных питательных веществ) и плодов со структурами, обеспечивающими их жизнеспособность и распространение. Мужские растения имеют более низкую цену репродукции: они затрачивают органические вещества только на формирование цветков и пыльцы. Поэтому в неоптимальных условиях произрастания мужские особи оказываются более адаптированными, чем женские. Их здесь выживает и сохраняется больше. Соответственно, и доля их в популяции будет выше.

Это согласуется с данными Р. Дмитрах (2004), полученными в Карпатах для двудомного растения валерианы цельнолистной *Valeriana simplicifolia*. Оптимальные условия для этого растения складываются на равнинных участках, а при подъеме в горные местообитания доля в популяциях тычиночных растений возрастает с 55% до 68% (рис. 6.2). Случаев трансформации гендерной структуры популяций в литературе описано достаточно много. В.П. Лебедев (1989) обнаружил у щавеля малого *Rumex*

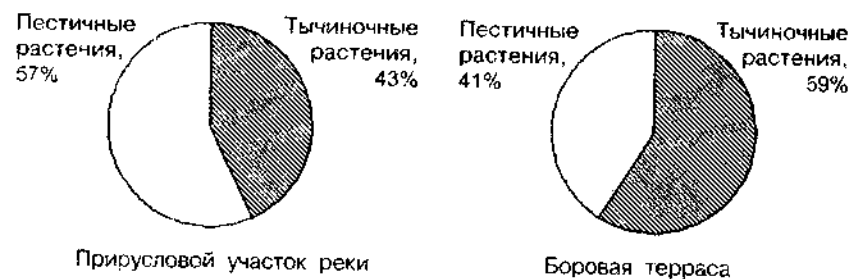


Рис. 6.1. Гендерный состав двух локальных популяций ивы лепельной

acetosella в обычные годы преобладание в популяциях женских особей, а в засушливые – мужских. У этого растения снижение жизнеспособности растений и ухудшение условий для роста приводило к господству в популяции мужских особей. В.Н. Косицын (1998) у костяники *Rubus chamaemorus* обнаружил, что в сосновых молодняках по сравнению с типичными сосняками сфагновыми в популяции доля пестичных растений меньше. Зарегистрировано снижение доли женских растений в популяциях ксерофильных видов семейства яснотковых в местах с повышенной влажностью (Гуськова, 1988).

Описаны отдельные случаи, когда при ухудшении условий в популяциях, напротив, возрастает доля пестичных растений. Е.И. Дементьева (1988) у ряда видов двудомных растений отметила, что в сильную засуху 1975 года, охватившую Поволжье и Западную Сибирь, в популяциях существенно возросла доля женских растений. В.И. Троценко и Г.А. Жатова (1998) описали увеличение доли женских особей в популяциях душицы обыкновен-

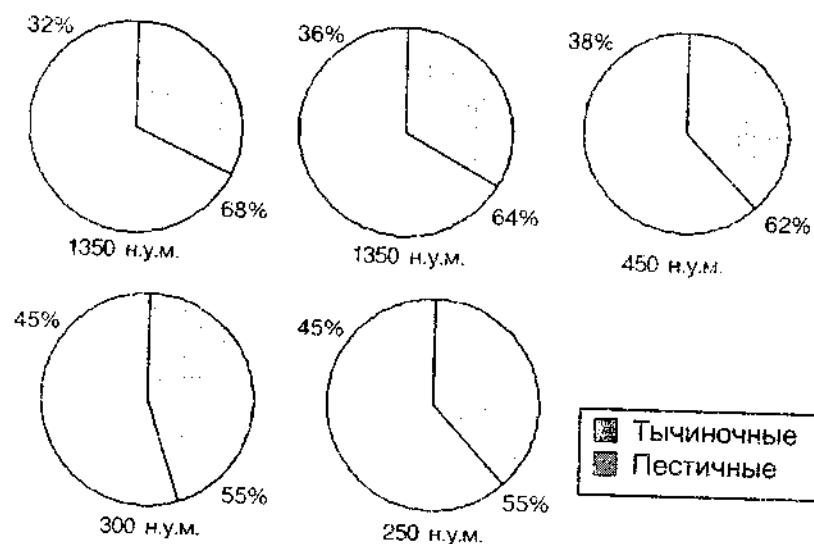


Рис. 6.2. Гендерная структура популяций валерианы *Valeriana simplicifolia* в различных фитоценозах и на разной высоте над уровнем моря в Карпатах (по Р. Дмитрах, 2004)

ной *Origanum vulgare* с соответствующим снижением доли тычиночных растений с 36 до 5% при неоптимальном повышении популяционной плотности.

Ярким примером антропогенного селективного внешнего воздействия на растения разного пола является аризема ребристая *Arisema costatum*. У этого растения особи с пестичными цветками имеют крупные, мясистые клубни, а особи с тычиночными цветками – мелкие, что приводит к выборочному изъятию из ее природных популяций преимущественно пестичных растений. Общеизвестно, что ионизирующее излучение изменяет долю тычиночных и пестичных цветков, а также повышает фертильность пыльцы у таких культур, как огурцы и кабачки (Кончина, 2006).

6.4. Возрастная структура

Возрастная структура популяции раскрывает соотношение в популяции особей различных календарных возрастов. Календарный возраст растений – это самостоятельный популяционный параметр, имеющий свою информационную ценность в популяционных исследованиях, особенно при изучении популяций древесных растений и их подроста.

Анализ возрастной структуры популяций чаще всего используют в тех случаях, когда календарный возраст растений достаточно легко определяется в полевых условиях. Существует два основных метода определения возраста растений:

- 1) **хронометрический** – по календарной дате появления всходов;
- 2) **морфобиометрический** – по тем или иным морфологическим признакам, например, у древесных пород возраст которых определяется по числу годичных колец древесины, а у хвойных может оцениваться и по числу мутовок.

Особи одного возраста составляют в популяции когорты, то есть **возрастные группы**. Каждая когорта, или возрастная группа, может содержать особи одного календарного возраста или одного возрастного периода, например, растения от 1 до 5 лет, от 6 до 10 лет и т.п. В лесоводстве принято подразделять растения по классам в зависимости от возраста следующим образом:

- 1–10 лет – проростки, молодые растения, обычно высотой до 25 см;

- 10–40 лет – молодняк высотой от 25 см до 5 м. В некоторых случаях его подразделяют на мелкий подрост (высота до 70 см), средний подрост (высота до 1,5 м) и крупномерный подрост (высота более 1,5 м);
- 50–60 лет – жердняк (тонкомер), растения высотой в 6–8 м при диаметре ствола 5–10 см;
- 80–100 лет – приспевающие деревья;
- 10–180 лет – деревья спелого древостоя;
- 180 лет – перестойные деревья.

Эту шкалу модифицируют в зависимости от вида древесного растения. У быстрорастущих пород интервалы возраста уменьшают и устанавливают характерный для данного вида древесной породы предельный возраст. Возможно и более детальное деление типов популяций по соотношению особей разного возраста.

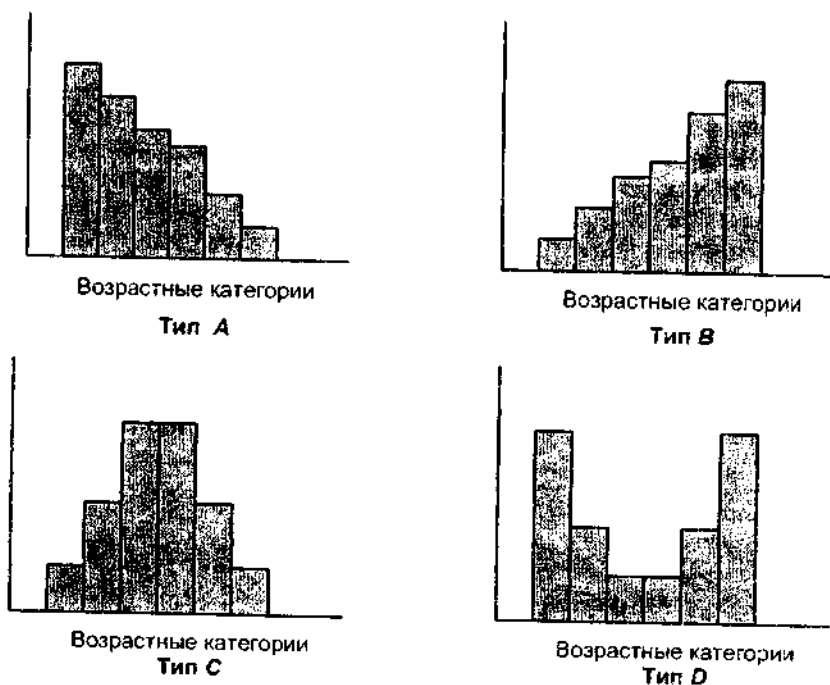


Рис. 6.3. Основные типы возрастной структуры популяций (по Н.И. Ставровой, 2007)

А. Лотка (1925) еще почти столетие назад отметил, что для популяций в оптимальных условиях характерно соотношение особей разного возраста, соответствующее нормальному статистическому распределению. При ухудшении условий произрастания в популяции может возрастать то доля особей молодого возраста, то промежуточного, то старого. Характер распределения растений по возрастным группам может быть *континуальным* (непрерывным), когда в популяции присутствуют особи всех возрастных групп, или *дискретным*, если в популяции отсутствуют растения той или иной возрастной группы, и возрастной спектр популяции оказывается неполночным.

Н.И. Ставрова (2007), анализируя популяции древесных растений, выделила четыре основных типа возрастной структуры популяций, которые различаются по преобладанию растений определенной возрастной категории (рис. 6.3).

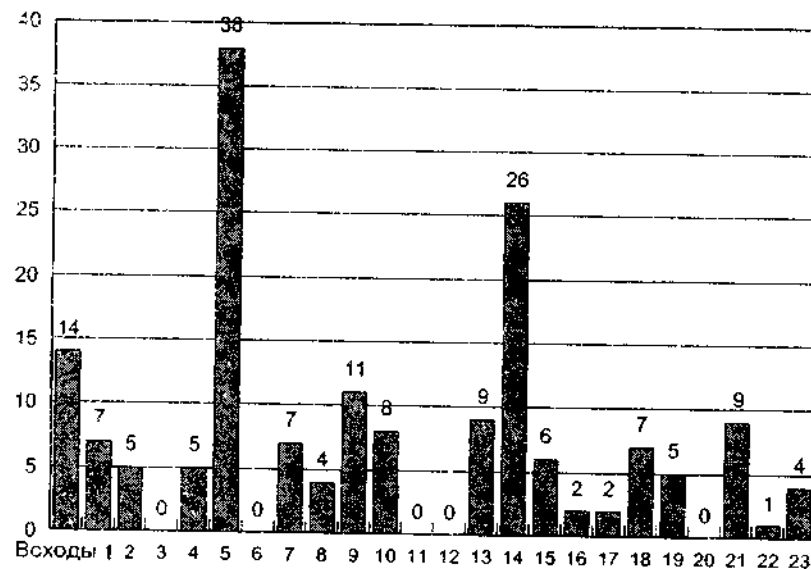


Рис. 6.4. Возрастная структура популяции сосны на старой вырубке (цифры обозначают среднее число особей на пробной площадке)

Тип А – распределение мономодальное, с положительной асимметрией и пиком на растениях младших возрастных групп.

Тип В – распределение мономодальное, с отрицательной асимметрией и пиком на растениях старшей возрастной группы.

Тип С – распределение растений по возрастным группам мономодальное, симметричное, с пиком на средневозрастных растениях.

Тип D – распределение бимодальное, симметричное или асимметричное с одним пиком на молодых растениях и другим на растениях самых старших возрастов.

Возрастная структура популяций большинства растений гетерогенна. Это видно на примере популяции сосны *Pinus sylvestris* на старой вырубке (рис. 6.4). Известно, что у сосны плодоношение по годам разное и бывают так называемые семенные годы, когда оно особенно обильно. В рассматриваемом примере пики численности растений сосны возрастом в 5 и 14 лет связаны с такими семенными годами. Определенную информацию дает анализ всходов и самого мелкого подроста. Для него в данном случае выявлен ряд 14 штук всходов, 7, 5 и 0 особей более старшего возраста. Резкий спад численности в этом ряду показывает, что сама по себе выживаемость всходов сосны и растений самых младших возрастов на данной вырубке вне семенных лет достаточно низкая.

6.5. Онтогенетическая структура

У многих растений абсолютный календарный возраст определить крайне сложно, поэтому в 1950 г. Т.А. Работнов предложил выделять для таких растений (в первую очередь, это большая группа многолетних трав) *возрастные состояния*, которые позже он же предложил называть *онтогенетическими состояниями*, чтобы не путать понятия календарного возраста и возрастного состояния. В современной научной литературе термины «возрастное состояние» и «онтогенетическое состояние» часто используются как синонимы.

Онтогенетические состояния отражают биологический возраст особей. Показано, что с разными онтогенетическими состояниями коррелируют важнейшие структурные и функциональные особенности растений, и поэтому при анализе популяций их онтогенетическая структура имеет свой самостоятельный смысл, не дуб-

лирую информацию, получаемую путем анализа календарных возрастов растений в популяциях. Календарный и биологический возраст растений могут не совпадать, так чаще всего и бывает. Каждый этап шкалы периодизации онтогенеза, таким образом, соответствует определенному онтогенетическому состоянию растения, но не его календарному возрасту.

Изучение онтогенетической структуры популяций на основе исследований Т.А. Работнова и А.А. Уранова и многих их последователей и учеников сформировалось как особое популяционно-онтогенетическое научное направление. Основной вклад в него внесли работы Л.А. Жуковой, Л.Б. Заугольной, О.В. Смирновой. Оригинальные научные школы, примыкающие к популяционно-онтогенетическому направлению, сложились на Украине под руководством К.А. Малиновского и В.И. Комендара.

Ключевым моментом в анализе онтогенетической структуры популяций является расчленение единого онтогенеза растения на отдельные онтогенетические состояния (в прежней терминологии – возрастные состояния). В ходе онтогенеза онтогенетические состояния последовательно сменяют друг друга, а на протяжении некоторых из них идет образование диаспор генеративного и/или вегетативного размножения растения, которые дают начало новым генетам или раметам, как это видно из схемы на рис. 6.5.

Представления некоторых ботаников о пропусках отдельных этапов онтогенеза с прямым переходом, например, ювенильных растений в генеративные или даже сенильные, а также обратные переходы генеративных или сенильных растений в ювенильные или виргинильные достаточно дискуссионны, так как не учитывают физиолого-биохимических процессов, проходящих при переходе растений из одного онтогенетического состояния в другое (фотопериод, термопериод, фитогормональные перестройки). Описываемые якобы случаи обратного развития: превращения (реверсии) субсенильных растений в старые генеративные, генеративных в вегетативные вообще не имеют под собой физиолого-биохимического обоснования. Скорее всего, они связаны с тем, что за сенильность принимались естественные перерывы цветения и плодоношения на 1–2 или 3 года, связанные с падением жизненного состояния растений. Полное омолаживание осуществляется только при формировании семян. Частично омолаживаются (фактически длительно сохраняют ювенильное состояние) только спящие почки, но они дают начало новым побеговым структурам или

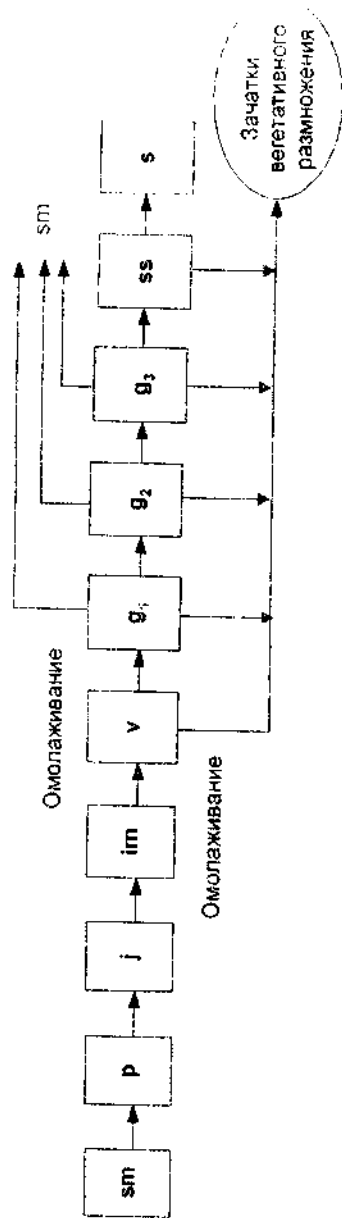


Рис. 6.5. Последовательность прохождения растениями этапов онтогенеза

новым раметам, а не омолаживают организм растения в целом. Само по себе растение, находящееся в генеративном или сенильном состоянии, как целостный организм омолодиться не может. Мечта Фауста о вечной молодости так и остается мечтой – даже в мире растений.

6.5.1. Периодизация онтогенеза

Онтогенез представляет собой полную последовательность всех этапов роста и развития растения от диаспоры до отмирания особи. По более развернутому определению Л.А. Жуковой (1997:5), «онтогенез – это генетически обусловленная полная последовательность всех этапов развития одной особи или ряда поколений особи от зиготы или любой диаспоры до естественной смерти на завершающих этапах вследствие старения». Такой полный цикл роста и развития генета можно рассматривать как *большой жизненный цикл*. Онтогенетический цикл, свойственный отдельному рамету от его возникновения до отмирания, называют *малым жизненным циклом*. Время, затрачиваемое особью на прохождение отдельного онтогенетического состояния, по предложению Л.А. Жуковой (1995), называют *онтохроном*. Продолжительность онтохронов очень разная в зависимости от таксономического вида растения и условий произрастания.

Онтогенез по своей природе является непрерывным процессом, но в связи с изменениями в ходе этого процесса качественных и количественных параметров особей растений еще с XVIII века началась разработка концепции его дискретного описания. Первоначально в качестве отдельных этапов онтогенеза выделялись *фенофазы*. Первые регистрации фенофаз проводились в Англии, но достаточно определенную дискретную шкалу фенофаз впервые предложил К. Линней. Позже в связи с потребностями сельскохозяйственной практики и уточнением оптимальных сроков внесения удобрений и пестицидов стали разрабатываться более детализированные фенологические шкалы, подразделяющие онтогенез культурных и сорных растений на 6, 12, а в современных шкалах и на 100 самостоятельных фаз (этапов). Эти шкалы предназначены главным образом для периодизации онтогенеза однолетних культурных растений и сорняков (Злобин, Прасол, 1993).

Принципиальная особенность фенологических и связанных с ними шкал состоит в том, что они ориентированы на видовой уровень организации растительного покрова. При их применении регистрируется состояние, в котором находится основная масса особей данного вида.

С иных позиций систему дискретного описания онтогенеза (главным образом для многолетних трав) разработал Т.А. Работнов (1950). Эта система позже была усовершенствована и распространена на растения других жизненных форм А.А. Урановым, Л.Б. Заугольной, О.В. Смирновой и другими специалистами. Она характеризует биологический возраст, или онтогенетическое состояние особей растений в тот или иной период времени, а главное исходит из того, что разные особи в популяции находятся в разном онтогенетическом состоянии, и, следовательно, ориентирована на выявление неидентичности особей в популяции. В настоящее время, по данным Л.А. Жуковой (1997), на основании популяционно-онтогенетического подхода изучено уже около 400 видов растений. В четырех томах «Онтогенетического атласа лекарственных растений» дано описание онтогенеза 147 видов растений.

В жизненном цикле растений принято выделять четыре основных онтогенетических периода:

- I. *Латентный период* – состояние жизнеспособных семян.
- II. *Предгенеративный период* – охватывает состояние от всходов до взрослых вегетативных растений.
- III. *Генеративный период* – соответствует цветущим и плодоносящим особям.
- IV. *Постгенеративный период*, на протяжении которого особи утрачивают способность активно расти и размножаться и постепенно отмирают.

В свою очередь каждый из этих онтогенетических периодов подразделяется на ряд онтогенетических состояний. Схема этого деления представлена в табл. 6.2.

Для основных онтогенетических этапов онтогенеза ключевыми признаками чаще всего являются следующие:

- *семена (se)* – это жизнеспособные непроросшие семена или не раскрывающиеся плоды в почве. В популяционных исследованиях эту возрастную группу выделяют редко, так как извлечение семян из почвы представляет собой трудоемкую процедуру, которая требует специального оборудования. Еще сложнее определение жизнеспособности извлеченных из почвы семян;

Таблица 6.2. Периодизация онтогенеза цветковых растений

Онтогенетический период	Онтогенетические состояния растений	Условное обозначение
Латентный	Семена	sm
Предгенеративный	Проростки	p
	Ювенильные	j
	Имматурные	im
	Виргинильные	v
Генеративный	Молодые генеративные	g ₁
	Средние генеративные	g ₂
	Старые генеративные	g ₃
Постгенеративный	Субсенильные	ss
	Сенильные	s
	Полностью отмершие	sc

- *проростки (p)* – молодые растения, сохраняющие связь с семенем и имеющие первичный корешок, семядоли, вынесенные на поверхность, или первичный листок. У злаков характерным признаком этого состояния является наличие coleoptilia;
- *ювенильные растения (j)* – отличаются упрощенной морфологической структурой, в частности, имеют ювенильные листья; связь с семенем отсутствует; побег чаще всего еще не ветвится;
- *имматурные растения (im)* – по морфологической структуре являются переходными от ювенильных к виргинильным и отличаются наличием ветвления побега. Имматурные растения у злаков соответствуют началу фазы кущения;
- *виргинильные растения (v)* – обладают всеми морфологическими признаками, присущими взрослым особям, но не цветут и не плодоносят. У плотно- и рыхлокустовых злаков виргинильное состояние соответствует фазе кущения. У корневищных злаков виргинильные растения представлены системой парциальных кустов, соединенных коммуникационными корневищами;
- *генеративные растения (g₀–g₃)* – отличаются наличием цветков и плодов. У многолетних поликарпических растений это возрастное состояние часто подразделяют на 3–4 подэтапа в зависимости от осуществленного количества актов генеративного размножения. У молодых генеративных растений (g₁) генеративные

органы формируются первый раз в их онтогенезе, такие растения еще сохраняют активный рост вегетативных органов. У среднегенеративных растений (g_2) генеративное состояние достигает своей максимальной выраженности, а у старых (g_3), хотя и сохраняется генеративная функция, но она ослаблена, а в вегетативной сфере начинается отмирание отдельных структур. Скрытогенеративное онтогенетическое состояние g_0 выделяют только для отдельных видов растений. В первую очередь это злаки, где оно соответствует фазе трубкования, а также ряд видов растений, у которых генеративные почки закладываются еще с осени и находятся в скрытогенеративном состоянии до следующего вегетационного периода. Во всех таких случаях наличие скрытогенеративного состояния должно проводиться путем анализа почек с использованием бинокулярного микроскопа. Поскольку скрытогенеративное онтогенетическое состояние может быть выделено у генеративных растений в состояниях g_1 , g_2 и g_3 , то его регистрация выпадает из общего принципа подразделения растений на молодые, средние и старые генеративные;

- субсенильные (ss) и сенильные (s) растения – стлчаются преобладанием процессов отмирания, цветение и плодоношение отсутствуют или имеют рудиментарный характер;
- отмирающие растения (sc) – не имеют живых надземных побегов вообще.

Принадлежность к определенному возрастному состоянию определяется по степени выраженности определенных морфологических (например, степень расчлененности сложного листа) и физиологических (например, способность дать потомство) признаков. Таким образом фиксируется, прежде всего, биологический возраст особи. Очень важно включать в такой анализ только качественные признаки, так как разнообразные количественные признаки, отражающие размер растения и его частей свидетельствуют не о биологическом возрасте, а о жизненном состоянии растения. В практике популяционной ботаники, к сожалению, этот принцип иногда нарушается, что приводит к неадекватной оценке состояния и особей, и структуры популяций. Б.М. Миркин и Л.Г. Наумова (1998) подчеркивали, что всегда есть «немалый риск принять не старое, но угнетенное растение за старое и, напротив, достаточно старое, но процветающее – за более молодое».

Для определения онтогенетических состояний растений в настоящее время разработаны специальные ключи и выпущены атласы изображений (например, «Диагнозы и ключи возрастных

состояний...», 1980–1989, под редакцией Л.А. Жуковой «Онтогенетический атлас лекарственных растений», 1997–2004). Опубликовано довольно много работ с описанием состояния растений на разных этапах их онтогенеза (выпуски «Биологической флоры Московской области», Горнов, 2005 и многие др.). В качестве примера на рис. 6.6 приведены основные онтогенетические состояния донника лекарственного *Melilotus officinalis*.

Дробность шкалы онтогенетических состояний, как и критерии их установления, разумеется, зависят от объекта и целей исследования. В ряде случаев шкала может быть редуцирована без ущерба для качества получаемой информации. Имматурное состояние быстро переходящее, а у многих видов растений вообще не выражено, поэтому имматурные и виргинильные особи часто можно рассматривать как одну группу вегетативных растений.

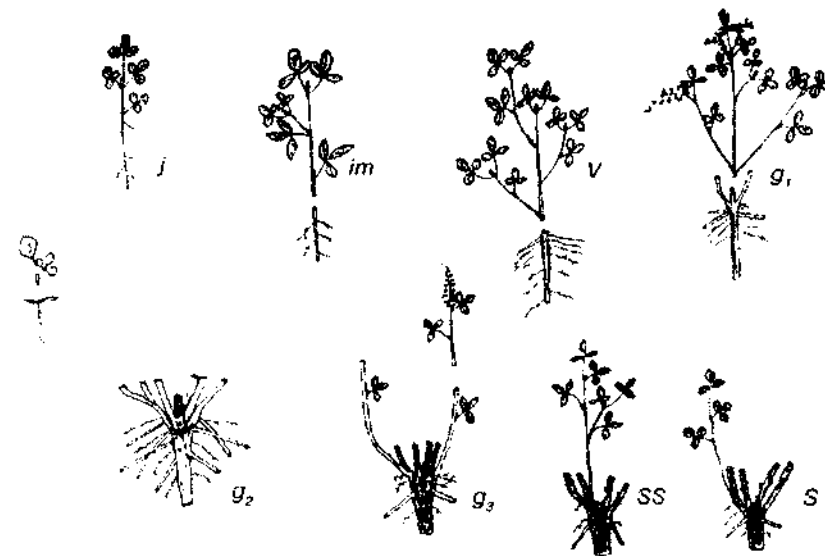


Рис. 6.6. Основные онтогенетические состояния особей донника лекарственного *Melilotus officinalis* (по Л.А. Жуковой, 1995).

Онтогенетическое состояние особей:

p – всходы; j – ювенильные; im – имматурные; v – виргинильные; g_1 – молодые генеративные; g_2 – среднегенеративные; g_3 – старые генеративные; ss – субсенильные; s – сенильные растения

Деление генеративных особей на g_1 , g_2 и g_3 состояния имеет смысл только тогда, когда генеративное размножение одной и той же особи может осуществляться на протяжении нескольких лет. Если генеративная функция осуществляется особью всего один раз в жизни, то регистрируется только возрастное состояние g . Так, например, у малины ее раметы имеют четкий двухлетний цикл. Побеги первого года всегда виргинильные, второго – генеративные, и расчленять их на подфазы g_1 , g_2 и g_3 – значит не понимать самого смысла популяционно-онтогенетического метода.

Особым способом подразделяется генеративное состояние у однолетних растений. Здесь наиболее целесообразно онтогенетическое состояние g , оценивать как бутонизацию, g_2 – как полное цветение и g_3 – как плодообразование.

Нечетко различаются у отдельных видов субсенильное и сенильное состояние.

У раметов клоновых растений некоторые авторы (Нагрег, 1978) считают целесообразным выделять только три этапа онтогенеза: ювенильный, репродуктивный и пострепродуктивный. Многие зарубежные исследователи и для популяций растений, формирующихся из генетов, предпочитают использовать членение онтогенеза не более чем на 3–5 онтогенетических состояний. Для обобщенных оценок структуры популяций этот подход вполне правомерен и достаточен.

Пока что слабо разработана периодизация онтогенетических состояний древесных растений. Наиболее удачную шкалу периодизации онтогенетических состояний этих растений приводят О.В. Смирнова и М.В. Бобровский (2001). Она имеет следующий вид:

- p – проростки, неветвящиеся растения с первичным корнем и семядолями;
- j – ювенильные деревья, обладающие «детскими» структурами с неветвящимся стволиком и находящиеся в ярусе травяно-кустарничковых растений;
- im – имматурные деревья, у которых появляются боковые ветви 2–5 порядка, диаметр ствола не более чем в два раза превышает диаметр боковых ветвей;
- v – виргинильные деревья с характерной для взрослых растений морфологической структурой, но не вступившие в фазу цветения и плодоношения;

- g_1 , g_2 , g_3 – молодые, средневозрастные и старые генеративные деревья, которые приступили к семяношению и поддерживают его в течение нескольких лет или десятилетий;
- s – сенильные деревья, имеющие вторичную крону с листьями или хвоей ювенильного типа, семяношение отсутствует.

При общем прогрессивном характере этой шкалы она сохраняет некоторые недочеты. В частности, авторы связывают ювенильные деревья с травяно-кустарничковым ярусом, а имматурные – с ярусом кустарников, тогда как фактически подрост древесных пород, особенно в неблагоприятных условиях, может долго оставаться в ярусе трав и мелких кустарничков, и его стволник ветвится. В этой сфере необходима дальнейшая работа, хотя в целом у древесных растений спектр календарных возрастов особей чаще всего дает более ценную информацию о популяции, чем спектр онтогенетических состояний.

Изучение онтогенеза многолетних растений показало, что в некоторых случаях, особенно при эколого-фитоценологических стрессах, растение может временно задерживаться в любом онтогенетическом состоянии на более или менее длительный период времени. Тогда это состояние продолжается дольше, чем это наблюдается в типичных случаях. Особенно примечательно, что такие задержки могут наблюдаться у потенциально генеративных растений, когда они на тот или иной период времени (от года до нескольких лет) теряют возможность формировать генеративные органы, хотя и не утрачивают потенциал генеративности. Т.А. Работнов (1975), а затем О.В. Смирнова и др. (1984) предложили такие особи называть *квазисенильными*. Термин не очень удачен, так как подлинная сенильность в этом случае не развивается и признаки таких особей не всегда носят старческий характер, для которого обязательно преобладание процессов отмирания модулей организма. Это своего рода *диапауза растений*, резкий спад жизненного состояния, ведущий к снижению темпов развития, а не изменению возрастности. Такие растения при улучшении условий быстро «оправляются» и продолжают развитие. Поэтому многие специалисты выделяют в генеративном периоде растений особый этап – *временно нецветущие* растения. Его можно обозначать как g_1 . Это более корректная терминология.

В шкале онтогенетических состояний каждая фаза рассматривается как отдельный этап в росте и развитии особи, отличающийся морфологической структурой, физиолого-биохимическим

состоянием и особым типом взаимоотношений с эколого-фитоценотической средой. К прохождению каждого онтогенетического состояния растения аккумулируют определенную долю энергии, переходящую в органические вещества его тела, что дало возможность А.А. Уранову (1975, 1977) вычислить эту долю количественно и представить в виде индексов возрастности, которые удобны для оценки возрастности популяции в целом. Используется формула:

$$\Delta = \frac{\sum (k_i m_i)}{\sum k_i},$$

где Δ – возрастность популяции;

k_i – численность особей определенной возрастной группы;

m_i – коэффициент возрастности данной группы.

Коэффициенты возрастности приведены в табл. 6.3.

Поскольку переход особей из одного онтогенетического состояния в другое идет на протяжении вегетационного периода, для оценки состояния растений в популяции очень важен выбор периода времени его регистрации. К сожалению, этому вопросу в популяционной литературе уделялось мало внимания. Разумеется,

Таблица 6.3. Периодизация полного онтогенеза растений (по А.А. Уранову, 1975 и Л.А. Жуковой, 1997)

Период онтогенеза	Возрастное состояние	Условное обозначение	Индекс возрастности по Уранову
I. Латентный	1. Покоящееся семя	se	0,0025
	2. Проросток	p	0,0067
	3. Ювенильное	j	0,0180
	4. Имматурное	im	0,0474
	5. Виргинильное	v	0,1192
III. Генеративный	6. Скрытогенеративное	g ₀	—
	7. Молодое генеративное	g ₁	0,2700
	8. Зрелое генеративное	g ₂	0,5000
	9. Старое генеративное	g ₃	0,7310
	10. Субсенильное	ss	0,8808
IV. Постгенеративный	11. Сенильное	s	0,9529
	12. Отмирающее растение	sc	0,9819

нельзя регистрировать генеративность растения в период до его естественного перехода в эту фазу или после ее завершения. Поэтому наиболее разумный период для регистрации онтогенетического состояния растения (если не вести за ним постоянных наблюдений в течение всего вегетационного периода) – это срок от начала бутонизации до завершения плодоношения. На этом отрезке времени удобно регистрировать и онтогенетическое состояние всех остальных особей популяции, которые не вступили в фазу генеративности.

6.5.2. Онтогенетические спектры популяций

Концепция дискретного описания онтогенеза Работнова – Уранова оказалась очень удобной для целей популяционных исследований. Онтогенетические состояния достаточно легко регистрируются, особи одного онтогенетического состояния объединяются в одну группу, а при обработке материала просто и быстро вычисляется соотношение (в процентах или в долях единицы) в популяции растений разного онтогенетического состояния.

Во избежании путаницы Л.Б. Заугольнова (1986), а затем В.В. Кричфалуший и Г.М. Мезев-Кричфалуший (1994) предложили называть соотношение особей разных возрастных состояний в популяции ее *возрастным спектром*, тогда как соотношение особей разного календарного возраста – *возрастным составом*. Это разумно, но часто только из контекста работы видно, какой тип состава популяции анализирует тот или иной автор. Более удачным, на наш взгляд, является *онтогенетический спектр (состав) популяции*.

На основе соотношения в популяции особей растений разных онтогенетических состояний Т.А. Работнов предложил подразделять популяции на три основные категории:

- 1) *инвазионные* – с преобладанием предгенеративных растений;
- 2) *нормальные*, в которых доля особей разного онтогенетического состояния приблизительно сбалансирована и преобладают генеративные растения;
- 3) *регрессивные*, в которых преобладают постгенеративные растения.

Позже к трем основным категориям была добавлена категория *ложноинвазионных популяций*, представленных в сообществе

только почвенным банком семян. Кроме того, могут быть выделены *вегетативно-омоложенные онтогенетические спектры*, свойственные популяциям, сформированным из молодых растений вегетативного происхождения. *Сукцессионными популяциями* называют популяции, в которых возобновительный процесс преобладает над отмиранием растений. Представителями московской популяционно-демографической школы регрессионные популяции были подразделены на четыре варианта ($R1 - R4$) по соотношению сенильных, субсенильных и отмирающих растений. В дальнейшем число категорий популяций за счет переходных типов было увеличено до девяти, однако это не привело к получению более ценной геоботанической информации. Большое дробление основных типов спектров нецелесообразно с прагматической точки зрения.

Точного количественного критерия для установления категорий популяций не было предложено. В этой связи Б.М. Миркин и Л.Г. Наумова (2001) разработали удобный полуколичественный критерий для оценки категории популяции (табл. 6.4).

Инвазионные популяции характерны для серийных типов растительных сообществ, а также для случаев внедрения в сообщество новых видов, нормальные свойственны видам растений, которые длительное время устойчиво сохраняются свою позицию в фитоценозе, регрессивные соответствуют ситуациям постепенного выпадения вида из сообщества.

Онтогенетические спектры могут быть *полночленными* с наличием в них представителей всех онтогенетических состояний и *неполночленными (фрагментированными)*, когда особи того или иного онтогенетического состояния в популяции отсутствуют. В случае, когда популяции находятся в равновесном состоянии и их

Таблица 6.4. Классификация популяций по характеру онтогенетического спектра (по Б.М. Миркину, Н.Г. Наумовой и А.И. Соломещ, 2001)

Онтогенетическое состояние особей	Категория ценопопуляции		
	инвазионная	нормальная	регрессивная
Предгенеративные	+++	+	-
Генеративные	+	+++	+
Постгенеративные	-	+	+++

онтогенетический состав лишь слегка флуктуирует по годам, их называют *дефинитивными*.

Дополнительно полезно онтогенетические спектры популяций растений оценивать по следующим их характерным особенностям:

- 1) *левосторонний спектр* – отличается преобладанием догенеративных особей, что отражает наличие благоприятных условий для возобновительного процесса, а так как этот процесс постоянен по годам, то такие спектры очень динамичны. Левосторонние спектры свойственны также популяциям, только начинающим внедряться в данный фитоценоз. Характерны они и для некоторых древесных видов в лесных сообществах;
- 2) *центрированный спектр* – отличается высокой долей генеративных особей. Он характерен для многолетников с простым онтогенезом, а также для случаев, когда возобновительный процесс слабо выражен, а период пребывания особей в сенильном состоянии короткий. Центрированные спектры свойственны популяциям с устойчивым статусом в данном сообществе;
- 3) *правосторонний спектр* – отличается высокой долей в популяции сенильных растений. Он характерен для видов с длительным периодом старения при ослаблении возобновительного процесса. Правосторонние спектры обнаруживаются и у популяций, выпадающих из данного фитоценоза;
- 4) *бимодальный спектр* – имеет два пика: обычно один в предгенеративной и другой в сенильной части спектра. Он свойственен видам растений с активным возобновлением и длительным сенильным периодом. Характерен для многих злаков и осок.

По мнению Р.В. Попадюк и др. (1999), популяции с левосторонними, центрированными и бимодальными онтогенетическими спектрами являются устойчивыми и могут длительное время реализовывать сменяемость поколений.

Погодичные флуктуации онтогенетических спектров чаще всего происходят за счет молодой части популяции. Если же популяции свойственно направленное изменение состава, плотности или численности особей, то ее, как было отмечено выше, называют *сукцессионной*. Сами по себе сукцессионные популяции не могут быть долговечными: они или переходят в категорию дефинитивных, или исчезают.

Благодаря авторитету и широкой разветвленности московской популяционной школы Работнова – Уранова онтогенетическая структура популяций изучена у более чем 250 видов растений

разных жизненных форм и в разных почвенно-климатических условиях. Об особенностях онтогенетических спектров популяций разных видов растений существует огромная литература. Приводимый в ней материал тем не менее не всегда репрезентативен, поскольку часто строится на данных, полученных в течение одного-двух вегетационных периодов. В работах В.Г. Княк и др. (1988), И. Царик и др. (2001) на основании данных многолетних наблюдений за популяциями прямо подчеркивается, что в связи с погодичными флюктуациями одноразовые и одногодичные характеристики онтогенетического состава популяций малоинформативны. Необходимы данные многолетних учетов. И.Т. Попонова (2006), располагая 20-летними наблюдениями за популяциями арабидопсиса *Arabidopsis thaliana*, пришла к выводу, что даже у этого однолетнего растения для выявления характерной онтогенетической структуры популяций необходим минимальный срок наблюдений в 5 лет. Очевидно, для многолетних трав он значительно больше.

Конкретные онтогенетические спектры могут в той или иной степени соответствовать основным их категориям или отличаться от них некоторыми деталями. Варьирование онтогенетических спектров популяций обусловлено факторами, в которых протекает онтогенез растений. Поэтому онтогенетические спектры популяций несут важную информацию о ходе процессов возобновления и отмирания особей, о темпах смены поколений в популяциях и, следовательно, позволяют оценивать и прогнозировать динамические процессы в фитоценозах, которые составляют данные популяции.

Одним из распространенных вариантов популяций, как было отмечено выше, являются ложноинвазионные. Они свойственны видам растений, способным создавать длительно сохраняющиеся почвенные банки семян, клубней или корневищ. В отдельные благоприятные для них годы происходят массовые вспышки численности всходов таких растений, но они быстро отмирают, не переходя во взрослое или тем более в генеративное состояние. В состоянии ложноинвазионных популяций искусственно поддерживаются популяции однолетних сорных растений в агрофитоценозах, когда после дождей или после уборки урожая массово появляются всходы этих сорняков, но их быстро уничтожают культивацией посева или гербицидами. Для истощения почвенного запаса семян таких видов специально используются

приемы, провоцирующие прорастание семян: поверхностные боронования, дискование и др.

Для интегральной характеристики онтогенетической структуры популяций предложены количественные индексы, разработанные Л.А. Жуковой (1987) и позже модифицированные Н.В. Готовым (1998). Они основаны на соотношениях между разными онтогенетическими когортами, составляющими популяцию. Более удачный вариант вычисления индексов был разработан И.Н. Коваленко (2004), в котором оценивается доля каждой онтогенетической когорты по отношению к общей численности популяции.

Индексы И.Н. Коваленко имеют следующий вид:

1. Индекс возобновляемости:

$$I_{\text{возоб.}} = \frac{\sum_{i=1}^{p-v} n_i}{\sum_{i=1}^{p-s} n_i} \cdot 100.$$

2. Индекс генеративности:

$$I_{\text{генер.}} = \frac{\sum_{i=1}^{s_1-s_2} n_i}{\sum_{i=1}^{p-s} n_i} \cdot 100.$$

3. Индекс старения популяций:

$$I_{\text{стар.}} = \frac{\sum_{i=1}^{s_2-s} n_i}{\sum_{i=1}^{p-s} n_i} \cdot 100.$$

4. Индекс общей возрастности популяции – вычисляется как отношение индекса старения к индексу возобновляемости данной популяции:

$$I_{\text{возр.}} = I_{\text{стар.}} / I_{\text{возоб.}}$$

Эти индексы и совокупности позволяют достаточно точно охарактеризовать общее состояние популяции и особенно пригодны для сравнительного анализа популяций одного и того же вида растений при произрастании в разных эколого-ценотических условиях.

На основании сопоставления индексов возрастности популяций можно оценить скорость динамических смен в популяциях, используя формулу:

$$V = \frac{I_{возр}^2 - I_{возр}^1}{N \cdot \Delta t},$$

где V — скорость изменения возрастности популяции,

$I_{возр}^2$ — индекс возрастности популяции в конце I^2 и начале I^1 учетного срока соответственно;

N — число особей в популяции;

Δt — продолжительность периода наблюдения.

Сравнение онтогенетических спектров двух популяций целесообразно осуществлять по методу, предложенному Л.А. Животовским (1979), с расчетом коэффициента сходства r и критерия идентичности популяций I :

$$r = \sqrt{p_1 q_1} + \sqrt{p_2 q_2} + \dots + \sqrt{p_i q_i},$$

$$I = \frac{8 \cdot N_1 \cdot N_2}{N_1 + N_2} \cdot (1 - r),$$

где N_1 и N_2 — объемы первой и второй выборок;

p_i — частоты встречаемости того или иного признака в первой выборке;

q_i — частоты встречаемости того или иного признака во второй выборке;

8 — число этапов, на которые подразделен онтогенез.

При $r = 1$ онтогенетические спектры совпадают, при $r = 0$ полностью различны. Достоверность промежуточных значений находят по критерию идентичности по таблицам распределения χ^2 . Если значения I превышают табличное значение, то онтогенетические спектры принимают статистически достоверно различными при принятом уровне значимости.

Большой фактический материал показывает, что устойчивое положение ценопопуляции в фитоценозе достигается при оптимальном равновесном сочетании в ней особей разного онтогенетического состояния. Для ценозообразующих видов растений в экологически стабильных условиях характерны полночленные дефинитивные онтогенетические спектры популяций с максимумом на генеративных особях, на долю которых может приходиться до 40–70% их общей численности. Иногда они могут быть левыми, иногда правосторонними. Типичны нормальные онтогенетические спектры для растений степей (Боровик, 1994).

В разных фитоценозах онтогенетические спектры часто оказываются достаточно однообразными (Некратова, Некратов, 1987 и др.). И.М. Ермакова (1987:27) верно подчеркивала, что «возрастные спектры — наиболее стабильные характеристики ценопопуляций». Для большинства видов растений характерны нормальные популяции, иногда неполночленные со слабой бимодальностью. Например, такой оказалась структура популяций на высокогорных лугах Карпат (Кричфалуший, Комендар, 1990).

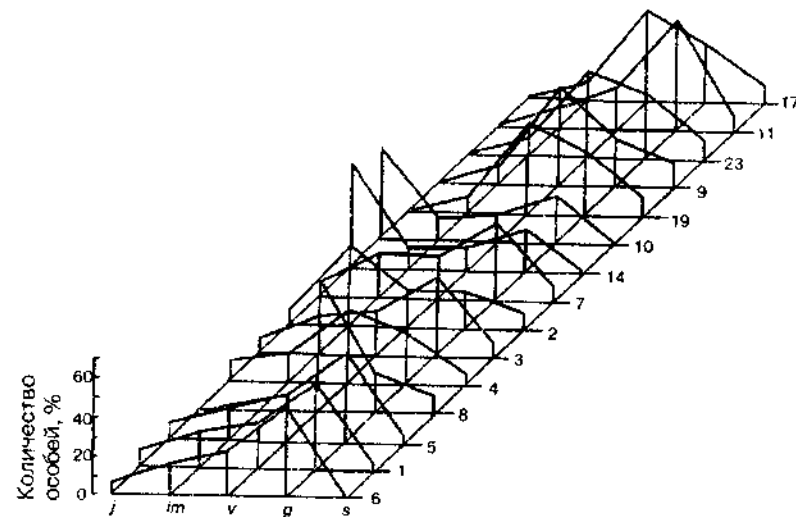


Рис. 6.7. Онтогенетические спектры *Narcissus angustifolius* в 15 разных типах фитоценозов в Карпатах. Типы фитоценозов обозначены арабскими цифрами (по В.В. Кричфалуший, 1988)

Наиболее подвижной их частью являлась группа проростков и ювенильных особей, доля которых в популяциях наиболее изменчива по годам (Климишин, 1987). Так, В.В. Кричфалуший (1988) исследовал онтогенетические спектры нарцисса узколистного *Narcissus angustifolius* в 15 разных типах растительных сообществ в Карпатах и, как видно из рис. 6.7, принципиальных различий между онтогенетическими спектрами не обнаружил, хотя в деталях по соотношению растений разных онтогенетических состояний спектры отличались. Анализ этих деталей часто дает очень важную экологическую и биологическую информацию.

При резкой смене эколого-фитоценотической обстановки в онтогенетических спектрах могут происходить существенные сдвиги. Например, у клевера лугового *Trifolium pratense* на градиенте возрастания пастбищной нагрузки на луг популяции из нормальных с пиком на особях состояния g_2 переходили в резко правосторонние с преобладанием старых генеративных и субсенильных особей (рис. 6.8).

Характер онтогенетического спектра зависит от вида растения с его спецификой вегетативного и генеративного размножения.

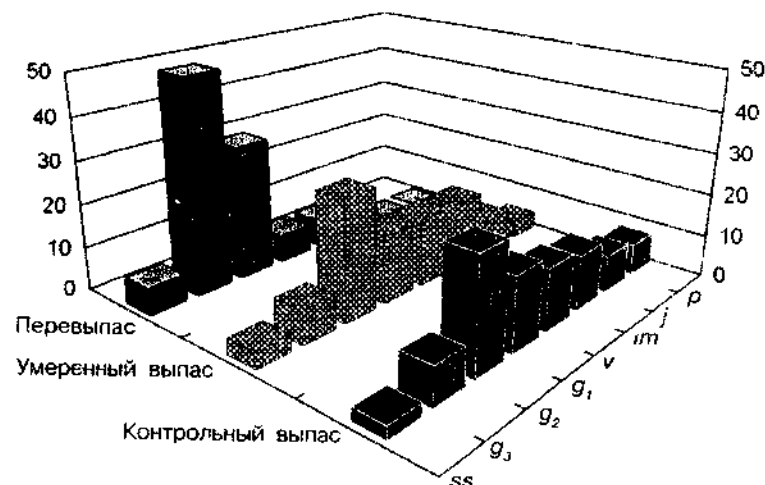


Рис. 6.8. Онтогенетическая структура популяций клевера лугового на трех участках пойменного луга с разным режимом использования (по Е.С. Кирильчук, 2007)

О.В. Смирнова и др. (2002) установили наличие определенного соответствия между жизненной формой многолетних трав и онтогенетическими спектрами их популяций. Для моноцентрических многолетних трав наиболее характерны левосторонние спектры с преобладанием предгенеративных растений, для неявнополицентрических трав – бимодальные с максимумами на предгенеративных и субсенильных растениях, а для явнополицентрических – неполночленные с преобладанием генеративных растений. У полицентрических растений количество вегетативных партикул обычно больше, чем генеративных. Онтогенетические спектры редких и малообильных видов растений с небольшими и дизъюнктивными популяциями могут быть самыми разнообразными – от инвазионных до регрессивных. Двухвершинность онтогенетических спектров часто связана с антропогенными воздействиями на сообщество (Буланая, 1991).

Для лесных сообществ в условиях климатического максимума характерны левосторонние спектры с максимумом на растениях в онтогенетическом состоянии от проростков до виргинильных включительно. Такие спектры свойственны древесным растениям как при семенном, так и при вегетативном размножении (Смирнова и др., 1990).

Устойчивость популяций далеко не всегда непосредственно связана с их онтогенетическими спектрами. В ряде случаев в ценозах стабильно сохраняют свои позиции виды с неполночленными возрастными спектрами. Описаны и противоположные случаи. В.М. Остапко (2005), изучив онтогенетические спектры более чем 100 видов травянистых растений, в том числе многих редких на юго-востоке Украины, установил, что при низкой численности и малых размерах популяций для них остаются характерными спектры со стабильной онтогенетической структурой. На Алтае *Gueldenstaedtia monophylla* имеет дефинитивные популяции с центрированными спектрами, в которых 43–70% приходится на генеративные особи, но она является редким растением из-за низкой семенной продуктивности и высокой степени гибели всходов (Селютин и др., 2008).

Для однолетних растений характерна сезонная сменяемость онтогенетических спектров: в начале сезона в популяциях преобладают предгенеративные растения, в середине – генеративные, а к осени – генеративные и сенильные. Порой онтогенетические спектры у многолетних трав по годам имеют волнообразно-сукцессионные изменения. Интересный случай волнообразно-сукцессионной

смены популяций пальчатокоренника балтийского *Dactylorhiza longifolia* описал А.В. Горнов (2005). Появление всходов этого растения связано с местами роющей деятельности кабанов, которые могут уничтожать и локусы с генеративными растениями. В итоге популяции *D. longifolia* могут иметь укороченные или удлиненные диклы сменяемости поколений, а полное отсутствие в экосистеме кабанов может привести к полному выпадению этого вида.

Онтогенетический спектр нормальной популяции в дефинитивном состоянии получил название *базового*, или *характерного* (Заугольнова, 1974, Шорина и др., 1976), так как он сохраняет свои черты в широком диапазоне условий. Л.Б. Заугольнова (1976) допускала существование нескольких (четырех) типов таких спектров: «базовыми» оказываются популяции с левосторонним спектром онтогенетических состояний, когда в популяции преобладают молодые особи (ювенильные – виргинильные), с правосторонним – с преобладанием в популяции стареющих особей ($g_3 - s$), а также с одновершинным спектром с пиком на генеративных особях. Базовый спектр при таком подходе сводится к характерному набору спектров для данной популяции в некоторых фитоценозах и в некоторой амплитуде экологической обстановки. Возможно, целесообразно для таких спектров было бы сохранить приоритетный термин «модальные» (от слова «мода» – наиболее часто встречающийся случай).

Уточнить данное понятие пыталась В.А. Черемушкина (2008). По ее мнению, базовый спектр – это модальный спектр, который отражает реакцию вида на типичную среду обитания, то есть раскрывает конкретную фитоценотическую позицию популяций данного вида, а характерный – это теоретически установленный спектр, зависящий от продолжительности онтогенетических состояний. На основе такого подхода у *Dracosephalum nutans* характерным спектром она считала левосторонний, а базовым – центрированный.

Очевидно, «базовый спектр» в исходном понимании этого термина, если он вообще существует для данного вида растения, может быть только одним. Это приводит к необходимости введения понятия об *идеальном онтогенетическом спектре популяции* – характерном, согласно терминологии В.А. Черемушкиной. Такой идеальный онтогенетический спектр для конкретного таксономического вида растения может реализоваться при произрастании популяции в оптимальных эколого-ценотических условиях, когда

продолжительность каждого возрастного состояния целиком определяется генотипом растения и не ускоряется, и не замедляется в случае отклонения этих условий от оптимума. Идеальный онтогенетический спектр может быть составлен на основании знания сроков пребывания особи растения в каждом из возрастных состояний. В абстрактном упрощении, если особь последовательно проходит 10 онтогенетических этапов и время пребывания ее на каждом из этапов одинаково, то в такой популяции будет по 10% особей каждого из этих онтогенетических состояний. В случае, когда срок пребывания особи в каком-то онтогенетическом состоянии по биологическим причинам в два раза короче (быстро проскакивает, например, фаза ювенильных растений), то доля ее в популяции тоже снизится в два раза и составит 5%. На основе такого подхода можно разрабатывать идеальный онтогенетический спектр для каждого вида растения. Однако его построение требует глубоких знаний о темпах онтогенеза изучаемого вида растения при его произрастании в оптимальных условиях. Такие данные имеются далеко не по всем таксономическим видам растений.

Л.Н. Бондаревой (2001) в работе, предшествующей публикации В.А. Черемушкиной, была разработана модель идеального онтогенетического спектра для семи видов луговых кормовых злаков (рис. 6.9). При равной продолжительности периода нахождения растений на каждом из онтогенетических этапов доля растений каждого этапа была бы одинаковой и составляла 11,1% (рис. 6.9А). С учетом реального времени продолжительности каждого из онтогенетических этапов идеальный онтогенетический спектр оказывается совсем другим (рис. 6.9Б). Этот подход требует детального изучения биологии видов растений и занимает много времени, но он позволяет выявить оптимизированный идеальный онтогенетический спектр для каждого таксономического вида растений. Такой спектр может выступать в качестве эталона в сравнительных популяционных исследованиях.

В методическом плане ряд аспектов изучения онтогенетических спектров разработан еще далеко не полно. Главная проблема – отнесение конкретной особи к тому или иному онтогенетическому состоянию – не получила однозначного решения. Поливариантность онтогенеза при широкой амплитуде варьирования особей одного и того же онтогенетического состояния по виталитету часто порождает серьезные ошибки. Избежать их можно, только отказавшись от излишней и ненужной дробности деления

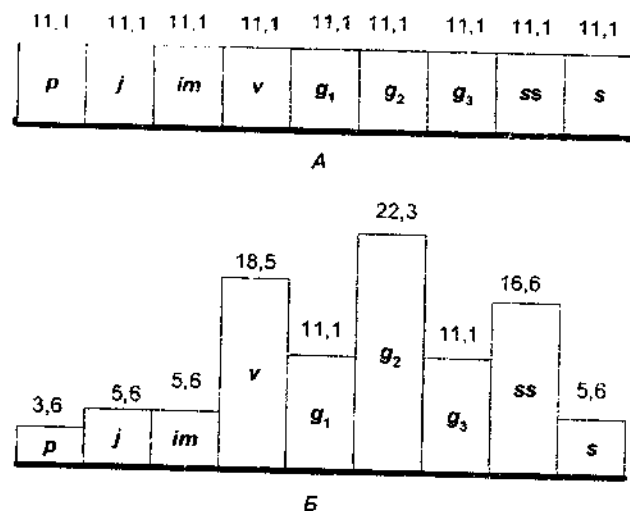


Рис. 6.9. Равновероятный и реальный модельные онтогенетические спектры для семи видов луговых кормовых злаков: А – доля особей в популяции в случае равной продолжительности жизни особи каждого из возрастных состояний %, Б – доля особей в популяции с учетом их реальной продолжительности нахождения в данном возрастном состоянии, % (по Л.Н. Бондаревой, 2001)

онтогенеза и приняв самостоятельные критерии для оценки онтогенетического и виталитетного состояния растений. Другая проблема, связанная с сезонными сменами состояния растений, тоже нуждается в методически однозначном решении с четким определением фенологических сроков для выявления онтогенетического спектра популяции. Так, у однолетних растений особи разного онтогенетического состояния существуют в разные периоды вегетационного сезона, а у многолетних растения сныти обыкновенной *Aegorodium podagraria* семена прорастают в середине – конце апреля, и к середине лета волна семенного возобновления полностью спадает, остаются только ювенильные особи. В это время в популяции исчезают всходы. Как же выявлять такие онтогенетические спектры? Тем не менее в большинстве публикаций по онтогенетическим спектрам популяций отсутствуют указания на сроки сбора материала.

Онтогенетические спектры популяций растений имеют самостоятельное значение, они почти не коррелируют с плотностью популяции и численностью растений в ней. Хотя в отдельных случаях такая корреляция может существовать. Она, например, выявлена у майника двулистного *Maianthemum bifolium* (Сулейманова, 2006).

Индикаторами для оценки статуса фитопопуляций оказываются и их фенологические спектры, но в последние годы этому простому и эффективному методу анализа популяционной жизни растений уделяется, к сожалению, мало внимания, хотя он представляет собой особую форму биоразнообразия – *ритмическое внутривидовое биоразнообразие*. Е.В. Акшенцев (2008), изучив феноритмические спектры в популяциях *Trollius europaeus*, обнаружил высокую фенологическую гетерогенность популяций этого растения, которую он определил как один из механизмов популяционной устойчивости.

В целом, исследование закономерностей сменяемости поколений в данной популяции на протяжении достаточно длительного времени гораздо информативнее для оценки статуса и перспектив развития данной популяции, чем разовая и, в сущности, чисто случайная регистрация онтогенетического состава популяции. К тому же сменяемость поколений и формирующаяся онтогенетическая структура популяции могут реализовываться при разном жизненном состоянии особей растений, которые составляют популяцию. Это привело к необходимости независимого определения жизненного состояния особей и жизненного состояния популяций.

6.6. Виталитетная структура

Для определения состояния растений широко используются термины *жизнеспособность*, *жизненность*, *жизненное состояние*, *жизнестойкость* и т.п. По смыслу это очень емкие понятия, но зачастую они фактически не имеют реального биолого-экологического содержания. Под *жизнеспособностью* растения понимают и уровень продукционного процесса, и темпы роста, и активность ферментных систем, и соотношение фотосинтеза с дыхательным процессом, и способность к размножению, и многое-многое другое. Очевидно, что в рамках популяционно-экологического

исследования оценить весь этот комплекс объективно и количественно невозможно, и он оценивается, в лучшем случае, по визуальным, упрощенным и субъективным качественным шкалам, дающим лишь отдаленно-приблизительную оценку состояния растений. Это обуславливает необходимость развития концепции виталитета (Злобин, 1980).

Виталитетом растений называется их жизненное состояние, оцениваемое на основании учета особенностей формы и роста особей растений. В этом смысле виталитет является морфоструктурным выражением жизненного состояния растений.

Существенный вклад в развитие концепции виталитета особей и виталитетной структуры популяций внесли многолетние исследования Г.Г. Жиляева (2001). Им, в частности, уточнен смысл понятия *жизнеспособность* как наличия у особей растений изначальных и необратимых свойств, соответствующих исходному генетически обусловленному уровню жизненного потенциала растения, а также понятия *жизненное состояние* как реализации жизнеспособности растения в определенной среде обитания, которое может быть обратимым – повышаться и понижаться. Такая трактовка позволяет углубить понимание виталитета популяций как дифференциации особей в ней или по жизнеспособности, или по жизненному состоянию, которое оценивается по показателям роста и формообразования. Применительно к популяциям Г.Г. Жиляев (2001: 279) приходит к заключению, что жизнеспособность популяций «императивно детерминирована виталитетными соотношениями особей».

В настоящее время в популяционной экологии сохраняется два подхода к оценке жизненного состояния растений. При маршрутных исследованиях, как правило, используются визуальные оценки по сравнительным шкалам жизненного состояния растений, при стационарных и маршрутно-стационарных исследованиях всё чаще применяются методы концепции виталитета.

6.6.1. Визуально-сравнительные шкалы

Попытки так или иначе оценить жизненное состояние растений предпринимаются уже в течение более чем столетия. Длительное время в геоботанических исследованиях оно оценивалось только для всей совокупности растений таксономического вида в том или

ином фитоценозе на основании визуальной оценки общего состояния растений и с присвоением этому состоянию некоего балла жизненности. По шкале Браун – Бланке степень жизненности таксономического вида оценивают следующим образом: 1 – очень угнетенное состояние, не плодоносит; 2 – угнетенное; 3 – нормальное; 4 – процветающее.

В лесоводстве используется пятибалльная шкала Крафта. Следует иметь в виду, что в этих случаях фактически оценивается не жизненное состояние вида растения, а состояние популяции, в форме которой данный вид представлен в рассматриваемом фитоценозе.

Для визуальной оценки жизненного состояния особей растений в популяциях на основании сопоставительных визуальных оценок используются и другие сравнительные шкалы с балльной оценкой растений по одному какому-нибудь, наиболее разумному с точки зрения исследователя признаку. Один из последних вариантов – это восьмибалльная шкала И.М. Ермаковой (1987). Как и другие варианты шкал, она является относительной и субъективной. При использовании этой шкалы применительно к тому или иному виду растения рекомендуется сначала особи разложить в ряд от крупных до мелких, а потом скорректировать шкалу с учетом количества генеративных побегов у растений. Помимо неопределенности понятий крупные особи, мелкие особи при работе по этой шкале рано или поздно появляются еще более крупные и еще более мелкие растения, создающие эффект зашкаливания и требующие почти постоянной корректировки шкалы. Поэтому визуальные шкалы оценки состояния особей дают возможность оценить виталитет популяции лишь в грубом приближении, а для этого достаточно деления особей на три категории жизненного состояния.

Существуют подходы, ориентированные на определение жизненного состояния популяций растений как целостных биосистем. И.Е. Гатцук и И.М. Ермакова (1987) в основу предлагаемого ими метода положили не соотношение в популяции особей разного жизненного состояния, а пять общепопуляционных характеристик: 1 – возрастной состав популяции, 2 – темп развития популяции, 3 – плотность популяции, 4 – продуктивность популяции и 5 – «мощность» взрослых особей. Эта система не нашла широкого применения из-за целого ряда принципиальных недостатков. Во-первых, нельзя утверждать, какой именно онтогенетический

состав популяции соответствует высшим, а какой — низким оценками жизнеспособности популяции. Как было показано выше, онтогенетические спектры популяций достаточно стабильны в разных условиях, а виды растений могут устойчиво существовать и в форме инвазионных, и в форме нормальных популяций. Во-вторых, определение темпа развития популяции требует многолетних наблюдений. В-третьих, параметр «продуктивность популяции» явно избыточен, так как является производным от плотности особей в популяции и их фитомассы. В-четвертых, мощность развития особей является признаком процветания только для *K*-стратегов и вообще имеет очень неопределенный характер.

Косвенный метод оценки жизнеспособности популяции предлагал А.А. Уранов, присвоивший каждому из возрастных состояний растений индекс его жизнеспособности.

Только с развитием количественных методов популяционной экологии растений и формированием концепции виталитета началась разработка объективных методов оценки состояния отдельных особей в популяции.

6.6.2. Виталитет особей

Анализ виталитетной структуры популяции проводится в два этапа. На первом этапе устанавливается виталитет каждой из особей по репрезентативной выборке из популяции, на втором этапе на основании оценки доли особей разного виталитета вычисляется виталитетный спектр популяции.

Точность и объективность оценки состояния особей в виталитетном анализе обеспечивается использованием количественных морфометрических параметров с вычислением их основных статистик: среднего арифметического, дисперсии, стандартной ошибки среднего арифметического и коэффициента вариации.

Концепция виталитета растений учитывает ряд важных общеприродных положений. Прежде всего, любой биологический организм является многопризнаковым объектом. Одна особь растения отличается от другой неисчислимо большим набором качественных и количественных особенностей — признаков.

В отличие от онтогенетических изменений, которые имеют однонаправленный характер, морфоструктурные особенности особей растений и их жизненное состояние обратимы: качество осо-

бей с течением времени в любом их возрастном состоянии может как улучшаться, так и ухудшаться, варьируя вокруг некоторого среднего значения, как видно из схемы на рис. 6.10, где показаны возможные направления и амплитуды изменений виталитета особей растений на каждом из этапов их онтогенеза.

При детальном изучении жизненного состояния растений виталитет особей следует определять для каждого онтогенетического состояния отдельно. При общих популяционных исследованиях обычно ограничиваются оценкой виталитета особей, находящихся в генеративном состоянии, когда их эколого-ценотическая роль максимальна.

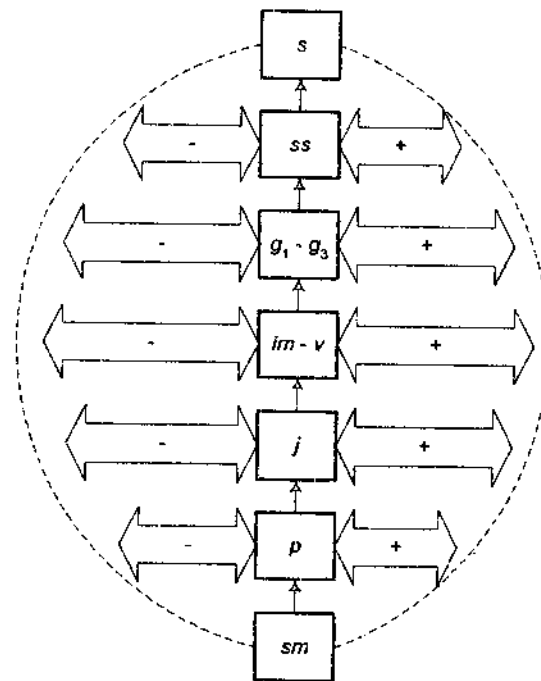


Рис. 6.10. Варьирование виталитета особей растений на разных этапах онтогенеза:

«—» — снижение виталитета; «+» — повышение виталитета.
Типичная амплитуда изменений уровня виталитета

При разработке шкалы виталитета необходимо учитывать, что значение разных признаков, свойственных растениям, для раскрытия их жизненного состояния неодинаково. Использование одного или нескольких случайных признаков обычно не ведет к биологически значимым оценкам. Необходим отбор признаков с учетом их биологической и информационной ценности. В этой связи Ю.А. Злобиным (1980, 1989) был предложен алгоритм объективного выделения признаков, которые являются индикаторами жизненного состояния растений.

Набор признаков, который в наибольшей степени раскрывает жизненное состояние особей растений, получил название *детерминирующего комплекса признаков*. Для его выявления на объективной основе следует учитывать:

- а) биологическую значимость каждого из признаков;
- б) уровень варьирования признака;
- в) скоррелированность признаков между собой;
- г) вклад признаков в общую морфоструктуру растений.

Соответственно, для установления детерминирующего комплекса признаков был разработан алгоритм, включающий четыре этапа.

На первом этапе работы с растением новой жизненной формы из популяции делается репрезентативная выборка фитопопуляционных счетных единиц. Обычно ее объем составляет 35–50 и более растений. Для выявления темпов ростовых и формообразовательных процессов необходимы, как минимум, две выборки с интервалом в 10 дней. На втором этапе проводится полная морфометрия растений выборки с учетом не менее 20–30 параметров. Перечень таких параметров был дан в табл. 2.1. На третьем этапе проводится вычисление матрицы коэффициентов корреляции для полного набора признаков и на ее основе находятся корреляционные плеяды. На четвертом этапе проводится факторный анализ матрицы признаков растений.

При окончательном выборе признаков для анализа виталитета (обычно их выбирают три) учитываются структура корреляционных плеяд (выбираются признаки из разных плеяд), уровень изменчивости признака (предпочтение отдается признакам с наибольшим варьированием) и результаты факторного анализа (используют признаки, имеющие наибольший вклад в первый и второй факторы). Рекомендуется использовать биологически и экологически важные и наиболее варьирующие признаки, наибольший вклад в факторные нагрузки по первому и второму факто-

рам. Принятию правильного решения способствуют сводные схемы, подобные приведенной на рис. 6.11.

Поскольку морфометрические признаки имеют разные амплитуды значений, А.Р. Ишбирдин и М.М. Ишмуратова (2004) предложили использовать их взвешенные значения. Для этого вычисляется индекс IVC :

$$IVC = \frac{\sum_{i=1}^N x_i / \bar{x}_i}{N},$$

где x_i – среднее значение признака в популяции;

$\bar{x}_i$ – среднее значение признака для всех сравниваемых популяций;

N – число признаков.

Наибольшие значения IVC отвечают наилучшему состоянию. В этой связи отношение может являться оценкой размерной пластичности:

$$IVC_{\max} / IVC_{\min}.$$

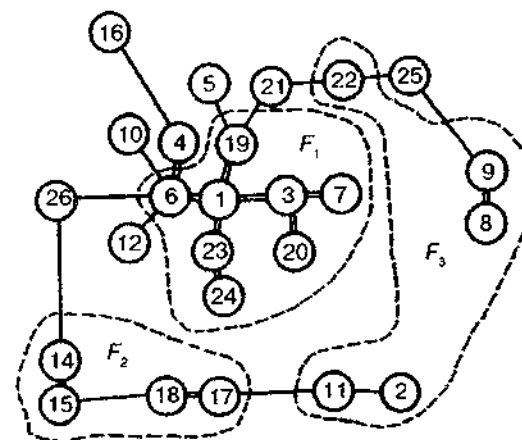


Рис. 6.11. Корреляционные плеяды и факторное решение для 26 морфометрических признаков чеснока черешковой:

— — — — — тесные корреляционные связи;
 ---- — признаки, имеющие наибольший вклад в первые три фактора

В настоящее время детерминирующие комплексы признаков уже установлены для большого числа видов растений разных жизненных форм. Обычно первый признак — это фитомасса особи, второй — размер листовой поверхности, третий — репродуктивное усилие или семенная продуктивность особи.

Для оценки виталитета отдельных особей растений (фитопопуляционных счетных единиц) можно использовать одномерное, двумерное и многомерное (трехмерное) ранжирование. При одномерном ранжировании особи подразделяют на основе одного признака, двухмерном — двух, трехмерном — трех. Возможно и многомерное ранжирование по совокупности многих признаков. Ранжирование сводится к делению особей на три класса виталитета: высший (а), промежуточный (b) и низший (с). Популяционное значение особей этих классов различно. Особи класса а обычно составляют основную группу растений популяции по фитомассе и обилию, класса b — группу размножения, а класса с — группу резерва, обеспечивающую контроль за размером экологической ниши, занимаемой популяцией. Особи классов а и b в наибольшей степени трансформируют среду обитания в пределах популяционного поля и препятствуют инвазии в него других видов растений. Особи класса с обычно бывают перегружены мутациями и обеспечивают соответствующие тренды микроэволюционного процесса. Так что в целом деление особей на классы виталитета по морфоструктурным признакам определяет не только их морфологические различия, но и популяционно-ценотические и экологические функции.

В качестве алгоритма одномерного ранжирования (рис. 6.12) можно использовать следующие приемы:

- а) весь набор значений, характеризующих величину того или иного морфопризнака — от наименьшего до наибольшего, разбивают на три равные части, находят граничные величины этих интервалов и, соответственно, подразделяют особи на три группы (процедура А);
- б) с учетом соответствия набора значений признака нормальному статистическому распределению сначала выделяют группу промежуточных особей, соответствующих центральной зоне этого распределения (процедура Б): вычисляются значения ts_x и все величины признака, лежащие в интервале $s + ts_x$ и $s - ts_x$, относят к промежуточному классу b. Это осуществляется на ос-

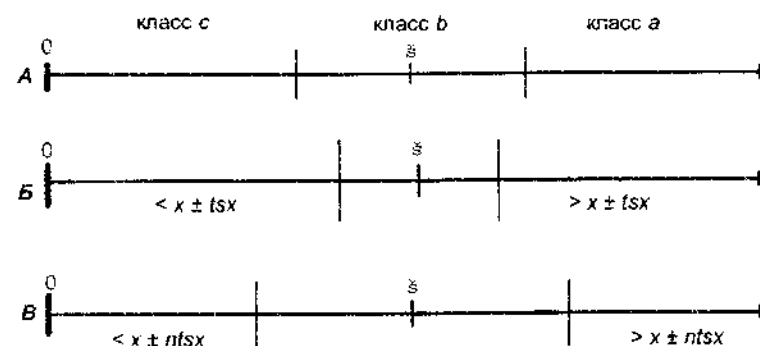


Рис. 6.12. Способы деления общего интервала варьирования значений признака виталитета на части

новании статистики $\bar{x} \pm t_{0.05} s_x$, где $\bar{x}$ — среднее арифметическое, t — значение критерия Стьюдента при доверительном уровне в 95% и s_x — ошибка среднего арифметического. В этом случае особи со значением избранного признака больше $\bar{x} + t_{0.05} s_x$ составят высший класс а, а особи со значением признака меньше $\bar{x} - t_{0.05} s_x$ — низший класс с. Этой процедурой автоматически выделяется класс b. Но при низкой величине дисперсии признака класс b оказывается очень узким, и в таких случаях приходится прибегать к приему в);

- в) ранжирование проводится в соответствии с процедурой Б: в случае малых значений дисперсии признака величину ts_x умножают на n , равное 2 или 3, а затем определяют ширину для промежуточного класса, как в способе Б, но применяется статистика $\bar{x} \pm nt_{0.05} s_x$ при n равном 2 или 3, что расширяет интервал промежуточного класса.

При двух- и трехмерном ранжировании (рис. 6.13) описанная процедура применяется для осей x и y или x , y и z соответственно.

Следует особо подчеркнуть, что в качестве средней арифметической и дисперсии используются их значения, найденные для всех популяций и всех репрезентативных выборок из них, с которыми работает исследователь. Это позволяет как бы нанизывать на общую ось средних арифметических каждое растение и определять его статус.

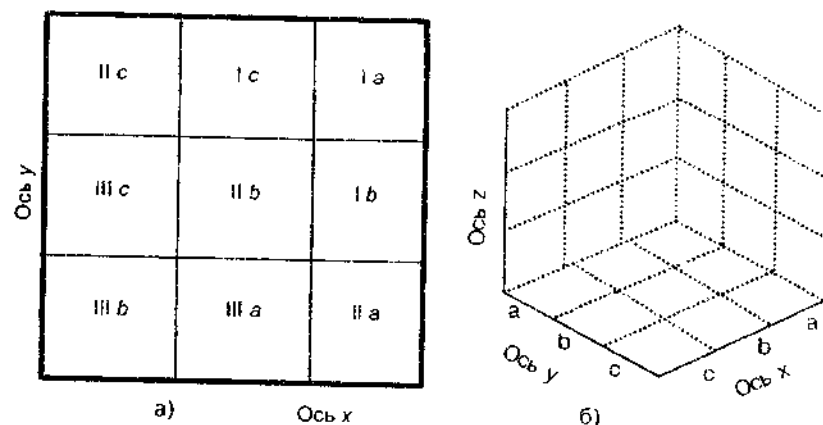


Рис. 6.13. Графическая основа для группировки особей растений по трем классам виталитета:

а – при двухмерном подходе; б – при трехмерном подходе

Одномерное ранжирование пока что наиболее часто используется в популяционных исследованиях. Применяется и двухмерное ранжирование, но наиболее информативным трехмерное ранжирование, оно позволяет одновременно учитывать признаки продукционного процесса, морфоструктуры особей и их участия в репродукции, то есть три важнейшие функциональные сферы растительных организмов.

Растения – многопризнаковые биологические системы, и редукция признаков, необходимая для любого сравнительного анализа, является очень сложной задачей. Помимо формализованного алгоритма, который был рассмотрен выше, всегда необходимо отдавать предпочтение таким признакам, которые наиболее важны для функционирования особей растений и обеспечивают устойчивое существование популяций.

Как правило, в популяционных и геоботанических исследованиях особи подразделяют на три класса жизненности, что вполне достаточно для практических целей. Принят такой подход и в виталитетном анализе.

6.6.3. Виталитетная структура популяций

Виталитетная структура популяций раскрывает соотношение в популяциях особей разного виталитета. В зависимости от преобладания в популяции особей разных категорий виталитета (а – высшего, b – промежуточного и с – низшего) определяется виталитетный тип популяции. Б.М. Миркин так оценил виталитетный анализ, сравнивая его с анализом онтогенетических спектров: «виталитетный подход... реализуется проще и часто дает не меньше информации, чем онтогенетический подход. При этом он более прагматичен, так как исследователь избавляется от необходимости субъективных домыслов о возрасте растений по их внешнему облику» (Миркин, Наумова, 1998: 95).

При проведении виталитетного анализа популяций долю особей того или иного виталитетного состояния принято выражать в долях единицы и представлять в виде гистограмм (Злобин, 1989). Всего теоретически существуют девять типов гистограмм, производных от равномерного статистического распределения (рис. 6.14). По соотношению в популяции особей разных классов виталитета популяции делятся на три базовые категории: *процветающие, равновесные и депрессивные* (табл. 6.5 и рис. 6.15). На основании равномерного статистического распределения, при котором в качестве нулевой гипотезы принимается равная вероятность частоты каждой из трех градаций виталитета особей, оказалось возможным предложить обобщенный индекс качества (виталитета) популяции (Q) в виде $Q = 1/2(a + b)$, где a, b и с – доля особей высшего, промежуточного и низшего классов виталитета соответственно. Для процветающих популяций характерно соотношение $-1/2 \cdot (a + b) > c$, для равновесных $-1/2 \cdot (a + b) \approx c$, а для депрессивных $-1/2 \cdot (a + b) < c$. На рис. 6.14 этим трем категориям виталитета популяций растений соответствуют гистограммы:

Таблица 6.5. Классификация фитопопуляций по виталитетным спектрам

Виталитетное состояние особей	Тип фитоценопопуляции		
	процветающие	равновесные	депрессивные
Процветающие	+++	+	
Промежуточные	+	+++	+
Угнетенные		+	+++

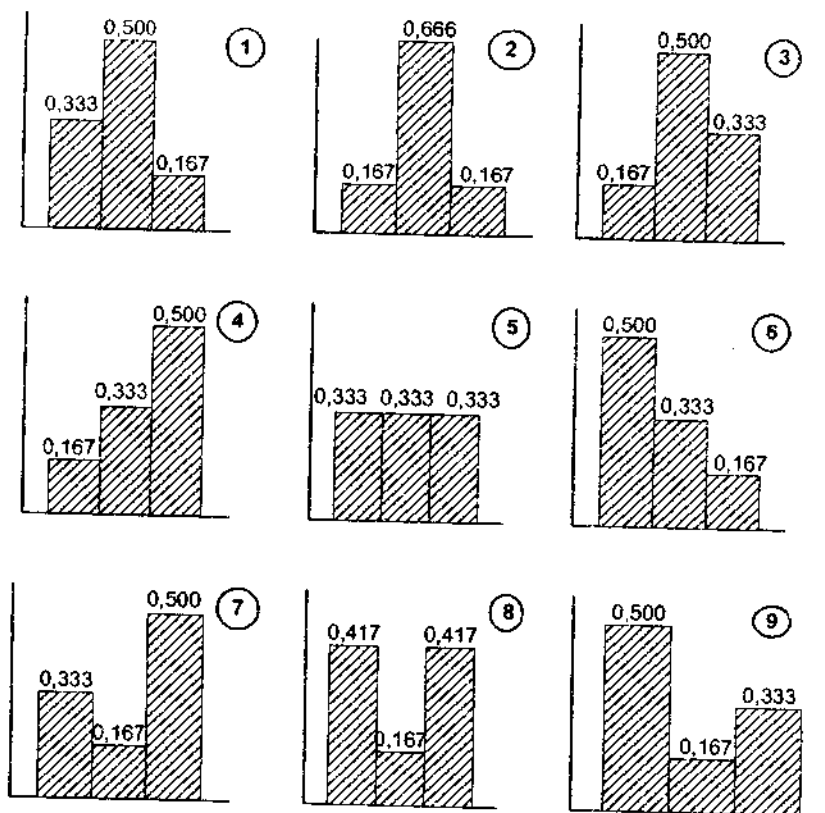


Рис. 6.14. Типы гистограмм 1–9 и соответствующие им кривые распределения частот, которые соответствуют основным категориям виталитетной структуры популяций. На оси абсцисс – градации жизненного состояния особей, на оси ординат – частоты и относительные плотности. Над каждым столбцом гистограммы приведены значения теоретических частот

процветающим – номера 2, 3 и 4, равновесным – 1, 5 и 7 и депрессивным – 6, 8 и 9.

Статистическая достоверность отнесения популяции к той или иной их категории находится в соответствии с критерием χ^2 . Для реализации всей совокупности этих расчетов имеется некоммерчес-

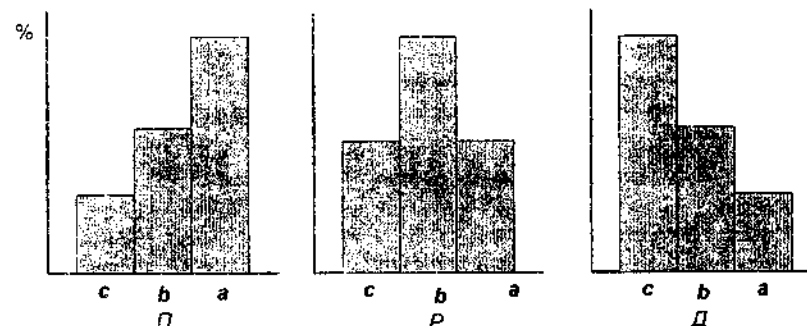


Рис. 6.15. Модельные спектры виталитетного состава популяций растений:

П – процветающие; *Р* – равновесные; *Д* – депрессивные популяции (*a* – особи наивысшего класса виталитета; *b* – особи промежуточного класса виталитета; *c* – особи низшего класса виталитета)

кая компьютерная программа *VITAL*. Сопоставление спектров между собой удобно проводить по упомянутому выше методу Л.А. Животовского (1979). Виталитетный анализ целесообразнее всего проводить для группы генеративных растений, когда уровень жизнеспособности растений проявляется наиболее полно и контрастно.

Важная особенность виталитетного анализа состоит в том, что каждая популяция в итоге занимает некоторое «свое» место в ряду рассматриваемых популяций. Чем шире изучаемый эколого-фитоценотический градиент и чем больше охвачено популяций на нем, тем устойчивее будет оценка виталитета. Если число первоначально сопоставляемых популяций невелико, то добавление к нему очередной популяции будет вызывать смещение уже полученных оценок.

Виталитетный анализ с успехом используется в популяционных исследованиях разными авторами при работе с растениями разных жизненных форм. К настоящему времени виталитетная структура популяций изучена у более чем 100 видов растений: *Dimeria neglecta* (Семкин и др., 1995), *Dactylorhiza romana* (Кучер, 2000), *Vaccinium myrtillus* и *Vaccinium vitis-idaea* (Мазная, 2001, Коваленко, 2004), 13 видов луговых злаков и бобовых (Бондарева, 2005, Кирильчук, 2007), *Diphasiastrum complanatum* (Панченко, Черноус, 2005), *Cephalanthera rubra* (Ишбирдин и др., 2005) и мн. др. (табл. 6.6).

Таблица 6.6. Основные публикации с результатами виталитетного анализа популяций растений

№ п/п	Объекты	Авторы	Дата публикации
1	Подрост широколиственных древесных пород и неморальные травы	Сухой И.Б.	1986
2	Виды неморальных лесных трав на градиенте рекреации	Баштовой Н.Г.	1992
3	<i>Calamagrostis langsdorffii</i>	Ким Г.Ю.	1994
4	<i>Origanum vulgare</i>	Троценко В.И.	1994
5	<i>Dimeria neglecta</i>	Семкин Б.И. и др.	1995
6	<i>Plantago major</i>	Козырева С.В.	1998
7	Дерновинные злаки	Трубицына А.Н.	1998
8	Подрост широколиственных древесных пород	Скляр В.Г.	1999
9	<i>Amaranthus retroflexus</i>	Бариева Э.Р.	1999
10	<i>Dactylorhiza romana</i>	Кучер Е.	2000
11	<i>Huperzia selago</i> , <i>Orthilia secunda</i> , <i>Pyrola minor</i> , <i>Chimaphilla umbellata</i>	Панченко С.М.	2000
12	<i>Vaccinium myrtillus</i> , <i>V. vitis-idaea</i>	Мазная Е.А.	2001
13	Восемь видов лесных трав	Коваленко И.Н.	2003
14	Восемь видов трав на урбанизированной территории	Мельник Т.И.	2005
15	Семь видов луговых злаков	Бондарева Л.Н.	2005
16	Травянистые многолетники Карпат	Жилев Г.Г.	2005–2006
17	<i>Diphysastrum complanatum</i>	Панченко С.М. др.	2005
18	<i>Cephalanther rubra</i>	Ишбирдин А.Р.	2005
19	<i>Rubus idaeus</i>	Быструшкина А.Г.	2006
20	<i>Cichorium intybus</i>	Олейникова Е.М.	2006
21	<i>Valeriana tuberosa</i> , <i>V. dubia</i>	Барышникова Н.И.	2006
22	Шесть видов луговых бобовых трав	Кирильчук Е.С.	2007
23	Семь видов прикрепленных птолофитов	Скляр Ю.Л.	2007
24	<i>Corydalis bulbosa</i>	Фарадеева М.Б.	2008

По сравнению с анализом онтогенетического состава популяций анализ их виталитетной структуры имеет свои особенности и преимущества. Во-первых, виталитетный анализ выявляет пер-

вичные изменения в состоянии особей и популяций, которые способствуют изменениям их онтогенетического состояния и тем более генотипа. Во-вторых, он наиболее чувствителен при выявлении особенностей эколого-ценотической обстановки, так как жизненное состояние при ее изменениях смещается в первую очередь. В-третьих, дает оценку особей и популяций в момент исследования, тогда как онтогенетические спектры отражают уже прошедшие воздействия на популяцию. И, в-четвертых, пригоден для анализа как одновозрастных, так и разновозрастных популяций.

Информационную ценность виталитетного анализа может иллюстрировать пример с анализом виталитетной структуры популяции клевера лугового *Trifolium pratense* при нарастании пастбищной нагрузки (рис. 6.16). Видно, что это ведет к снижению качества популяции клевера с падением индекса Q с 0,37 до 0,0 и снижением доли особей класса А с 60% на контрольном участке до их полного выпадения на участке луга с перевыпасом. Индикаторная роль виталитетной структуры популяций была показана при оценке уровня антропогенной трансформации природных экосистем Н.Г. Баштовым и Т.И. Мельник (1998) на техногенно-рекреационном градиенте для трех видов неморальных трав (*Aegopodium podagraria*, *Mercurialis perennis*, *Polygonatum multiflorum*). Выявлен переход популяций ряда видов лесных

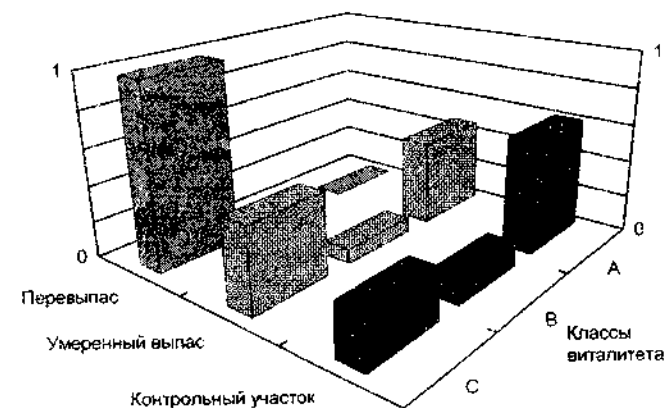


Рис. 6.16. Виталитетная структура популяций клевера лугового на трех участках пойменного луга с разным режимом использования (по Е.С. Кирильчук, 2007)

кустарничков в депрессивную категорию в условиях промышленного загрязнения (Мазная, Лянгузова, 2008).

С виталитетной структурой популяций связано много других биологических феноменов. Г.Г. Жилиев (2004) на примере ряда видов травянистых растений продемонстрировал глубокие различия феноритмов в зависимости от жизненного состояния растений, которое оценивалось по трехбалльной шкале (рис. 6.17). При одинаковой продолжительности вегетации у белоуса торчащего *Nardus stricta* от Ж1 к Ж3 плодоношение растений смещалось почти на месяц. Вообще, особи низкого жизненного состояния цветут позже у всех видов растений. Г.Г. Жилиев (2008) подчеркивает, что низкий виталитет не всегда является негативным показателем состояния растений и популяций. Так, у солдanelлы венгерской *Soldanella hungarica* и подбельника альпийского *Homogyne alpina* в экотонных местообитаниях Карпат особи низкого виталитета переходят в состояние временного нецветения и поддерживают высокую плотность популяции, предотвращая вне-

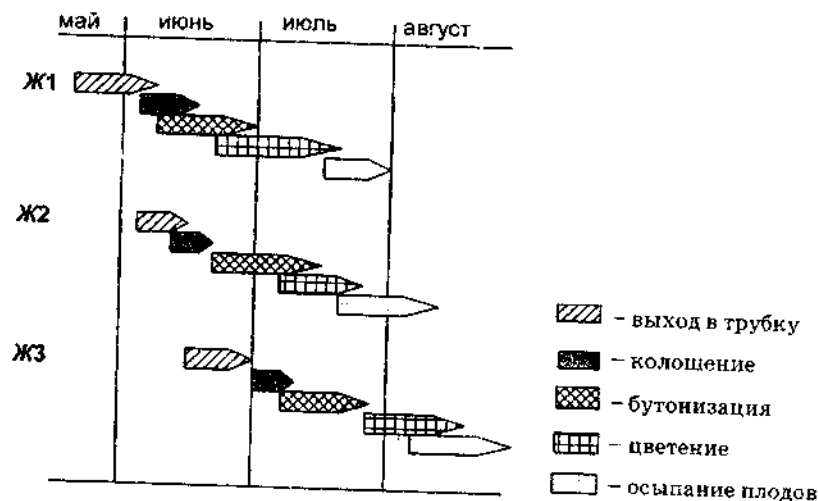


Рис. 6.17. Сезонное развитие белоуса торчащего в зависимости от жизненного состояния особей (по Г.Г. Жилиеву, 2004)

дрение в популяционные поля других видов растений. Можно предположить, что во многих других случаях растения низкого виталитета играют важную роль в качестве резерва для восстановления популяции после воздействия различных стрессовых факторов.

Виталитетный анализ является полезным при рассмотрении механизма сукцессионных изменений фитоценозов. Это демонстрируют исследования Л.Н. Бондаревой (2005) семи видов злаков и Е.С. Кирильчук (2007) по отношению к шести видов бобовых луговых трав на пастбищном и сенокосном градиентах. Н.И. Ставрова и др. (2008) установили закономерности изменения виталитетной структуры популяций ели сибирской *Picea obovata* и березы пушистой *Betula pubescens* в ряду сообществ послепожарной сукцессии.

Достаточно сложным и специфическим может оказываться соотношение виталитетной структуры популяций и популяционной плотностью. У дрока красильного (*Genista tinctoria*) и ракитника русского (*Chamaecytisus ruthenicus*) виталитет популяций возрастал по мере увеличения плотности, поскольку в этом случае обеспечивалось лучшее развитие симбиотических организмов на корнях этих бобовых растений (Гаврилова, Жукова, 2008).

Информационную ценность имеет виталитетный анализ при изучении агрофитоценозов как для культивируемых, так и для сорных растений, поскольку процветающие популяции обладают наибольшей фитомассой и выраженным эдификаторным действием.

Критерии отнесения популяций к тому или иному виталитетному типу требуют дальнейшего уточнения, так как работ по выявлению соответствия устойчивого существования популяций в сообществах в течение многих лет с виталитетным спектром пока еще очень мало. Установлено только, что высокое виталитетное разнообразие особей в популяции не следует трактовать как признак ее устойчивости и процветания. Таким признаком является доля процветающих особей в популяции. Как правило, виталитет популяций доминирующих видов всегда выше, чем виталитет асексаторов.

При использовании виталитетного анализа в любой его модификации следует иметь в виду, что по своему содержанию оценки виталитета являются сравнительными и сохраняют свое значение только в пределах той группы популяций, для которой они проводятся. Пополнение группы новыми популяциями уточняет

оценки виталитета, как было подчеркнуто выше. В идеале стабильные оценки виталитета могут быть получены при включении в ряд сравниваемых популяций популяции, находящейся в условиях полного эколого-фитоценотического оптимума, когда генетический потенциал ее особей по росту, формообразованию и репродукции раскрывается полностью, и популяции из наиболее жестких условий произрастания, находящейся на пределе полного вымирания.

Виталитетный спектр позволяет прогнозировать динамические смены в популяциях растений. Например, регистрация процветающих популяций инвазионного сорняка, такого, как амброзия, указывает на необходимость разработки мер по предотвращению дальнейшей инвазии этого вида, а установление депрессивных популяций для редких охраняемых видов растений требует пересмотра мер охраны этих растений со сменой на более эффективные.

В целом, развитие концепции виталитета растений привело к пониманию необходимости различать как самостоятельные явления жизнеспособность видов, популяций и жизненное состояние особей. Виталитетный анализ – мощный инструмент популяционного анализа, который позволяет оценить как жизненное состояние особей популяции, так и виталитет популяции.

6.6.4. Размерная структура

Частным случаем виталитетной структуры популяций является размерная структура. Размерная структура характеризует соотношение в популяции особей разного размера. Размерная иерархия в популяциях возникает в процессе роста и развития растений и, как правило, бывает хорошо выраженной. Особи растений могут варьировать по размеру в силу разных причин. Анализ размерной структуры популяций растений ориентирован прежде всего на эколого-ценотический статус популяций, поскольку размер особей в первую очередь характеризует объем пространства, который они занимают и контролируют в экосистеме.

Размер особи оценивается обычно только по одному структурному признаку, который выбирается субъективно. Лучшей оценкой размера особи, безусловно, является величина ее общей или надземной фитомассы. При такой оценке размер оказывается важ-

ным биологическим признаком. Как было показано в ряде работ (Samson, Werk, 1986, Marba, 2007 и др.), в мире растений в целом от размера особи зависит продолжительность онтогенеза, конкурентная устойчивость особи, опыляемость цветков, величина репродуктивного выхода и много других важных свойств.

Часто исследователи характеризуют «размер растения» его высотой, диаметром розетки прикорневых листьев и др.

Критическим местом анализа размерной структуры популяции остается выбор критерия оценки размера особей. В силу этого размерная структура популяции – понятие крайне неопределенное из-за субъективности выбора размерного признака и метода его учета.

По результатам учета принятого размерного признака особи ранжируют в восходящем порядке. В каждой популяции формируется континуум размера особей, который описывается либо нормальным статистическим распределением, либо распределением с выраженной правосторонней или левосторонней асимметрией, когда в популяции преобладают либо мелкие, либо крупные особи.

Обычно при анализе размерной структуры популяций особи делят на три или четыре размерных класса. Польские исследователи (Andrzejewska, Falinska, 1983) по соотношению размера особей в популяциях предлагали их деление на три группы:

- 1) популяции, имеющие контрастный состав и состоящие только из крупных и мелких особей;
- 2) популяции с асимметричным распределением особей при преобладании либо крупных, либо мелких особей;
- 3) популяции с соотношением особей, соответствующим нормальному статистическому распределению, когда в популяции лучше всего представлены особи промежуточного размера.

Но эта система при ее разумности не нашла широкого применения в популяционной экологии.

В ряде случаев, особенно при экспресс-анализе состояния популяций, изучение их размерной структуры оказывается полезным. Например (рис. 6.18), у подорожника большого *Plantago major* анализ размерной структуры популяций всего по одному признаку – диаметру розетки – позволил установить своеобразие популяций в разных частях города. Н.И. Ставрова и др. (2006), изучая размерную структуру деревьев ели сибирской *Picea obovata* и березы пушистой *Betula pubescens*, установили закономерности

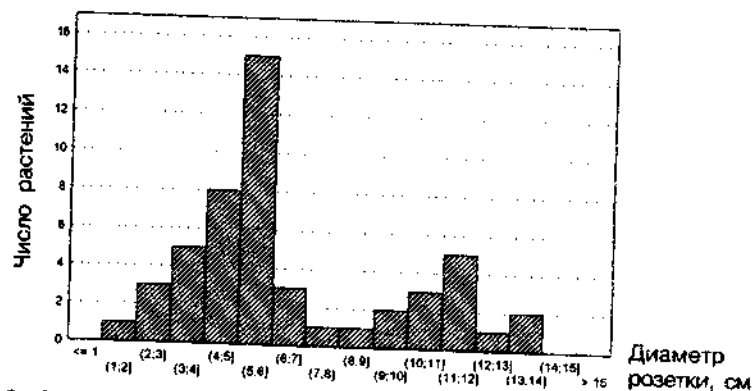
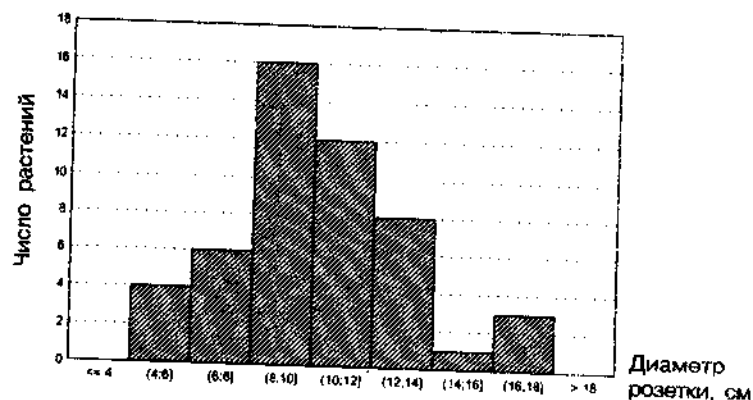
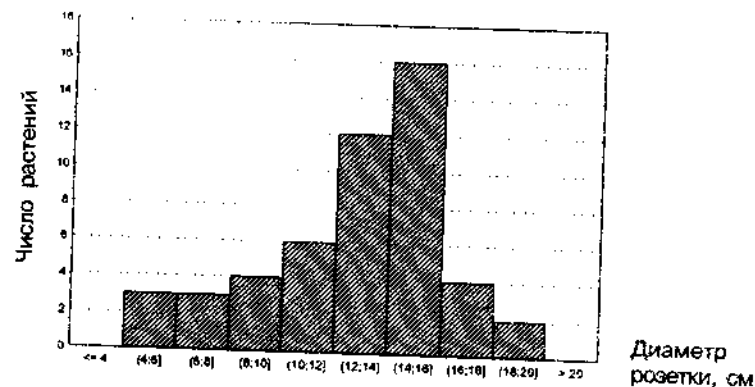


Рис. 6.18. Размерная структура популяций подорожника большого в разных городских местообитаниях

изменения размерной структуры их популяций по мере формирования древостоев: выровненность размера растений снижалась и возрастала асимметрия распределений.

По существу, анализ размерной структуры является прагматически редуцированным анализом виталитетной структуры популяций, которая более точно отражает дифференциацию особей по признаку жизненного состояния, чем размерная структура. В любом случае поликритериальный подход дает более объективную и ценную информацию о популяции, чем монокритериальный, как это показал Е.В. Акшенцев (2005) при изучении популяций купальницы европейской *Trollius europaeus*.

6.7. Основы методики изучения структуры популяций

При изучении структуры популяции первоначально закладываются и описываются стандартные геоботанические площадки. Их размер зависит от типа растительного сообщества и варьирует от 0,1–0,2 га для лесных сообществ до площадок в 25–10 м² для луговых сообществ. Сбор собственно популяционного материала проводят на площадках меньшего размера, которые закладывают в пределах основных площадок или рядом с ними. Размер таких площадок зависит от размеров растений и может составлять от 100 см² при изучении популяций мелких мхов до 25 м² при изучении крупных растений. Считается, что таких площадок должно закладываться 20–60 шт.

На популяционных пробных площадках учитывают целый ряд показателей, которые характеризуют популяцию: число особей, их размещение и др. Отбор особей для дальнейшего анализа проводят в случайном порядке в количестве 100–400 растений. У отобранных растений в зависимости от целей исследования определяют календарный возраст, онтогенетическое состояние и затем в лабораторных условиях проводят их полный морфометрический анализ. Набор необходимого оборудования небольшой. Это линейка, штангенциркуль, точные весы. При переводе весовых показателей в сухой вес растения необходим сушильный шкаф. Естественно, что виталитетный анализ выполняется для групп особей, которые находятся в одинаковом онтогенетическом состоянии.

Популяции споровых растений

К споровым растениям относятся представители отделов лишайники (*Lichenes*), моховидные (*Bryophyta*), плауновидные (*Lycopodiophyta*), хвощевидные (*Equisetophyta*) и папоротниковидные (*Polypodiophyta*). Лишайники по систематическому положению относятся к низшим растениям, остальные отделы – к высшим. Споровые растения отличаются особенностями организации вегетативного тела особей, чередования поколений и размножения, характеризуются своеобразностью строения и функционирования популяций.

7.1. Лишайники

Тело лишайников имеет форму таллома, в формировании которого принимают участие грибы и водоросли. С позиций популяционной экологии лишайники на основании особенностей жизненной формы можно подразделить на две условные группы: одна объединяет виды лишайников, у которых можно четко установить границы отдельных особей (талломов), и другая – у которой отдельные особи выделить практически невозможно.

У лишайников сочетаются два вида размножения:

- 1) вегетативное – посредством соредий – шаровидных телец, содержащих оба компонента таллома и обычно группирующихся в соралии;
- 2) генеративное – путем образования спор грибов в особых формированиях – апотециях.

Специалистами реализуется два подхода к выделению популяционной счетной единицы лишайников, к дискретному описанию их онтогенеза и анализу структуры популяций. В одном слу-

чае в качестве популяционной счетной единицы используется дискретный таллом, а в другом так называемый «функциональный индивидуум» – совокупность талломов без четкой границы между ними, но находящихся на единице субстрата, например, на изолированном камне или на стволе дерева. На этой основе у лишайников выделяют либо дискретные онтогенетические группы особей, либо так называемые функционально-возрастные группы (Михайлова, 2001).

В зависимости от целей исследования в онтогенезе лишайника выделяют разное количество этапов с использованием разных критериев. Отдельные авторы, анализируя популяции лишайников, подразделяют их онтогенез, учитывая только признаки генеративного размножения, а другие – выраженность еще и вегетативного размножения.

При изучении лишайника *Xanthoria parietina* Ю.Г. Суетина (1998) подразделила 13 этапового онтогенеза. Но в более поздних работах (Суетина, 2001, 2006) она выделяла в онтогенезе лишайников только 8 основных этапов: имматурные растения – *im*, виргинильные 1 – v_1 , виргинильные 2 – v_2 , генеративные с подразделением на g_1 , g_2 , g_3 , субсенильные (*ss*), сенильные (*s*). Эта шкала в сущности, копирует шкалы дискретного описания онтогенеза цветковых растений и мало учитывает особенности онтогенеза лишайников.

При учете вегетативного размножения лишайников и их спороношений онтогенез может быть подразделен на 7 следующих этапов:

- 1) стерильные талломы без репродуктивных структур – *st*;
- 2) гипосоредиозные с краевыми соралиями – *s1*;
- 3) мезосоредиозные с обильными краевыми и редкими ламинальными соралиями – *s2*;
- 4) гиперсоредиозные с обильными ламинальными соралиями – *s3*;
- 5) субсенильные с частично разрушенными репродуктивными структурами – *s/sen*;
- 6) сенильные с единичными отмирающими лопастями таллома и частичным распадом таллома на лопасти – *sen*;
- 7) фертильные с апотециями – *fert*.

Более подробная, 13-балльная шкала была предложена Л.А. Жуковой (1997). По этой шкале в онтогенезе лишайников выделяют следующие онтогенетические состояния:

1. Споры гриба или соралии.
2. Прототаллус – совокупность гифов гриба.
3. Протероталлус – формирование плоского комплекса гифов гриба и водорослей.
4. Ювенильное слоевище, которое имеет гомеомерное строение.
5. Имматурное 1 – слоевище представлено одной пластинкой с начинающим формироваться корковым слоем.
6. Имматурное 2 – слоевище овальное или круглое, начинает формироваться гетеромерное строение. Ризин 1–2 шт., количество лопастей слоевища 2–7 шт.
7. Виргинильное 1 – слоевище в виде пластинок неправильной формы, ризин до 4 шт., количество лопастей слоевища 10–20 шт.
8. Виргинильное 2 – количество ризин увеличено и их больше 4 шт.
9. Молодое генеративное. Количество лопастей слоевища 14–22 шт. Имеются сидячие апотеции.
10. Средневозрастное генеративное – у слоевища увеличено количество лопастей до 22–30 шт. Апотеций много и они на ножках.
11. Старое генеративное – центральная часть слоевища начинает отмирать. Количество лопастей 30–53 шт. Апотеции имеют выпуклый диск.
12. Субсенильное – слоевище распадается на отдельные фрагменты, утрачивающие типичную окраску.
13. Сенильное – слоевище полностью распалось на отдельные фрагменты.

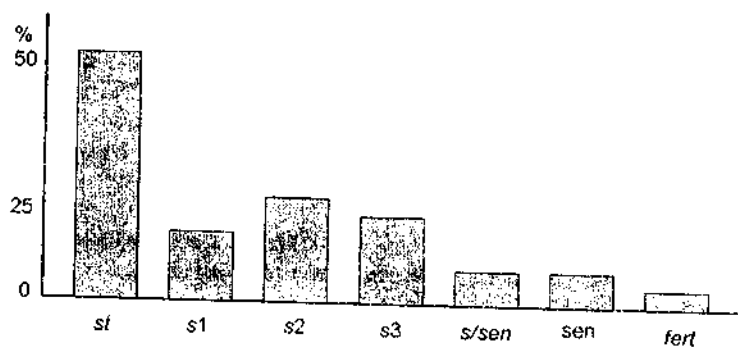


Рис. 7.1. Онтонетическая структура (в процентах), характерная для популяции лишайника. Обозначения онтогенетических состояний в тексте (по И.Н. Михайловой, 2001)

Характеризуют онтогенетический состав популяций лишайников по доле участия особей разного онтогенетического состояния. Обычно в популяции лишайников преобладают стерильные талломы, доля других талломов может варьировать в зависимости от эколого-ценотических условий и загрязненности природной среды. Типичный онтогенетический спектр лишайника представлен на рис. 7.1.

И.Н. Михайловой (2001) была предложена оригинальная классификация разных категорий популяций лишайников в зависимости от состава талломов:

1. Колонизирующие популяции (*col*) – состоят только из стерильных талломов.
2. Растущие популяции (*ext*) – часть талломов лишайников в популяции осуществляет репродуктивную функцию.
3. Стабильные популяции (*st*) – репродуктивных талломов больше, чем стерильных.
4. Ложно-растущие популяции (*ps-ext*) – в популяции имеются отмирающие субсенильные талломы, лопасти талломов находятся в разных репродуктивных состояниях.
5. Регрессивные популяции (*retr*) – репродуктивные талломы отсутствуют.

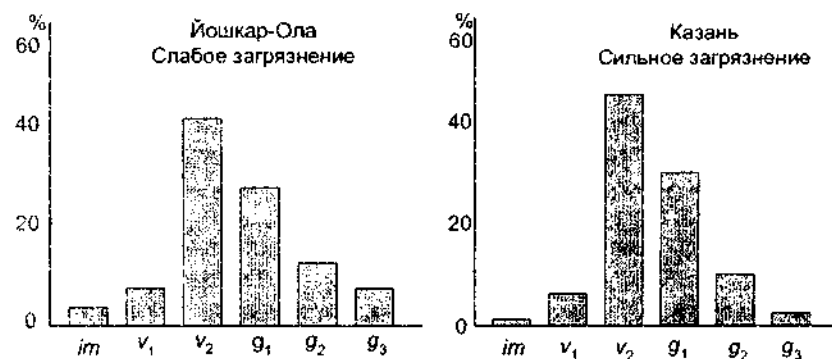


Рис. 7.2. Онтонетические спектры лишайника *Xanthoria parietina* на деревьях в двух городах, отличающихся уровнем атмосферного загрязнения (по Ю.Г. Суетиной и др., 2001) (пояснение онтогенетических состояний – см. в тексте)

Анализ структуры популяций лишайников производили лишь немногие исследователи и главным образом в связи с проблемами лишайной индикации уровней загрязненности среды обитания. На рис. 7.2 приведены спектры онтогенетического состава популяций лишайника *Xanthoria parietina*, типичные для двух городов с резко выраженной разницей в атмосферном загрязнении. Хотя авторы этого исследования на основании статистических критериев установили, что онтогенетические спектры популяций в г. Йошкар-Ола и в г. Казань достоверно отличаются друг от друга, фактически глубоких различий в онтогенетическом составе популяций в этом случае нет. Видовой состав и обилие лишайников оказываются лучшими индикаторами загрязнения природной среды, чем их онтогенетический состав.

Генетический, гендерный, возрастной и виталитетный анализ структуры лишайников пока еще мало используется при изучении их популяций.

7.2. Высшие споровые растения

У мхов господствующим поколением является гаметофит, спорофит к самостоятельному питанию не способен. У высших споровых растений гаметофит и спорофит – это независимые организмы, что делает изучение их популяций более сложным по сравнению с популяциями семенных растений. Структура популяций этих растений, как и лишайников, остается еще малоизученной.

При изучении популяций мхов особый интерес может представлять анализ гендерной структуры их популяций, поскольку целый ряд видов мхов являются двудомными. Например, кукушкин лён *Polytrichum commune*.

И. Науялис (Naujalis, 1995) установил, что заростки хвощей и папоротников имеют стратегию эксплерентов и в определении их численности главенствует сопротивление среды, преодолеть которое заросткам с крайне низким биотическим потенциалом удается далеко не всегда. Их стратегия – ожидание, а поскольку длительность жизни спор, способных прорасти, ограничена (банки жизнеспособных спор возможны только в том случае, если они постоянно пополняются), то и плотность популяций гаметофитов невелика. Она не идет в сравнение с астрономическим количеством спор, которое продуцируют спорофиты.

У плаунов заростки остаются эксплерентами только на первых стадиях развития, а затем они проявляют стратегию пациентов. Однако плата за пациентную стадию очень велика: если для развития заростков хвощей достаточно несколько месяцев, папоротников – двух-четырех лет, то время жизни заростка плауна может достигать двух десятилетий.

Популяции заростков всех споровых растений имеют достаточно сложную структуру, особенно у папоротников. Среди них различают ювенильные, мужские, женские, обоеполые, старые стерильные заростки и т.п. Спорофиты образуются в основном на обоеполых заростках. Популяционный поток при такой структуре популяций гаметофитов поддерживается только за счет большого количества спор и их интенсивного прорастания.

У заростков плаунов И. Науялис различал четыре возрастных состояния: одно до оплодотворения яйцеклетки и три после оплодотворения (с подземным побегом, надземным побегом, молодой спорофит).

Гаметофиты хвощей наиболее сложны для изучения в природе и, как правило, исследуются в лаборатории. Их развитие, как отмечалось, наиболее стремительно и заростки, не успевшие за 4–6 месяцев дать потомство, гибнут от морозов.

У всех высших растений в природной обстановке гаметофиты имеют тенденцию к образованию агрегаций заростков. Очевидно, это отражает характер дисперсии спор и особенности регенерационных ниш этих растений.

Н.И. Шорина (1987) на примере двух видов папоротников предложила выделять у их заростков следующие основные онтогенетические состояния:

- 1) латентное, представленное покоящимися спорами;
- 2) проростки – появление ризоидов;
- 3) ювенильное – хлоронема в виде зеленой нити;
- 4) виргинильное, когда заросток имеет форму плоской ленты;
- 5) дефинитивное – гаметофит в форме сердцевидной пластинки.

Для спорофитов высших споровых растений обычно выделяют восемь онтогенетических состояний особей: ювенильные (*j*), имматурные (*im*), виргинильные (*v*), молодые спороносящие (*sp₁*), зрелые спороносящие (*sp₂*), старые спороносящие (*sp₃*), субсенильные (*ss*) и сенильные (*s*).

Спорофиты высших споровых растений иногда обладают вегетативным размножением и тогда образуют клоны разной

структуры. Клоны папоротников представлены пятнами (агрегациями), плаунов — «ведьмиными кольцами» (особенно в лишайниковых борах, где в их образовании принимают участие грибы, симбиотически связанные с плаунами), хвощей — парциальными кустами, формирующимися на корневищах. У клонов разных видов различается 5–7 онтогенетических фаз развития — от появления молодого растения и вплоть до деградации клона.

Работы по изучению структуры популяций споровых растений пока единичны. И.И. Гуреева (1987), изучившая состав популяций шести видов папоротников, обнаружила, что для их популяций характерно преобладание зрелых спороносящих растений.

Многие виды высших споровых растений являются достаточно редкими, нуждаются в охране, их экологические амплитуды, за небольшим исключением (таких, как хвощ полевой *Equisetum arvense*), очень узкие. Антропогенное влияние и разрушение природных экосистем могут угрожать существованию популяций высших споровых растений, поэтому комплексный популяционный анализ этих растений представляет актуальную научную проблему.

Агропопуляции

Сельскохозяйственная деятельность человека является одним из широкомасштабных производственных процессов. При общей площади суши на планете в 13,4 млрд га на долю пашни приходится 1361,7 млн га. В Европе распаханно 60% земель, а в Азии — 39,4%, то есть практически вся территория, пригодная для растениеводства. Из 6,4 млрд человек общего населения Земли непосредственно в сельскохозяйственном производстве занято около 1,3 млрд человек. Поэтому анализ популяционных особенностей культурных и сорных растений в разного вида посевах и посадках важен и теоретически, и практически.

Популяции растений в агрофитоценозах имеют разное происхождение. В процессе сельскохозяйственной деятельности человек сам конструирует постоянные или временные популяции культурных растений: полевых, огородных, плодово-ягодных. В поймах рек и на суходолах из популяций луговых трав создают искусственные сенокосы и пастбища. Для получения древесины или для стабилизации ландшафтов формируют искусственные леса и лесополосы. В населенных пунктах выращивают газонные травы и декоративные растения. Во все такие искусственные сообщества независимо от воли человека неизбежно внедряются дикорастущие растения, которые в этом случае расцениваются как сорняки. Их популяции формируются автономно. На контроль сорной растительности в мировом земледелии приходится около 30% стоимости конечной сельскохозяйственной продукции, а за счет засорения посевов теряется до 10% потенциальной продукции (Кулаков, 1970, Shaw, 1982).

8.1. Структура агрофитоценозов

Все искусственно создаваемые популяции культурных растений и сопутствующие им популяции сорняков в широком смысле называют *агропопуляциями*, а складывающиеся из них фитоценозы – *агрофитоценозами*.

В первой половине XX века некоторые ученые рассматривали популяцию культурных растений и популяции сорняков как два достаточно самостоятельных блока агрофитоценозов. В настоящее время накоплено много материалов, которые показывают, что состав сеgetальной флоры и состояние популяций сорных растений зависят от популяции культурного растения, занимающего данное поле и от реализуемой на поле последовательности выращивания культур – севооборота, а культурные растения, в свою очередь, испытывают на себе влияние сорняков (Radosevich, Holt, 1984). Таким образом, агрофитоценозы являются достаточно целостными системами, отдельные популяционные блоки которых тесно связаны между собой.

В общей геоботанике, растениеводстве и земледелии используют понятие «популяция» в общепринятом смысле, выделяя в агрофитоценозах *популяцию культурного растения* и *популяцию сорняков* (сеgetальных растений). Любые агрофитоценозы, представленные посевами, посадками культурных растений или сеянными лугами включают в себя эти два типа агропопуляций. Только в селекции принято свое понимание популяций, отличающееся от популяционной экологии. В этой научной отрасли популяцией называют сорт определенного сельскохозяйственного растения, искусственно созданный человеком и устойчиво сохраняющий наследственные особенности.

Агропопуляции отличаются от природных популяций не только происхождением. Из агропопуляций культурных растений ежегодно или в соответствующий срок отчуждается часть образованной фитомассы в виде урожая. При этом глубокое воздействие испытывают на себе и популяции сорняков. Это коренным образом изменяет характер круговорота веществ и потоков энергии в агрофитоценозах. В частности, в агрофитоценозах меньшее количество опада: для естественного формирования гумуса остаются только пожнивные и корневые остатки. Практически в любых условиях для поддержания уровня плодородия почв приходится восполнять потери минеральных веществ и органики искусственно путем внесения органических и минеральных удобрений.

8.2. Популяции культурных растений

Популяции культурных растений – основные поставщики продовольствия для человека, кормов для сельскохозяйственных животных, а также разнообразного технического сырья, используемого для получения тканей, технических смазочных материалов, лекарств, парфюмерных средств и т.п. Перечень видов культурных растений включает несколько сотен наименований, но фактически на 85% площадей выращивается не более 20 их видов, в число которых входят около 10 видов злаков, 5–6 видов бобовых и еще несколько видов корнеклубнеплодов.

Популяция культурного растения в агрофитоценозе – это всегда продукт ее сознательного конструирования человеком. Основные приемы этого конструирования включают в себя: выбор сорта, определение нормы высева семян и способа их расположения (узкорядный, широкорядный, сплошной и т.п.), определение срока сева. Все эти приемы одинаково важны, но с точки зрения популяционной экологии важнейшим из них является норма высева семян, которая определяет плотность популяции культурного растения, которая практически не обладает способностью к саморегуляции.

Оптимальную плотность популяции в агрономии подбирают в основном экспериментально, и она разная для разных видов и разных сортов культурных растений. Однозначного решения здесь нет как в силу того, что разные виды и сорта культурных растений существенно отличаются биологическими особенностями и требованиями к условиям произрастания, так и потому, что между развитием особей в посеве и состоянием популяции культурного растения нет однозначного соотношения. Реакция на плотность популяции особей и посева не совпадает. Это иллюстрирует рис. 8.1. Смысл приведенной на нем схемы простой: максимального развития отдельная особь достигает при одиночном произрастании, а выход продукции от посева соответствует некоторой промежуточной плотности популяции. Выращивание культурных растений в вегетационных домиках в отдельных сосудах показывает, что в этом случае продукция особи оказывается в десятки раз больше, чем в посеве, а полевая агрономия своим практическим опытом всегда подтверждает, что урожай снижается как в изреженных посевах (недосев), так и в излишне загущенных посевах (пересев) (Тарасов, Михайлова, 1984).



Рис. 8.1. Продукция отдельной особи (А) и продукция популяции (Б) при разной популяционной плотности

В полевых условиях обычные травяные агрофитоценозы имеют уровень продуктивности на уровне 10–22 г/м², при максимальной интенсификации этот показатель для отдельных культур типа сахарного тростника может достигать 25–35 г/м², что, по-видимому, является пределом в современной агрономии. Это важные показатели. При современной демографической ситуации населения мира быстро растет, нехватка продовольствия в начале XXI века уже стала острой социальной и политической проблемой. Ее решение осложняется тем, что мировые земельные ресурсы, пригодные для земледелия, практически исчерпаны, дальнейшее расширение этих площадей явно угрожает серьезными нарушениям экологического равновесия природной среды земного шара. Увеличить производство продовольствия и кормов можно только одним способом – повышением продукционного потенциала популяций культурных растений.

Продукционный потенциал современных сортов пока реализуется слабо, и урожайность основных культур остается низкой. По оценке Б.И. Гуляева (2003), продукционный потенциал культурных растений в условиях обычного земледелия реализован в среднем всего на 20–30%, и только в отдельных развитых странах этот показатель выше. У двух основных зерновых культур в мире, по данным ФАО ООН (FAO Stat, 2007), в среднем она составляет (ц/га):

Зерновая культура	2003 г.	2004 г.	2005 г.	2006 г.
Пшеница	26,9	29,2	28,4	28,1
Ячмень	24,7	26,8	25,1	24,9

Важная особенность популяций культурных растений – размер вклада органических веществ в те органы растения, которые используются в качестве урожая. Этот вклад оценивается по формуле:

$$PI = (k/W) \cdot 100,$$

где PI – продукционный индекс;

k – фитомасса, используемая в качестве урожая;

W – общая фитомасса растения.

Величина *продукционного индекса* находится под генетическим и экологическим контролем. Она зависит от вида культурного растения и сорта. Влияют и условия выращивания: уровень плодородия почвы, наличие в посеве сорных растений, продолжительность вегетационного периода, система удобрений и т.п. Например, избыток азотных удобрений у картофеля повышает размер фитомассы ботвы и снижает фитомассу клубней, то есть продукционный индекс.

Особенностью практически всех видов культурных растений является их низкая конкурентная устойчивость и высокая требовательность к ресурсам и условиям произрастания. Особенно это характерно для интенсивных сортов зерновых. В результате популяции культурных растений нестабильны и могут существовать только за счет поддерживающих мероприятий, осуществляемых человеком. Все культурные растения – это типичные r -стратеги с низкой конкурентной устойчивостью. Уязвимыми популяции культурных растений делает одновременность прохождения ими этапов онтогенеза и одноярусность полога. За этот счет в агрофитоценозе всегда остаются свободные экологические ниши, которые немедленно занимают сорные растения.

8.3. Сегетальные популяции

Разнообразие сорных растений очень велико: в мировом земледелии их насчитывается около 30 тысяч видов, но реально на пахотных землях того или иного ботанико-географического региона основными сорняками выступают всего около 100–150 видов, а в отдельных районах их только 25–30 видов. В последние десятилетия в связи с унификацией сельскохозяйственных технологий наблюдается сокращение видового разнообразия сорных растений

(Третьякова, 2006). Появляются на полях и новые виды сорняков (Froud-Williams et al., 1981, Sakai et al., 2001, Бурда, 2006). В целом, проблема засоренности посевов столь актуальна, что возникла даже особая научная дисциплина о сеgetальных растениях – гербология (Иващенко и др., 2000, Бурда, 2002).

При изучении сеgetальных растений основное внимание всегда уделялось их конкурентным отношениям с культурными растениями и степени вредоносности. Разные видовые ценопопуляции в агрофитоценозах конкурируют в основном за комплекс одних и тех же ресурсов: свет, воду, минеральные вещества. Как показали Малики и Бербечева (Maliki, Berbeciowa, 1966), в посевах сельскохозяйственных растений перехват сорняками минеральных веществ так велик, что не может не вызывать острой конкуренции между компонентами посева за биогенные микро- и макроэлементы. Эта форма конкуренции особенно существенна на почвах низкого и среднего плодородия. На плодородной почве, а также при использовании высоких доз удобрений основную роль начинает играть конкуренция культурных и сорных растений за территорию, а не за ресурсы. Решающее значение в результатах конкуренции играет скорость роста растений на ранних этапах жизни, что одним из первых установил Н.Ф. Леваковский (1870).

Многие виды сорных растений создают значительные почвенные банки жизнеспособных семян (Karmin, 1975, Тычинин, Дядкина, 1980, Dekker, 1999). В пахотном слое толщиной 30 см находится от 100 млн до 4 млрд и более семян сорняков на 1 га. При обработке почвы часть их перемещается в верхний горизонт, где они способны прорасти. Установлено, что семена сорняков сохраняют жизнеспособность в почве как в сухом, так и в набухшем состоянии (Thurston, 1960, Roberts, 1964). У ряда видов жизнеспособность семян в набухшем состоянии сохраняется даже дольше, чем если семена находятся в сухом состоянии.

Большую роль в устойчивости популяций сорных растений играет полиморфизм их семян, состоящий в том, что на одной и той же особи формируются семена, имеющие разные размеры, окраску и свойства. Например, марь белая *Chenopodium album* имеет семена четырех разных типов, отличающихся глубиной покоя и требованиями к температуре прорастания.

Своеобразие популяций сорных растений проявляется в высоком уровне пластичности, присущей практически всем видам сорных растений. Пластичность проявляется как в изменении

формы и размерных параметров особей в разных агрофитоценозах, так и в смене жизненной формы (Neuffer, 1986, Кордюм, 2001).

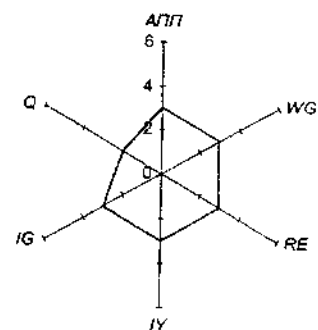
Важной особенностью популяций сорных растений является их генетическая неоднородность: в их состав входят экотипы и формы с разным уровнем реагирования на механические, химические и другие внешние воздействия. Например, А.И. Анисимов с соавторами (2006) в Ленинградской области при использовании разных доз гербицидов выявили у марь белой *Chenopodium album* ряд экотипов, которые отличались разной устойчивостью к гербицидам и морфологическими признаками – высотой, длиной и шириной листьев.

Структура популяций сорных растений с использованием современных методов популяционной экологии анализировалась лишь немногими исследователями. Э.Р. Бариева (1999) установила разный характер действия полога культурных растений разных видов на виталитетную структуру популяций щирицы запрокинутой *Amaranthus retroflexus*. Минимальное ингибирующее действие на популяцию этого сорняка оказывали популяции картофеля.

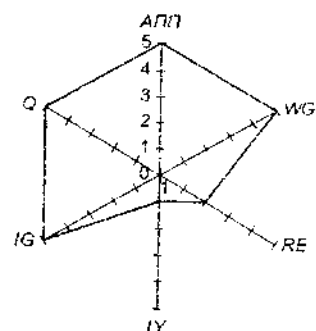
Комплексное исследование семи видов сорных растений, характерных для агрофитоценозов лесостепной зоны, провела Е.М. Тихонова (2007). Ее работа показала, что комплексный популяционный анализ, включающий в себя выявление особенностей роста и формообразования особей сорняков, онтогенетической и виталитетной структуры популяций дает ценную информацию о состоянии популяций сорных растений в посевах разных сельскохозяйственных культур и при разных технологиях их выращивания.

Для интегральной оценки состояния популяций сорных растений Е.М. Тихонова (2008) использовала шесть параметров, характеризующих состояние особей и популяций:

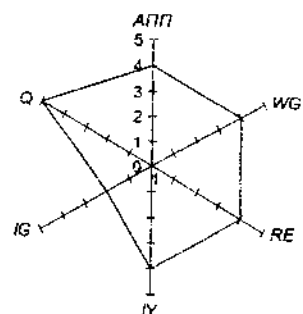
- 1) *активность продукционного процесса* (АПП), которая оценивалась по значениям абсолютной скорости роста *AGR* и показателям активности роста по сезону (кривые роста) с присвоением следующих баллов: 5 – очень высокая, 4 – высокая, 3 – средняя, 2 – низкая и 1 – очень низкая активность продукционного процесса;
- 2) *средняя фитомасса генеративных органов сорных растений* *WG*, которая учитывалась в абсолютных показателях (г) с присвоением баллов аналогичного смысла: 5 – наивысшее значение, 1 – низшее;



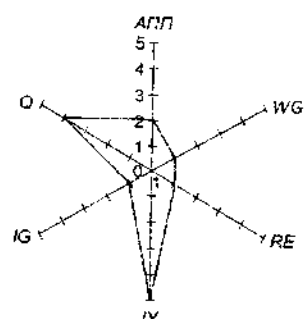
В посеве озимой ржи



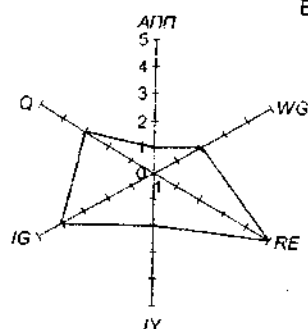
В посеве озимой пшеницы



В посеве ячменя



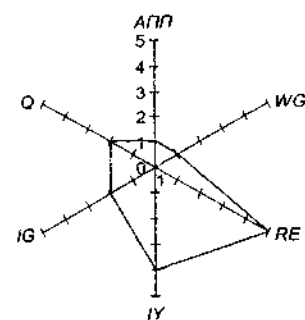
В посеве гречихи



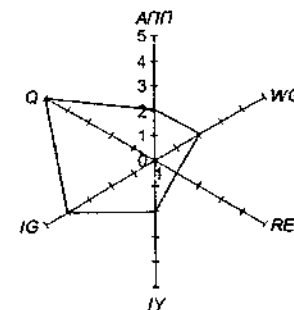
В посеве гороха

Рис. 8.2. Состояние особей и популяций чистеда однолетнего *Stachys annua* в посевах разных культур:

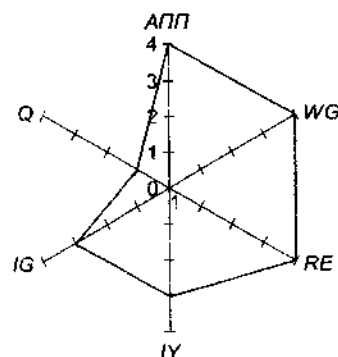
АПП – активность продукционного процесса; WG – фитомасса генеративных органов; RE – репродуктивное усилие; IY – индекс возобновляемости популяции; IG – индекс генеративности популяции; Q – виталитет популяции



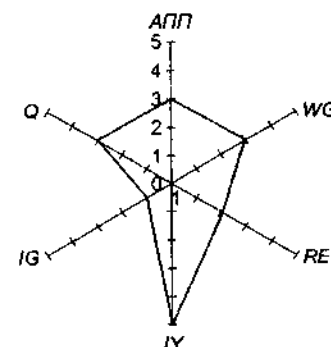
В посеве озимой ржи



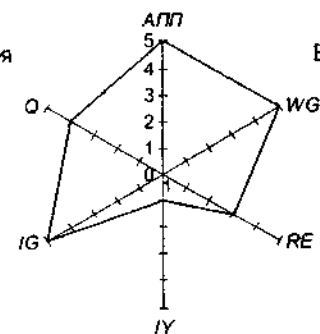
В посеве озимой пшеницы



В посеве ячменя



В посеве гречихи



В посеве гороха

Рис. 8.3. Состояние особей и популяций щетинника сизого *Setaria glauca* в посевах разных культур:

АПП – активность продукционного процесса; WG – фитомасса генеративных органов; RE – репродуктивное усилие; IY – индекс возобновляемости популяции; IG – индекс генеративности популяции; Q – виталитет популяции

- 3) *репродуктивное усилие RE*, которое оценивалось в процентах с присвоением баллов от 5 (наивысший показатель) до 1 (низший показатель);
- 4) *индекс возобновляемости популяций IV*, характеризующий долю в популяции предгенеративных растений с последующей балльной оценкой от 5 до 1;
- 5) *индекс генеративности популяций IG*, показывающий долю особей генеративного состояния в популяции с аналогичной балльной оценкой от 5 до 1;
- 6) *индекс виталитетной структуры популяций Q* с последующим переводом в балльные оценки от 5 до 1.

На рис. 8.2 и 8.3, по данным Е.М. Тихоновой, приведены круговые лепестковые диаграммы изменения этого комплекса параметров особей и популяций двух сорных растений чистеца однолетнего *Stachys annua* и щетинника сизого *Setaria glauca*. Е.М. Тихонова установила, что в зависимости от характера сельскохозяйственной культуры, которая занимает поле и формирует агрофитocenоз, состояние особей и популяций сорняков существенно изменяется по многим параметрам. В наибольшей степени ингибирует особи и популяции *Cirsium arvense* – озимая пшеница и озимая рожь, *Sonchus arvensis* – озимая рожь, *Melandrium album* – озимая рожь, *Setaria glauca* – озимые зерновые культуры, *Fallopia convolvulus* – гречиха, *Chenopodium album* – ячмень, *Stachys annua* – гречиха и горох. Включение в севообороты этих сельскохозяйственных культур при массовом засорении поля тем или иным конкретным сорняком позволит подавить развитие сорняков без дополнительных гербицидных обработок посева.

Исследования популяций сорных растений является одним из важных путей получения информации, необходимой для контроля состояния сорной растительности в посевах и управления ростом и развитием сорняков на основе экологически безопасных технологий.

8.4. Управление популяциями культурных и сорных растений

В современной агрономии происходит смена теоретических представлений и практических решений в сфере защиты посевов от засорения (Dent, 1975, Шпаар, 2003, Либман и др., 2007). От концепции тотального уничтожения и борьбы специалисты всё в боль-

шой степени переходят к концепции контроля сорной растительностью и управления ею. Исследования сорной растительности на основе популяционного подхода немногочисленны, хотя многие современные авторы считают, что популяционный уровень исследований играет ключевую роль в получении информации, необходимой для контроля сорной растительности (Navas, 1991, Морозов и др., 2007).

Прямое уничтожение сорных растений, особенно в разреженных посевах культурных растений, само по себе не решает проблемы: появившиеся свободные экологические ниши немедленно заполняются сорняками этих или других видов. Задача состоит в другом – закрыть в посевах ниши для поселения сорных растений.

Управление сорной растительностью возможно с помощью разных приемов. Наиболее экологичный и экономичный метод связан с использованием самой популяции культурных растений, которая путем изменения экологического режима под своим пологом ограничивает развитие сорняков. Возможности разных видов культурных растений в этом отношении неодинаковы. В.В. Тусанов (1976, 1984) подразделил по силе эдификаторного действия все культурные растения на три группы:

1. *Сильные эдификаторы*. Это виды культурных растений, выращивание которых осуществляется методом сплошного сева, что обеспечивает их сомкнутый полог. Эдификаторность этих растений определяется также и их высотой: это должны быть высокорослые растения. К группе сильных эдификаторов относятся озимая рожь, гречиха, подсолнечник на силос, рапс на зеленую массу. Включение в севооборот этих культур существенно подавляет популяции сорняков.
2. *Среднеэдификаторные растения*. К ним относятся растения, для выращивания которых практикуется рядковый, и в частности, широкорядный посев. К этой группе принадлежат яровые зерновые и кукуруза.
3. *Слабые эдификаторы*. Они представлены в основном видами культурных растений позднего сева, а также видами с медленным ростом в начале вегетации. К этой группе принадлежат овощные растения, сахарная свекла, горох.

Для проявления ингибирующего действия культурных растений на сорняки Д.С. Дзыбов (Дзыбов и др., 1991) даже предложил особый термин – *ценоцидный эффект*.

В свою очередь, устойчивость культурных растений к засорению бывает разной. Она обычно определяется величиной урожая в засоренном посеве относительно урожая в идеально чистом посеве, который принимают за 1,0. Как видно из табл. 8.1, наиболее устойчивы к засорению такие культуры, как озимая пшеница, картофель, соя, а наименее – овощные культуры.

Взаимоотношения популяций культурных и сорных растений формируются не только путем участия в распределении жизненно важных ресурсов, но во многом за счет изменения биохимической среды в почве и приземном слое воздуха посевов. Таким *аллелопатическим взаимодействиям* посвящена очень большая литература (Райс, 1978, Putnam et al., 1983, Гродзинский, 1987), но в технологиях конструирования агрофитоценозов они пока используются очень слабо.

Большое число полевых опытов и наблюдений показало (Harper, 1960, Макодзоба, 1968, Воробьев, 1980, Макереасе, 1982, Рао, 1990 и др.), что развитие популяций сорняков в посевах и ущерб от них зависят от того, в какой период роста и развития культурных растений наблюдается вспышка численности сорняков. Это обусловлено тем, что в зависимости от фазы онтогенеза конкурентная устойчивость культурных растений изменяется. Виды, отличающиеся высокой конкурентной способностью во взрослом состоянии, могут быть уязвимы в ювенильной фазе.

На этой основе в агрофитоценологии было сформулировано и нашло широкое применение понятие *критических периодов в онтогенезе* культурных растений, когда их устойчивость к кон-

Таблица 8.1. Конкурентная устойчивость культурных растений по отношению к сорнякам (по van Heemst, 1985)

Культура	Относительный урожай	Культура	Относительный урожай
Пшеница озимая	0,75	Лен	0,42
Картофель	0,65	Табак	0,34
Соя	0,64	Свекла столовая	0,29
Капуста	0,59	Свекла сахарная	0,23
Кукуруза	0,56	Хлопчатник	0,12
Сорго	0,52	Морковь	-0,13
Рис	0,51	Лук	-0,13

куренции со стороны сорняков резко снижается (Weaver, 1984, Матюха, 1985, Захарченко, 1985). Наличие сорных растений в посеве в критический период в наибольшей степени затрагивает урожайность и жизнеспособность сельскохозяйственных культур. Защита культурных растений от сорняков именно в критические периоды их онтогенеза обеспечивает существенную экономию средств и ресурсов сельскохозяйственного предприятия (Nieto et al., 1968).

Ущерб от сорняков в любом случае зависит от их численности в посеве. Различают биологический и экономический пороги вредоносности сорных растений (рис. 8.4). **Биологический порог** определяет уровень засоренности, при котором начинается негативное воздействие популяций сорных растений на популяцию культурного растения, а **экономический** – уровень засоренности, при котором подавление сорной растительности оказывается экономически выгодным и затраты на уничтожение сорняков окупаются прибавкой урожая.

Популяционная экология предлагает и ряд других решений для обеспечения устойчивого экологически безопасного сельского хозяйства. В частности, на популяционном уровне – это посевы

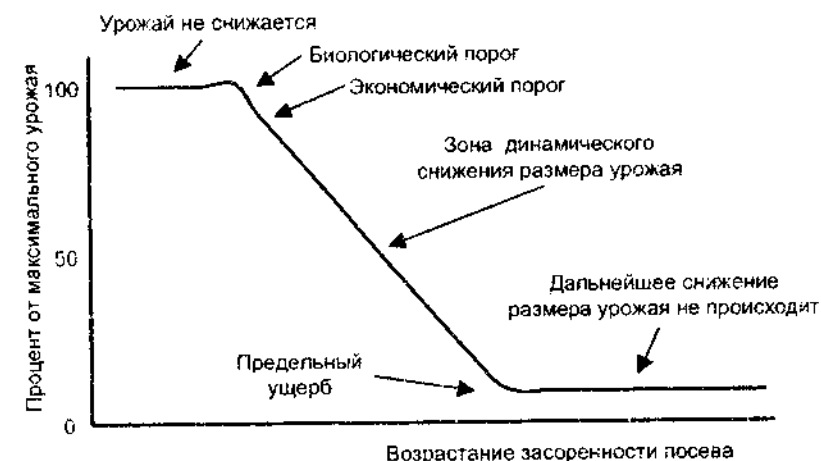


Рис. 8.4. Биологический и экономический порог вредоносности сорных растений. Максимально возможный урожай принят за 100% (по В.И. Морозову и др., 2007)

смесей разных культур и смесей сортов одной и той же культуры. Разработки известных специалистов П.В. Юрина (1979), А.А. Жученко (2000) и других показывают, что такие посевы меньше подвергаются внедрению сорняков, устойчивее к вредителям и болезням, полнее используют ресурсы поля. Суммарный урожай в такой смеси оказывается выше, чем может дать каждая культура при ее отдельном выращивании (рис. 8.5). Например, видовая смесь ячменя с овсом за счет лучшего использования фосфора почвы дает урожай на 14–16% выше, чем каждая из этих культур в отдельности. В Китае с большим успехом используют сортовые смеси сортов риса, дающие урожай на 37–48% выше моносортовых посевов этой культуры. Основные выводы из экспериментов по смешанным посевам сводятся к тому, что в них достигается взаимодополняемость двух-трех популяций культурного растения.

Возможные конкурентные эффекты между популяциями культурных растений в смешанных посевах достаточно надежно оцениваются коэффициентом агрессивности (Remison, Snaydon, 1978):

$$A_{ij} = S (x_{ij}/x_{ii} - x_{ji}/x_{jj}),$$

где x_{ij} – урожай (в расчете на одну особь) вида i в смеси с видом j ;
 x_{ii} – урожай вида i в чистом посеве;

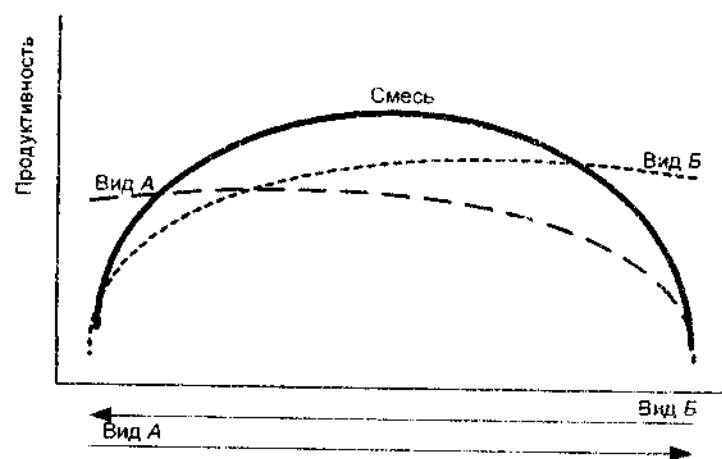


Рис. 8.5. Соотношение продуктивности вида А, вида В и их смеси

x_{ji} – урожай вида j в смеси с видом i ;
 x_{jj} – урожай вида j в монокультуре.

Другой метод оценки взаимоотношений популяций разных видов культурных растений в агрофитоценозах состоит в вычислении индекса RYT (индекс относительного урожая):

$$RYT = \frac{A_{смесь}}{A_{чист.посев}},$$

где $A_{смесь}$ – урожай вида A в смеси;

$A_{чист.посев}$ – урожай вида A в чистом посеве.

При $RYT \approx 1$ отношения видов неантагонистичны, при $RYT > 1$ в смеси находятся виды разной экологии, не конкурирующие между собой, при $RYT < 1$ выражен антагонизм видов.

Переход на видовые и сортовые смеси пока плохо воспринимается практиками сельского хозяйства, так как требует ломки сложившихся систем ухода за посевами и уборки урожая. Мешают этому и традиции экономики потребления сельскохозяйственной продукции. Смешанные посевы пока ограничиваются такими их формами, как вико-овсяные и горохо-овсяные смеси, злаково-бобовые кормовые травы на зеленую массу и т.п., но их перспективная ценность исключительно велика.

Наиболее распространенным и поощряемым фирмами производителями ядохимикатов является метод контроля сорных растений с использованием гербицидов. Но их применение имеет целый ряд негативных последствий:

- низкая селективность действия гербицидов, приводящая к тому, что многие из них оказывают негативное действие на популяцию культурного растения и полезную микрофлору почвы;
- быстрая выработка сорняками устойчивости к применяемым гербицидам, что вынуждает увеличивать их дозы;
- многократно зарегистрированный эффект кумулятивного накопления гербицидов в почве, когда они оказывают отрицательное действие на последующие культуры севооборота;
- накопление в продукции остаточных количеств гербицидов, ведущее к снижению ее потребительских качеств;
- вымывание гербицидов с полей в близлежащие водоемы с соответствующим снижением качества питьевой воды и отрицательным действием на многие виды водных растений.

Ущерб от гербицидной методики контроля сорняков усугубляется тем, что действие гербицидов не зависит от плотности популяции сорняков, и нередко гербициды используют тогда, когда в них нет необходимости. При этом за счет подавления гербицидами определенных видов сорняков в посевах освобождаются экологические ниши для других видов сорняков, и полного решения проблемы такой метод не дает.

Пока не существует единой теории популяционной устойчивости агроэкосистем. Разные авторы ее видят по-разному. В практических целях устойчивость и продуктивность стараются обеспечить методами интенсификации, которые сводятся к использованию высоких доз удобрений, массированному применению пестицидов, использованию высокопродуктивных сортов. В рыночных условиях этот процесс во многих случаях ведет к нерентабельности сельскохозяйственных предприятий, а как общее следствие – к существенному загрязнению продукции и природной среды.

Существует целый комплекс простых и доступных хозяйственных мероприятий, позволяющий существенно снизить затраты на получение растениеводческой продукции и смягчить вредные экологические последствия гербицидных сельскохозяйственных технологий. В разработке этого комплекса принимали участие многие специалисты и он достаточно хорошо обоснован (Shaw, 1982, Писаренко и др., 2005). Основными элементами этого комплекса являются следующие:

1. Организация севооборотов, которые являются одним из решающих способов очистки полей от сорняков, особенно при включении в них чистых паров.
2. Применение системы основной обработки почвы, включающей вспашку, культивацию, лущение стерни и т.п.
3. Формирование стеблестоя культурных растений оптимальной густоты, достигаемое необходимыми нормами высева семян и правильным уходом за посевами.
4. Тщательная очистка семенного материала от примеси семян сорняков.
5. Контроль за отсутствием семян сорняков в поливной воде на орошаемых землях.
6. Правильное использование органических и минеральных удобрений, в том числе агротехнически безупречная подготовка навоза к внесению в почву.

7. Строгое выполнение всех правил карантина по отношению к карантинным сорнякам.

8. Химический метод борьбы с сорной растительностью с использованием гербицидов исключительно как страхового метода (Blackshaw et al., 2006). Экологически обоснованное использование фитогормонов (Кухарь, 2004).

10. Аллелопатический метод подавления сорняков, базирующийся на использовании биологически активных веществ, выделяемых самими культурными растениями (Гродзинский, 1965, 1987, Altieri, Doll, 1978, Leather, 1983, Вигера, 1997).

11. Соляризация как прием, направленный на снижение почвенного запаса семян сорняков (Саломэ, 1982, Standifer et al., 1984). Он состоит в мульчировании или покрытии почвы черной полиэтиленовой пленкой, что обеспечивает повышение температуры почвы и приводит к существенному снижению запаса семян сорняков.

12. В закрытом грунте обработка почвы электромагнитным полем сверхвысокой частоты (2450 кГц), которая при экспозиции в 120–180 с убивает семена сорняков на 83–93% (Макаров, 1986, Руденко и др., 1987, Волохов, 1988).

В целом, популяционный подход к анализу агрофитоценозов и к управлению популяциями культурных и сорных растений является составной частью общего системного подхода к конструированию теории устойчивых, экологических безопасных и высокопродуктивных посевов и посадок на основе моделей устойчивого развития аграрного производства.

Динамика популяций

В непрерывно изменяющейся окружающей среде популяции растений и они сами непрерывно изменяются, приспосабливаясь к новым условиям произрастания. При формализованном рассмотрении каждое изменение в структуре популяции рассматривается как *событие*. Последовательность событий составляет *процесс*, а частота следующих друг за другом событий – это *скорость* процесса. В совокупности они составляют *динамику популяций*.

В популяционной биологии под динамикой популяции часто имеют в виду только изменение в ней численности особей, и тогда это называют ростом популяции. Рост популяций – это частный случай их динамики. Динамика популяций является комплексным процессом, который, как подчеркивал еще В.Б. Сочава (1980), не сводится к изменению численности особей в популяциях, а включает в себя изменения их состояния, плотности популяции, размера популяционного поля, онтогенетического и виталитетного состава популяции и других популяционных характеристик. При динамических процессах в популяции изменяются как состав особей, так и внутренние системообразующие связи. Позитивные изменения способствуют стабилизации и расширению популяции, отмирание особей в ней приводит к сокращению популяции вплоть до полного исчезновения с данной территории.

Важнейшее свойство популяций – *самовоспроизводство*. Оно проявляется в том, что популяции растений способны неограниченно долго поддерживать свое существование в данном местобитании за счет формирования зачатков размножения и их превращения во взрослые особи. Но такая устойчивость имеет вид динамической устойчивости и относительна по своей природе. Но даже она не правило, а, скорее, исключение из правила. Изменения в состоянии популяций – явление универсальное.

У разных видов растений их участие в динамических процессах неодинаково. По О.В.Смирновой (1997), оно связано с их популяционной стратегией, или популяционным поведением, под которой имеется в виду совокупность биологических свойств, определяющая способность вида господствовать или занимать подчиненное положение в сообществе.

9.1. Сущность и формы динамики популяций растений

Динамика популяций – это направленные обратимые или необратимые изменения всех параметров популяции по шкале времени. При анализе состояния популяций различают следующие их основные свойства:

- стабильность, или устойчивость, популяции – ее способность сохранять без резких колебаний численность особей и других важных популяционных характеристик;
- упругость популяции – это временные обратимые изменения популяции, ее способность восстанавливать все основные популяционные характеристики после таких изменений;
- плодовитость – способность растений в популяции производить диаспоры разного типа;
- рождаемость – появление в популяции новых растений. Она исчисляется количеством новых особей, появившихся в популяции за определенный промежуток времени. Реальная рождаемость в значительной степени зависит от факторов среды, поэтому она всегда меньше максимально возможной рождаемости, под которой понимают теоретический максимум рождаемости, определяемый способностью диаспор формировать новые растения при оптимальных значениях всех факторов среды. Вычисляют также удельную рождаемость путем оценки количества появившихся новых особей за определенный период в расчете на одну или на 1000 особей;
- смертность – отмирание растений в популяции, которая выражается количеством растений, погибших и выпавших из популяции за тот или иной промежуток времени. *Удельная смертность* характеризует уровень смертности для определенной группы особей, например, это количество смертей за месяц на тысячу особей.

Удельная рождаемость и удельная смертность – полезные показатели, позволяющие сравнивать между собой популяции с

разной численностью особей. Для популяции также вычисляют абсолютную рождаемость и абсолютную смертность, которые характерны для всей популяции и определяются полными пересчетом особей растений.

Согласно В.Д. Александровой (1964), в динамике популяций можно различать следующие основные варианты:

1. *Сезонная динамика*, состоящая в изменении популяционных характеристик на протяжении одного вегетационного периода.
2. *Флюктуационная динамика*, проявляющаяся в погодичных обратимых изменениях популяций. Т.А. Работнов (1984) выделял три формы флюктуационной динамики: а) *скрытые флюктуации*, которые не затрагивают основных особенностей популяции; б) *осцилляции* – краткосрочные продолжительностью в 1–2 года колебания состояния популяций; в) *дигрессионно-демутационные флюктуации*, охватывающие период в 3–10 лет, при которых наблюдаются достаточно глубокие, но обратимые изменения популяционных характеристик. Флюктуационная динамика в значительной степени отражает циклические изменения, свойственные многим фитоценозам.
3. *Сукцессионная динамика*, состоящая в закономерном изменении численности, плотности и других популяционных параметров в ходе сукцессионного процесса фитоценоза.

Основными категориями популяций растений по характеру их динамики являются: стабильные, растущие, сокращающиеся популяции.

Эта классификация ориентируется на численность особей в популяциях. В стабильных популяциях появление новых растений равно количеству отмирающих. Эти два процесса сбалансированы. В растущих популяциях процесс появления новых растений превышает отмирание, и размер популяции увеличивается. В сокращающихся, наоборот, число отмираний больше количества вновь появляющихся в популяции растений.

Увеличение численности растений ведет к двум самостоятельным феноменам: может возрастать плотность популяции, может увеличиваться размер популяционного поля, а могут иметь место оба эти эффекта.

Большинство динамических изменений в ценопопуляциях имеет адаптивный характер. В этом отношении интересно исследование Тераи и Моришима (Teraï, Morishima, 1981) 35 по-

пуляций щавеля *Rumex obtusifolius* в Японии. В популяциях этого растения быстро реализуются адаптивные приспособления, соответствующие действующим факторам. В частности, популяция *Rumex obtusifolius*, формирующаяся под воздействием сорных растений, отличалась повышенной устойчивостью к ним. Популяция из стабильных луговых местообитаний имела меньшую морфологическую изменчивость особей по сравнению с популяциями мозаичных открытых местообитаний. В целом, для всех 35 популяций эколого-фитоценозические условия были важным фактором, определяющим тренд и сущность их динамики.

На динамику популяций оказывают воздействия не только внешние факторы и внутрипопуляционные процессы, но и целый ряд случайных, или, как их называет М. Шаффер (1989), неопределенных факторов, к числу которых он относит:

- а) неопределенности, вызванные непредсказуемыми изменениями уровня рождаемости и выживаемости организмов и связанные с чисто демографическими явлениями;
- б) неопределенности в изменениях состояния среды обитания;
- в) неопределенности, возникающие из-за неожиданных катастроф типа пожаров или наводнений;
- г) генетические неопределенности, связанные с дрейфом генов, инбредной депрессией и т.п.

Анализ динамики популяций требует учета состояния популяций в разные периоды времени, продолжительность которых зависит от частоты смены поколений в популяции. У однолетних такая смена поколений происходит наиболее быстро: поколения сменяют друг друга каждый год, у луговых многолетних трав смена поколений занимает уже 12–20 лет, а у деревьев в лесных сообществах она происходит раз в 100–300 лет, а иногда и реже. В распоряжении исследователей не всегда есть такие длинные ряды данных, поэтому суждения о динамике популяций чаще всего основываются на разовых оценках плодovitости, рождаемости, смертности, онтогенетического состава популяции и других параметров.

Для выявления динамических процессов при многолетних наблюдениях в природе используют постоянные пробные площадки или ведут периодические наблюдения за модельными популяциями. При таких наблюдениях следует учитывать, что с течением времени происходят изменения качества особей (в

первую очередь, их виталитета), которые предшествуют изменениям численности и могут использоваться как надежный индикатор, предстоящих изменений численности.

9.2. Математическое моделирование динамики популяций

В последние десятилетия специалисты по динамике популяций, как отмечалось выше, анализируют в первую очередь изменения численности особей (Воронов, 2005). Это наиболее видимый и просто регистрируемый показатель состояния популяции, но по своему характеру динамика численности особей в популяции – параметр вторичный, он является результатом предварительного изменения состояния особей, а также онтогенетической и виталитетной структуры популяции. Тем не менее основные математические модели популяций ориентированы на анализ динамики численности особей.

Основной механизм, лежащий в основе динамики популяций с точки зрения изменения численности особей в них – это соотношение рождаемости и смертности особей. Такие модели строятся на основе самых общих представлений о динамических процессах и способствуют выявлению и оценке значимости факторов, лежащих в основе динамики популяций. Некоторые из моделей представляют собой компьютерные программы, но как правило, многие математические модели непригодны для реальной оценки динамики природных популяций, так как, с одной стороны, они не учитывают ряда важных факторов, действующих на популяцию в конкретных условиях, а с другой – требуют знания удельной скорости роста численности особей, размеров смертности и рождаемости, а также других параметров, точная информация о которых у исследователя обычно отсутствует. Игнорируют такие модели и «неопределенности» М. Шаффера. Поэтому после некоторого бума математического моделирования динамики популяций интерес исследователей к нему заметно упал.

В самом общем виде динамические процессы в популяциях обычно представляют уравнением, которое включает в себя только один аспект этого комплексного явления – изменение числа особей в популяции:

$$N_{t+1} = N_t + B - D + I - E.$$

где N_t – численность особей популяции в исходный момент времени;
 N_{t+1} – численность особей спустя некоторый период времени;
 B – прибавка количества особей в популяции за счет рождаемости;
 D – убыль особей за счет смертности;
 I – иммиграция особей;
 E – эмиграция особей.

Интервал $t \dots t + 1$ должен соответствовать биологии организма, то есть скорости размножения и отмирания. Для растений иммиграция и эмиграция происходят только в ходе распространения семян и, следовательно, имеют сдвиг (лаг) во времени.

При равновесии процессов размножения и иммиграции, с одной стороны, и процессов смертности и эмиграции – с другой, популяции находятся в стабильном состоянии. Превышение процессов смертности и эмиграции особей ведет к снижению популяционной плотности, инсуляризации и деградации популяции, тогда как превышение процессов рождаемости и иммиграции имеет следствием рост популяции.

Естественно, что размножение и смерть в мире растений не могут быть постоянными величинами, и поэтому правильнее эти параметры выражать как удельные, то есть отнесенные к одной особи:

$$\frac{B(t)}{N(t)};$$

$$d(t) = \frac{1}{\Delta t} \cdot \frac{D(t)}{N(t)}.$$

Тогда рождаемость и смертность можно записать так:

$$B(t) = bN(t)\Delta t \text{ и } D(t) = dN(t)\Delta t.$$

Подставив полученные значения в исходную формулу и выполнив необходимые преобразования, получаем основную формулу для модели экспоненциального роста популяции:

$$\frac{dN}{dt} = rN(t).$$

Экспоненциальная кривая роста, или, как ее еще называют, J -образная кривая, была изучена и описана А. Лотокой и В. Вольтерра

(рис. 9.1а). Такие кривые роста наблюдаются в природных условиях не так часто, но и не редко. Экспоненциальный тип роста популяции может наблюдаться в полностью свободных экологических нишах и только на протяжении короткого отрезка времени. Он также характерен для популяций инвазионных видов растений, которые заселяют новые для них местообитания, не имеют в них ограничений в ресурсах и не подвергаются воздействию фитофагов и различных заболеваний. *J*-образная кривая роста характерна для некоторых популяций в экосистемах с малой устойчивостью, то есть с бедным видовым составом, например, для сорных видов в условиях агроценозов. Такая же независимая от плотности динамика характерна и для многих пионерных видов с *r*-стратегией, заселяющих еще необжитые пространства или успешно вытесняющие более слабых конкурентов из их экологических ниш.

Экспоненциальный рост имеет место при «цветении» водоемов, когда в них массово размножаются зеленые или синезеленые водоросли. Во всех этих случаях наблюдаются как бы *популяционные взрывы* (в человеческом обществе их называют демографическими взрывами) – периоды быстрого роста численности популяции.

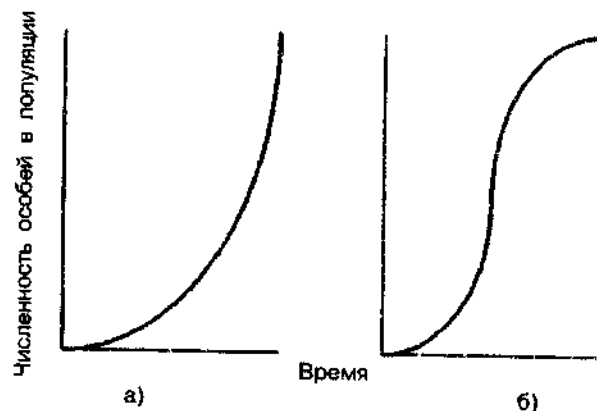


Рис. 9.1. Два основных типа кривых роста популяций: а – экспоненциальный рост, *J* – образная кривая роста, б – логистический рост, *S* – образная кривая роста

Вспышки массового размножения имеют два аспекта:

- 1) увеличивается количество растений и запас фитомассы в уже существующих популяциях;
- 2) появляются новые популяции данного вида растения.

Иногда эти процессы протекают одновременно. Так, активная агрессия амброзии полынолистной *Ambrosia artemisiifolia* в Украину и в европейскую и азиатскую части России сопровождается как ростом численности существующих популяций, так и активным формированием новых популяций на территориях, где раньше амброзии не было. При этом в популяциях складывается устойчивая онтогенетическая структура с достаточно постоянным соотношением между числом особей, находящихся в разных онтогенетических состояниях.

Более адекватна динамике большинства природных популяций растений модель логистического роста, предложенная П. Ферхюльстом (рис. 9.1б):

$$\frac{dN}{dt} = r_{\max} N \left(\frac{K - N}{K} \right),$$

где *K* – верхняя асимптота, соответствующая верхнему пределу численности популяции после того, как в ней наступит равновесие (ее величина определяется предельной емкостью среды). Максимально возможное значение коэффициента роста популяции $r_{\max}$, достигаемое при наиболее благоприятных условиях среды, называется *биотическим*, или *репродуктивным потенциалом* популяции. Обычно биотический потенциал тем выше, чем ниже уровень организации организмов.

Решение приведенного выше дифференциального уравнения имеет вид:

$$N = K / (1 + e^{-at}),$$

где *a* – постоянная интегрирования, определяющая положение кривой относительно начала координат. Кривая роста популяции, описываемая данным уравнением, называется логистической, или *S*-образной кривой.

В рассматриваемом случае скорость роста равна максимальной скорости роста (rN), определяемой биотическим потенциалом, умноженной на степень реализации максимальной скорости

$(1 - N/K)$, которая тем ниже, чем больше плотность (или численность) N популяции. Поэтому такую динамику называют зависимой от плотности (численности), в отличие от независимой от плотности экспоненциальной динамики.

В принципе J -образную кривую можно рассматривать как неполную S -образную кривую, просто лимитирующие факторы среды в этом случае ограничивают рождаемость еще до того, как существенную роль в регулировке численности начнут играть внутренние факторы, обеспечивающие устойчивость системы.

Всем растениям свойственна тенденция к размножению, и поэтому в оптимальных условиях популяции расширяются и количество особей в них увеличивается. По Р. Уиттекеру (1980) в обоих этих процессах можно выделять две последовательные фазы: K -фазу, когда численность особей возрастает по экспоненте, и K -фазу, когда рост численности становится асимптотическим и рост популяции начинает соответствовать S -образной кривой.

При использовании математических моделей роста популяций, а их, кроме рассмотренных, современными исследователями предложено достаточно много, следует иметь в виду, что все они исходят из серьезных упрощений закономерностей популяционной жизни растений. В них допускается, что все особи в популяции одинаковы по строению и свойствам, рост популяции находится в линейной зависимости от ее начальной плотности, реакция на изменение плотности в популяции происходит мгновенно. Реально в природных популяциях ни одно из этих допущений не действует.

В целом, приходится признать, что разработка моделей динамики (да и вообще функционирования) популяций растений остается лежащей в области так называемого парадокса Бонини. В исходной формулировке П. Валери (1937) этот парадокс звучит так: всё простое неверно, а всё, что является комплексным, непригодно к использованию. Позже М. Даттон (1971) сформулировал этот парадокс следующим образом: как только модель комплексной системы становится более совершенной, она делается менее понятной. В настоящее время исследователь должен отдавать предпочтение прагматичным моделям, описывающим и прогнозирующим элементарные популяционные процессы. В первую очередь должны быть выявлены системы лимитирующих факторов, воздействующих на функционирование популяций растений.

9.3. Демографические таблицы

Дополнительные возможности при изучении динамики популяций открывает метод демографических таблиц, который не только учитывает особенности структуры популяций, но и позволяет прогнозировать изменения в них. Стандартная демографическая таблица содержит следующие основные графы:

- а) возрастные (онтогенетические) группы особей;
- б) временные интервалы между ними $(x - x_1)$;
- в) продолжительность временных интервалов $(D_x = x - x_1)$;
- г) количество особей каждой возрастной группы к началу временного интервала (N_x) ;
- д) количество особей в группах, выживших к окончанию интервала (N_{x+1}) ;
- е) вычисляемая на основании этих данных выживаемость особей (l_x) .
- ж) смертность (d_x) .

Схема такой демографической таблицы имеет следующий вид:

$$\begin{bmatrix} N_{sm} \\ N_p \\ N_i \\ N_m \\ N_g \\ N_s \end{bmatrix} \times \begin{bmatrix} f_{sm,sm} & f_{p,sm} & f_{i,sm} & f_{m,sm} & f_{g,sm} & f_{s,sm} \\ f_{sm,p} & f_{p,p} & f_{i,p} & f_{m,p} & f_{g,p} & f_{s,p} \\ f_{sm,i} & f_{p,i} & f_{i,i} & f_{m,i} & f_{g,i} & f_{s,i} \\ f_{sm,m} & f_{p,m} & f_{i,m} & f_{m,m} & f_{g,m} & f_{s,m} \\ f_{sm,g} & f_{p,g} & f_{i,g} & f_{m,g} & f_{g,g} & f_{s,g} \\ f_{sm,s} & f_{p,s} & f_{i,s} & f_{m,s} & f_{g,s} & f_{s,s} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} N_{sm} \\ N_p \\ N_i \\ N_m \\ N_g \\ N_s \end{bmatrix}$$

В демографических таблицах исходное состояние популяции описывает вектор n_t , каждый элемент которого означает число особей соответствующего возрастного класса. Для перехода к состоянию n_{t+1} служит матрица Лесли (A). Это квадратная матрица, порядок которой равен числу возрастных классов. Первая строка содержит вектор плодовитости особи в каждом из этих возрастных классов, а главная диагональ – вектор коэффициентов выживаемости. Остальные места матрицы заполняются нулями. Путем перемножения $A \cdot n_t$ получают новый вектор численности популяции. При простоте расчетных процедур этот метод имеет свою трудность: нужно знать коэффициенты выживаемости и плодовитости особей в каждом их возрастном состоянии.

Необходимые для составления демографических таблиц фактические данные относительно выживаемости и смертности особей получают одним из следующих двух способов:

- 1) учетом выживаемости и смертности маркированных особей на постоянных пробных площадках;
- 2) вычислением этих параметров на основе существующей возрастной структуры популяции.

Более точная картина динамики популяции получается при дополнительном учете плодовитости особей (m_x). Плодовитость особи в этом случае понимается как число потомков, которые она производит в возрасте «х» за данный возрастной период. Разумеется, этот параметр сильно варьирует от популяции к популяции и по годам.

Для характеристики репродуктивного потенциала популяции удобен показатель – чистая скорость размножения (R_0), суммированная по возрастным классам:

$$R_0 = \sum_{x=0}^N l_x m_x.$$

Если $R_0 = 1$, то популяция стабильна, если $R_0 > 1$, то она увеличивается, а если $R_0 < 1$ – популяция уменьшается.

Выживаемость особей вычисляется как

$$l_x = N_x^1 / N_x^0,$$

то есть число особей, оставшихся в живых к моменту конца данного временного интервала, деленное на их исходное число, зарегистрированное при первом наблюдении.

Средняя скорость отмирания особей в расчете на один день (q_x) вычисляется по формуле:

$$q_x = d_x / D_x \cdot N_x,$$

то есть число особей, отмерших в течение данного временного интервала, делится на число выживших особей к дню «х» и число дней в интервале. Удельная выживаемость p_x равна $1 - q_x$.

Фрагмент демографической таблицы для популяции флокса *Phlox drummondii*, изученной Сильвертауном (1982), приведен в табл. 9.1.

Использование метода фитодемографических таблиц требует достаточно точной и разносторонней информации, при ее отсутствии или неточности оценки динамики популяций оказываются далекими от реальности. Г.С. Розенберг (1982) дополнительно

Таблица 9.1. Демографическая таблица флокса *Phlox drummondii* (по Silvertown, 1982)

Возрастные группы особей	$x-x_1$	D_x	N_x	Выживаемость, l_x	Смертность, d_x	Удельная смертность, q_x	Удельная выживаемость, p_x
1	0-63	63	996	1,0000	328	0,0052	0,9948
2	64-124	61	668	0,6707	373	0,0092	0,9908
3	125-184	60	295	0,2962	105	0,0059	0,9941

отмечал, что для получения правдоподобной картины динамики популяции необходимо, чтобы коэффициенты матрицы принимались не константными, а изменяющимися в зависимости от погодных условий и других факторов. Но такие данные редко имеются у исследователей.

Метод демографических таблиц пригоден и для моделирования динамики популяций на основе их виталитетного состава. В этом случае нужна информация о численности особей каждой из виталитетных групп и коэффициентах вероятности их перехода в новое состояние.

9.4. Компьютерное моделирование динамики популяций

Для разработки компьютерных программ при моделировании динамики популяций могут использоваться разные принципы и методы. Г.С. Розенберг (2006) выделял такие классы моделей:

- а) эмпирико-статистические;
- б) самоорганизующиеся;
- в) имитационные;
- г) аналитические.

Обычно в основу компьютерного моделирования динамики популяций кладется концепция минимально жизнеспособной популяции (англ. – PVA), согласно которой популяция с вероятностью не менее 95% может существовать на протяжении не менее чем 100 лет, если ее численность не ниже некоторого порогового значения. В основе концепции PVA лежит положение о том, что риск вымирания популяции тем выше, чем ниже ее численность. Впервые этот

подход был разработан М. Шаффером в 1976 году и реализован на примере популяции медведя гризли в США.

Имеется довольно большой набор компьютерных программ, основанных на концепции PVA. Обычно такие компьютерные программы позволяют прогнозировать динамику численности отдельной популяции как таковой, а также и динамику численности нескольких взаимодействующих популяций.

Из бесплатных программ, предоставляемых их авторами для некоммерческого научного использования, наиболее удачны и широко используются две: *POPULUS* (версия 5.4, разработана Д. Альстадом (Alstad, 2000–2005 гг.), университет штата Миннесота, США) и *VORTEX* (версия 9.72, разработана Р. Лейси с сотрудниками (Lacy et al., 2007)). Обе программы имеют подробные руководства для пользователя. *POPULUS* содержит только ограниченный набор функций, *VORTEX* имеет их гораздо больше, но зато пользование этой программой требует введения большей исходной информации. Эта информация включает в себя начальную численность особей в популяции, выраженность инбредной депрессии, репродуктивный потенциал, удельную скорость роста популяции, процент выживающих молодых особей, емкость местообитания для данной популяции, степень фрагментированности популяции и др. Всего до 50–70 параметров. Предусмотрен учет эффекта запаздывания реагирования популяции на повышение ее плотности, свойственный популяциям растений.

В настоящее время методология PVA и, соответственно, программы *POPULUS* и *VORTEX* применяются зарубежными учеными в первую очередь по отношению к редким видам животных. Этому посвящена очень большая литература. Их использование в отношении популяций растений пока единично.

Некоторые авторы для моделирования динамики популяций используют имитационные модели. Так, Н.В. Михайлова (2007, 2008) разработала вполне реалистичную решетчатую модель для динамики травянистых растений с вегетативным размножением. На рис. 9.2 видно, что сныть *Aegorodium podagraria* достаточно быстро колонизирует территорию при отсутствии конкурентов и наличии необходимых ресурсов и условий. Этот тип моделей Ф.В. Кряжмский (2006) пытался применить для интегрального описания индивидуального и популяционного роста живых организмов.

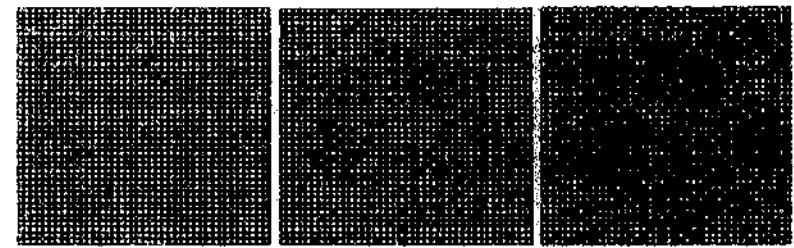


Рис. 9.2. Модель разрастания сныти обыкновенной по территории, на 2, 3 и 4-м шагах времени на основании решетчатой модели (по Н.В. Михайловой, 2008)

Для оценки динамических процессов в популяциях можно использовать и эмпирические индексы. Л.Б. Заугольной (1977) был предложен индекс лабильности популяции в виде:

$$B = 1 - (N_p / N),$$

где B – индекс лабильности;

N_p – число сохранившихся особей в популяции за период наблюдения;

N – общее число особей в популяции.

Л.А. Жукова (1987) для этих же целей предложила индекс стабильности баланса популяции:

$$S_b = \frac{A - C}{A},$$

где S_b – индекс стабильности баланса популяции;

A – общее число особей, существовавшее в популяции на протяжении учетного периода времени;

C – число вновь появившихся особей.

9.5. Выживаемость

Важным теоретическим понятием, связанным с анализом популяций, является понятие об их способности к самоподдержанию. Суть концепции самоподдержания состоит в признании за популяцией способности к саморегуляции. Эта способность ограничена. В

определенных ситуациях численность особей в популяциях может сокращаться, и тогда при последовательной реализации этого процесса он может завершиться полным отмиранием популяции.

Для анализа процесса снижения численности особей в популяциях используют *кривые выживаемости*. Выживаемость особей является функцией времени. Нужно только иметь в виду, что выживаемость связана с природной продолжительностью онтогенеза растений, которая у растений варьирует от нескольких месяцев до столетий и даже тысячелетий, как у известной секвойи *Sequoiadendron giganteum*.

Кривые выживаемости отражают уровень смертности различных возрастных групп особей в популяции (рис. 9.3). Базовых типов кривых выживаемости известно три.

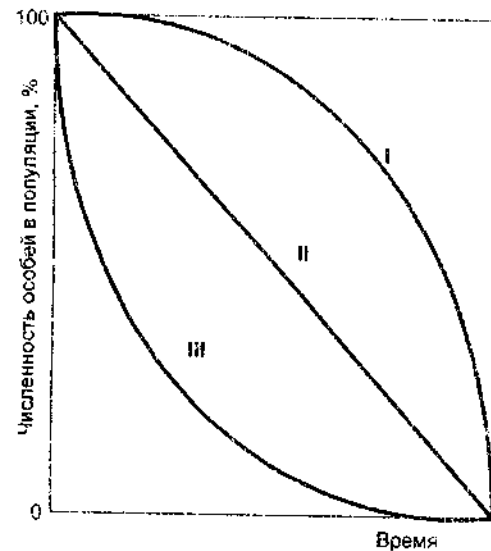


Рис. 9.3. Основные типы выживаемости особей в популяциях:

I — смертность приходится в основном на последние этапы онтогенеза особей; II — смертность равномерна на протяжении всего периода вегетации растений; III — смертность наблюдается преимущественно на ранних этапах онтогенеза

Первый тип (I) — особи отмирают в основном на последних этапах онтогенеза. Такая выпуклая кривая свойственна популяциям, в которых благодаря оптимальным условиям и низкой плотности популяции выживают все проростки и ювенильные растения. Особи отмирают только в сенильном состоянии. Кривая типа I свойственна популяциям культурных растений в агрофитоценозах.

Тип III кривой соответствует популяциям, в которых отмирание наблюдается на ранних этапах онтогенеза и снижается, когда особи переходят в виргинильное и генеративное состояние. У растений, безусловно, процесс выживаемости чаще соответствует типу III. Например, смертность среди всходов и подростов липы, дуба и других древесных пород исключительно велика, но, когда эти растения достигают определенных размеров, их смертность резко снижается. По многим данным, до 90–99% всех смертей в мире растений приходится на всходы и ювенильные особи.

Кривая выживаемости типа II соответствует популяциям, в которых отмирание особей происходит в одинаковом размере на каждом из этапов онтогенеза.

Реально в популяциях растений кривые выживаемости не соответствуют строго ни одному из описанных трех типов, а представляют некоторую промежуточную линию. Так, Л.А. Жукова (1995) выделила пять основных вариантов изменения плотности популяций луговых трав на пастбищах и сенокосах:

- 1) прогрессивное снижение плотности популяции;
- 2) ступенчатое снижение плотности;
- 3) уменьшение плотности с последующим ее увеличением за счет волны семенного размножения;
- 4) увеличение плотности за счет партикуляции особей с последующим резким снижением числа растений при отмирании партикул;
- 5) относительно постоянный уровень плотности популяции с небольшими флуктуациями.

Отмирание особей в популяции у разных видов растений происходит в разные периоды времени и приходится на разные фазы онтогенеза растений. У однолетников и двулетников отмирание наблюдается в основном осенью первого или второго года вегетации, отмирание многолетников может наблюдаться в любое время года, но чаще всего оно происходит осенью и зимой. В некоторых достаточно редких случаях в популяциях многолетников отмирание равным образом охватывает все онтогенетические состояния.

Сокращающиеся по численности особи и размерам популяционных полей популяции свойственны редким видам растений, находящимся под стрессовым давлением неблагоприятной для них среды обитания.

9.6. Флюктуационная и сукцессионная динамика популяций

Обычно по годам численность любой популяции неодинакова. Такие автономные погодичные колебания численности С.С. Четвериков (1926) назвал «волнами жизни». Теперь чаще используется термин *популяционные волны*.

Как было показано в разделе 9.1, у популяций различают *флюктуационную динамику*, которая имеет обратимый характер, и *сукцессионную динамику* направленного необратимого характера, когда многие популяционные параметры изменяются по ходу сукцессии фитоценоза.

Флюктуационные изменения могут быть кратковременными или долговременными, носить резкий катастрофический характер или быть плавными, сопровождаться глубокими или лишь незначительными изменениями многих параметров популяции, вызываться внешними по отношению к популяциям причинами или вытекать из сущности внутрипопуляционных процессов. Продолжительность флюктуационных динамических смен может составлять от 3–5 лет до 300 лет и более. В значительной степени это зависит от жизненной формы растений и реализуемой ими стратегии. У однолетников с *r*-стратегией флюктуации краткосрочные, а у *K*-стратегов охватывают большие промежутки времени. Б.П. Колесников (1968) показал, как на протяжении жизни одного поколения лесобразующего древостоя происходят существенные изменения в нижних ярусах леса. Многие варианты флюктуаций описаны в работе Л.А. Жуковой (1995).

При флюктуационной динамике популяции в ней периодически изменяются многие параметры: возрастной, онтогенетический и виталитетный состав, численность особей и плотность популяции, иногда сужаются или расширяются размеры популяционного поля.

Как теоретическое обобщение явления флюктуаций выступает *концепция волнового развития популяций* А.А. Уранова (1975). А.А. Уранов различал малые волны, когда в популяции с опреде-

ленной периодичностью поступают новые диаспоры, и большие волны, связанные с более полными перестройками популяций. К сожалению, за последние 30–35 лет существенного вклада в развитие этой концепции не было внесено, и она ждет дальнейших исследований. Это связано с тем, что многие специалисты по популяционной экологии работают маршрутными методами, а изучение волнового характера динамики популяций требует многолетних стационарных наблюдений.

Сукцессионная динамика популяций всегда имеет направленный характер и представляет собой необратимое изменение свойств особей и особенностей популяций, сопряженное с ходом сукцессии фитоценоза, в котором находятся данные популяции. В зависимости от адаптируемости популяций к сукцессионным изменениям растительного покрова в одних случаях сукцессионная динамика ведет к увеличению численности особей в популяции, повышению популяционной плотности, возрастанию виталитета популяции, а в других случаях в ходе сукцессии растительного покрова все популяционные изменения имеют противоположный характер. Тогда популяции уменьшаются в размерах, фрагментируются и в конечном итоге могут полностью выпасть из растительного сообщества.

Распространенным вариантом сукцессионной динамики растительности является антропогенная динамика, в ходе которой популяции претерпевают наиболее глубокие и быстрые изменения. Л.Н. Бондарева (2005) изучила ряд популяционных параметров ежи сборной *Dactylis glomerata* и щучки дернистой *Deschampsia cespitosa* в ряду пастбищной дигрессии, который был подразделен на пять ступеней. В зависимости от биолого-экологических свойств этих двух видов растений динамические изменения популяций в этом случае были разнонаправленными (рис. 9.4). У ежи сборной *Dactylis glomerata* от контрольного участка без выпаса до пятой ступени пастбищной дигрессии запас надземной фитомассы снижался почти в пять раз, в онтогенетическом спектре за счет повышения доли субсенильных и сенильных растений увеличилась правосторонность, а в виталитетном спектре господство в популяции особей виталитетных классов *a* и *b* сменялось абсолютным преобладанием угнетенных растений класса *c*. В противоположность этому у устойчивого к выпасу растения щучки дернистой *Deschampsia cespitosa* (рис. 9.5) по градиенту пастбищной дигрессии запас фитомассы вырос почти в 7 раз,

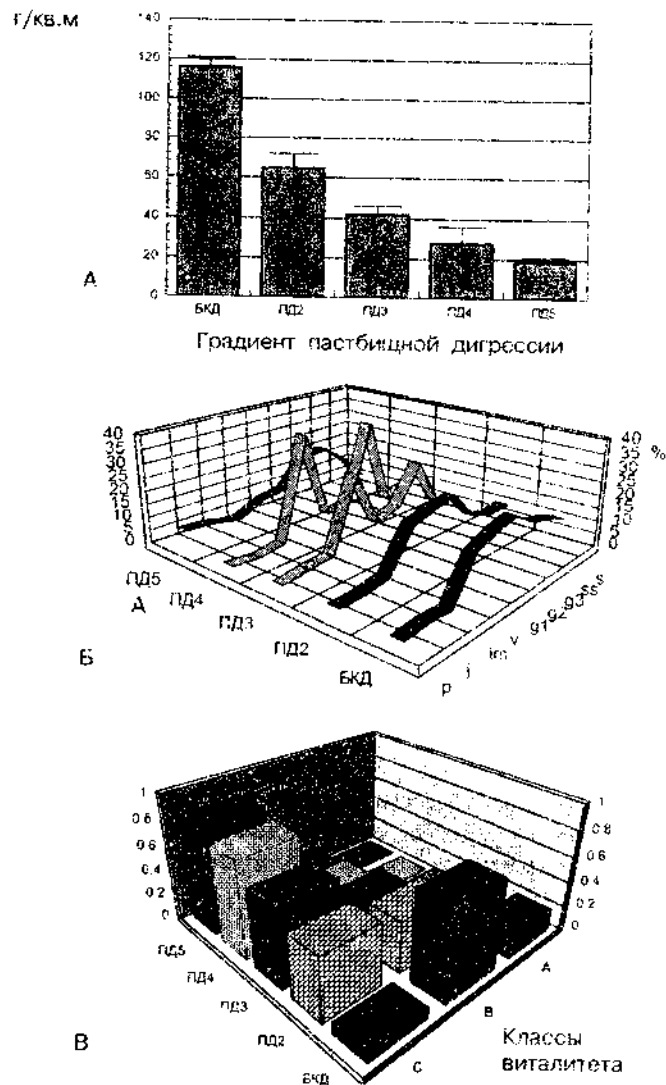


Рис. 9.4. Динамика популяционных параметров ежи сборной в ряду пяти фитоценозов пастбищной дигрессии:
 А – снижение запаса фитомассы в популяции в граммах воздушно сухого веса на 1 м²; Б – изменение онтогенетического состава популяции;
 В – изменение виталитетного состава популяции (по Л.Н. Бондаревой, 2005);

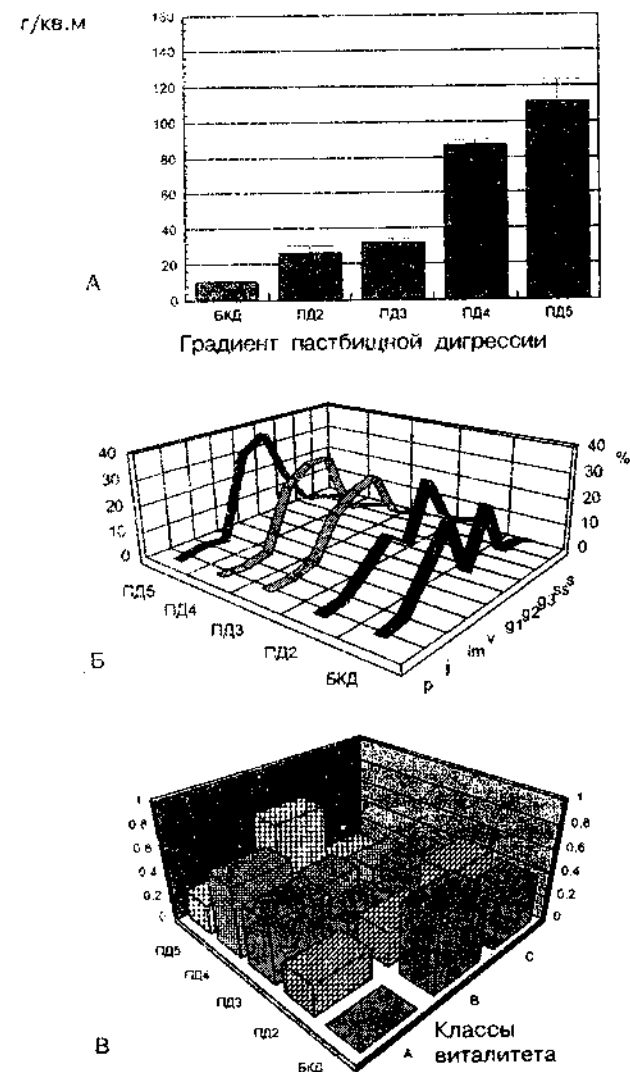


Рис. 9.5. Динамика популяционных параметров щучки дернистой в ряду пяти фитоценозов пастбищной дигрессии:
 А – снижение запаса фитомассы в популяции в граммах воздушно сухого веса на 1 м²; Б – изменение онтогенетического состава популяции;
 В – изменение виталитетного состава популяции (по Л.Н. Бондаревой, 2005)

онтогенетический спектр приобрел характер нормального, полноценного с преобладанием виргинильных и молодых генеративных особей, а в виталитетном спектре увеличилась доля растений виталитетного класса *a*.

9.7. Разнообразие динамических процессов в популяциях растений разных жизненных форм

В реальных условиях динамика популяций растений отличается большим разнообразием, чем могут охватить любые из современных моделей. Динамические популяционные процессы, во-первых, зависят от жизненной формы растения и реализуемой им стратегии жизни, и, во-вторых, они обусловлены состоянием и функционированием фитоценоза, с которым связана конкретная популяция. На динамические процессы в популяциях растений в большой степени влияют нарушения растительного покрова, колебания погодных условий, вспышки и спады численности фитофагов и т.п.

На характере динамики популяций существенно сказывается общая продолжительность онтогенеза растений. Обычно в качестве общей закономерности наблюдается большая подвижность численности однолетних растений по сравнению с многолетними, популяции которых по времени более устойчивы. По сравнению с видами, размножающимися вегетативно, большую динамичность имеют популяции видов растений, имеющих только генеративное размножение. Для климаксовых и субклимаксовых растительных сообществ характерны стабильные популяции растений с устойчивой численностью при ее слабых флуктуационных колебаниях по годам. Появление в таких сообществах инвазионных или регрессивных популяций обычно вызвано случайными факторами, например, заносом семян при возникновении в экосистеме свободных экологических ниш за счет тех или иных нарушений. В сукцессионных сообществах, напротив, резко выражены быстрые динамические изменения популяций.

Популяции быстро реагируют на уничтожение естественного растительного покрова. Его виды разнообразны и могут быть естественными (лесные пожары, наводнения) или связанными с хозяйственной деятельностью человека (рубки леса, сенокосы, выпас животных, выборочная заготовка человеком

отдельных видов растений и т.п.). Популяции в агроэкосистемах изменяются при внесении удобрений, пестицидов, орошении, посеве новых видов, прополках. На фоне разнообразных нарушений в популяциях закономерно изменяются численность особей, плотность, характер размещения особей, возрастная, онтогенетическая и виталитетная структуры, качество особей, тип межпопуляционных связей. Участки, освободившиеся после катастрофических изменений растительного покрова, популяции осваивают по-разному. В одних случаях новые территории заселяются за счет заноса зачатков извне, в других – за счет прорастания семян почвенного банка.

Наблюдается четкая зависимость динамики от онтогенетического состава популяций, и, наоборот, в ходе динамики популяций происходит смена их онтогенетических спектров. Л.А. Жуковой и др. (1976, 1987), на лугах выявили следующие основные варианты смены онтогенетических спектров:

- а) спектр стабильно сохраняет свой тип;
- б) наблюдается омолаживание популяций с усилением левосторонности их спектров;
- в) происходит старение популяций с нарастанием правосторонности и выпадением из популяции молодых особей.

В степях В.В. Осычнюк и Л.С. Панова (1976) выявили, что после введения режима заповедности у одних видов растений осуществляется переход нормальных популяций в регрессивные, у других (инвазионных) – в нормальные, а затем в регрессивные, у третьих (регрессивных) – в нормальные, а у четвертых (инвазионных) – в нормальные.

В качестве общей закономерности динамики популяций выступает ее обусловленность плотностью популяции. По-разному протекают динамические процессы в крупных и в малых популяциях. У видов с крупными популяциями и высокими плотностями динамика выражена слабо. В. Билоного и др. (2004:177) подчеркивали, что «малые популяции вследствие бедной генетической структуры по сравнению с крупными популяциями являются менее устойчивыми по отношению к действию разных стохастических изменений природной среды и антропогенных воздействий». Чем меньше популяция, тем ниже у входящих в нее особей уровень гетерозиготности за счет преобладающего инбридинга. Поэтому критический размер популяции определяется не

просто числом особей в ней, а еще и уровнем гетерозиготности. При развитии гомозиготности популяция автоматически становится малоустойчивой независимо от ее размера.

В настоящее время анализ динамики популяций особенно интересен в связи с глобальным потеплением климата. Очевидно, что изменения растительного покрова, которые ожидаются многими экологами, начнутся именно на популяционном уровне.

Микроэволюционные процессы в популяциях

Состояние растений в популяции является результатом взаимодействия их генетических особенностей и факторов окружающей среды, и поэтому все свойства популяции существенно изменяются от популяции к популяции. Растения разных популяций могут цвести в разное время, иметь неодинаковую скорость прорастания семян, разные взаимоотношения с опыляющими насекомыми и многие другие особенности. Процесс расхождения признаков в популяциях носит название *дивергенции*. С нее берет начало процесс микроэволюции, который приводит, в конечном итоге, к появлению новых форм видов живых организмов.

10.1. Популяции и синтетическая теория эволюции

Современная эволюционная биология в качестве элементарной единицы эволюции рассматривает популяцию. Согласно этим представлениям, которые составляют сущность *синтетической теории эволюции*, новые виды растений возникают в популяциях при постепенном микроэволюционном процессе. Особенно часто этот процесс развивается тогда, когда та или иная популяция на определенное время оказывается физически изолированной от других популяций этого же вида. В результате такой изоляции и приспособления к локальным условиям частоты генов у особей этой популяции изменяются, и, в конце концов, растения данной популяции уже не могут скрещиваться с особями других популяций. Это означает, что появился новый вид растений.

В 1926 году С.С. Четвериков (1926) опубликовал знаменитую работу «О некоторых моментах эволюционного процесса с точки

зрения современной генетики». Теперь историки науки считают эту короткую статью краеугольным камнем синтетической теории эволюции. С.С. Четвериков впервые показал, насколько велика скрытая генетическая изменчивость природных популяций. Ему принадлежит крылатая фраза: «Популяция впитывает изменчивость, как губка». Дальнейший вклад в синтетическую теорию эволюции внесли Т. Добжанский, Дж. Хаксли, Г. Симпсон, Н.И. Вавилов, И.И. Шмальгаузен и многие другие.

Микроэволюционный процесс и адаптации создают межпопуляционное разнообразие, состоящее в определенной индивидуальности и специфичности каждой отдельной популяции растений, которые в совокупности составляют таксономический вид растения (Briggs, Walter, 1984). По мнению Н.В. Тимофеева-Ресовского (1958), в процессе формирования фенотипов растений случайные изменения генетической программы многократно усиливаются, что позволяет им выступать как материал для естественного отбора, но из-за самой случайности изменений генотипа эволюция принципиально непредсказуема.

Микропопуляционный процесс изучают путем исследования и сопоставления фенотипов растений, пересадок растений одной популяции в другие популяции, выращивания растений в фитотронах с полным контролем режима минерального питания, обеспечения водой, температуры и других условий. В настоящее время перспективным подходом к изучению микроэволюционного процесса является полногеномный скрининг с использованием ДНК-чипов.

10.2. Закон Харди – Вайнберга

В идеальной популяции, когда между всеми ее особями идет свободное скрещивание и нет заноса генетического материала из других популяций, неизбежно установится равновесие доминантных и рецессивных аллелей. Допустим, что некоторый ген представлен двумя аллелями: доминантным A и рецессивным a , тогда частота встречаемости A может быть принята за p и частота аллеля a за q . Сумма этих частот равна единице: $p + q = 1$.

При этих соотношениях частота аллелей в потомстве первого поколения будет следующей:

$$(pA + qa) \cdot (pA + qa) = ppAA + pqAa + qpaA + qqaa.$$

После преобразований получаем

$$2(pA + qa) = p^2AA + 2pqAa + q^2aa.$$

В дальнейших поколениях частота аллелей останется такой же. Это явление получило название **закона Харди – Вайнберга**, который гласит, что при равноценности всех генов первоначальное соотношение аллелей независимо от их исходной частоты сохраняется во всех последующих поколениях. Он базируется на закономерностях, открытых Менделем, и справедлив лишь для популяций, находящихся в стабильных условиях.

Популяция, в которой соотношение генотипов соответствует уравнению Харди – Вейнберга, называется **генетически равновесной**. Равновесие частот генотипов в популяции поддерживается из поколения в поколение, если не нарушаются условия выполнения статистических закономерностей, то есть если скрещивания случайны, жизнеспособность особей с разными генотипами одинакова, не происходят изменения частот аллелей за счет мутаций, миграций или каких-либо других факторов. Разумеется, генетическая равновесность имеет среднестатистический характер, у отдельных особей или группы особей наблюдаются отклонения от среднего типа.

В реальных популяциях отклонения от равновесия, а следовательно, и от закона Харди – Вайнберга могут быть весьма существенными. Известно несколько факторов, которые могут нарушать равновесие генотипов в популяции. Это мутационный процесс, низкая численность особей, избирательный характер скрещиваний, занос особей из других популяций и естественный отбор. В результате соотношение между встречаемостью гомо- и гетерозиготных особей изменится, и в популяции начнется так называемый **дрейф генов**, то есть случайное ненаправленное изменение частот аллелей с падением генетического разнообразия популяции. К дрейфу генов приводят и катастрофическое снижение численности особей в популяции вследствие пожаров, наводнений, засухи, сильных морозов или антропогенных воздействий. Смысл этого явления впервые истолковали С. Райт и Н.П. Дубинин. При утрате части генофонда вследствие дрейфа генов увеличивается генетическая однородность популяции, возрастает ее гомозиготность.

Дрейф генов играет важную роль в микроэволюционных процессах. Если по некоторым причинам от большой популяции растений за счет дисперсии диаспор отделится небольшой ее фрагмент, особи которого будут несколько отличаться по набору генов от основной популяции, то на базе такого фрагмента сформируется новая популяция, генетически отличная от исходной. Это явление называют *эффектом основателя*. В другом случае основная часть популяции может быть полностью уничтоженной (пожары, лесные рубки и т.п.), но сохранится ее небольшая часть опять-таки с набором аллелей, несколько отличающимся от среднего типа. На базе этой сохранившейся части сформируется новая популяция, уже генетически неполностью идентичная исходной. Этот случай носит название *эффекта бутылочного горлышка*. На схеме рис. 10.1 представлены основные механизмы,

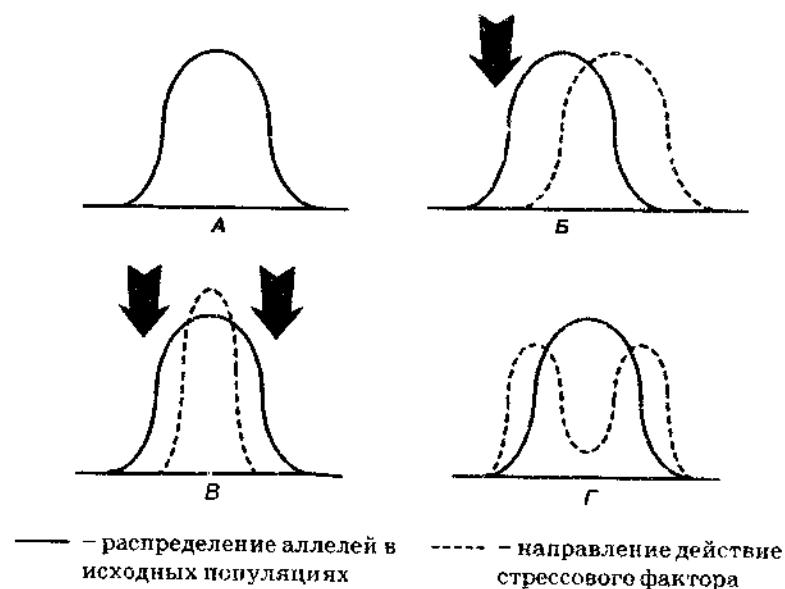


Рис. 10.1. Основные варианты селективного действия внешнего фактора на популяцию:

А – исходная популяция; Б – стресс подавляет один из крайних аллелей; В – стресс подавляет крайние аллели; Г – стресс подавляет типичные особи с типичным набором аллелей и дает преимущества крайним формам

которые ведут к изменениям частот конкретных аллелей при разных воздействиях на популяцию.

В ходе микроэволюционного процесса в каждой популяции отбираются те генотипы, которые обеспечивают наилучшую адаптацию их носителей к местным условиям. В итоге микроэволюционный процесс ведет к появлению новых видов растений, новых жизненных форм и новых стратегий растений, ориентированных на выживание и процветание.

10.3. Эколого-ценотические стратегии видов и популяций растений

Понятие стратегии растений вытекает из общей теории адаптации живых организмов. В самом общем виде стратегию можно определить как интегральную, генетически обусловленную совокупность признаков и свойств растения, которые обеспечивают его популяциям способность существовать в определенных эколого-фитоценотических условиях (Миркин, Наумова, 1998). Близкое по смыслу определение приводят И. Царика и др. (2001): стратегия – это совокупность приспособлений, свойств и особенностей, которые проявляются в процессе реализации генотипа особей в изменяющихся условиях среды обитания и обеспечивают их продолжительное существование, способность занимать свободные экологические ниши, переживать стресс и восстанавливать свою структуру и функции. Эти авторы считают также необходимым использовать понятие «популяционная тактика» как способность реагировать на конкретные биологические и экологические факторы. В сущности, как синоним к термину «стратегия» О.В. Смирнова (1987) предложила термин «поведение», но последний используется в зоологии совсем в другом смысле, и поэтому это предложение не нашло поддержки у специалистов.

Существует довольно много подходов к классификации реализуемых видами растений и популяциями вариантов стратегии.

При анализе логистического уравнения роста популяций была высказана идея, что отбор во флуктуирующей среде благоприятствует увеличению параметра r , а нахождение популяции в условиях стабильной природной среды – увеличению K . На этой основе Мак Артур и Уилсон (McArthur, Willson, 1967) предложили концепцию r - K -отбора, которая получила широкое распространение в

геоботанической литературе. Она позволяет дать достаточно четкую характеристику биолого-экологическим свойствам видов растений. В двух своих крайних вариантах виды растений по их стратегии могут характеризоваться следующим образом:

- *r-виды* – это некрупные растения, преимущественно однолетники или двулетники, у которых основная масса органических веществ направляется на формирование репродуктивных органов. Ориентация жизненных процессов на воспроизводство – их главная черта;
- *K-виды* – это крупные растения: деревья, кустарники и многолетние травы с медленным ростом. К генеративному размножению они приступают поздно и затрачивают на репродукцию сравнительно малую часть своей фитомассы. Главной чертой их биологии является стратегия выживания.

В соответствии со своими биологическими особенностями *r-виды* занимают нарушенные местообитания с частично пустыми экологическими нишами, а *K-виды* произрастают в климаксовых, равновесных сообществах. В критические эпохи существования биосферы, когда массово нарушаются климаксовые сообщества, именно с этим может быть связано вымирание крупных форм растений и животных. Е. Пианка (1970) показал, что между крайними *r*- и *K*-видами существует ряд переходных форм, что ведет к формированию континуума *r*...*K*- стратегий. Реально ни один из видов растений не реализует какой-либо стратегии в чистом виде, имеется их определенное сочетание, и оно индивидуально для каждого вида растения (Домбровский, Грунтфест, 1994). Тип стратегии – характеристика относительная. «О каждом конкретном организме можно говорить как о *r*-стратеге или *K*-стратеге только по сравнению с другими организмами», – подчеркивал Пианка (1981:138).

При своей определенной прогрессивности концепция *r*...*K*- стратегий вызвала в свой адрес ряд критических замечаний. Еще Деметриус (Demetrius, 1977) отметил, что эта концепция пренебрегает комплексностью онтогенетических явлений у растений и поэтому неадекватна их природе. К этому можно добавить и ряд других соображений. Фактически даже в равновесных популяциях на фоне конкуренции генотипов в условиях *K*-отбора может наблюдаться как увеличение, так и уменьшение параметра *K*. Крайние *r*- и *K*-типы, как, продемонстрировал Пианка (1981), могут быть неэффективными для адаптации видов к эколого-фито-

ценотическим условиям, и тогда начинают отсекаются стабилизирующим отбором. На таком фоне у видов растений формируется четкая тенденция к сочетанию признаков *r*- и *K*-стратегий. Не всегда плодовитость видов, положенная в основу концепции *r*...*K*-стратегий, является решающей для выживания и эволюции. Более важной может оказаться сохраняемость семян в почве и выживаемость всходов. Концепция *r*...*K*-стратегий игнорирует тактики защиты растений, которая может иметь решающее значение для выживаемости видов. Эту концепцию трудно использовать при анализе материала широкой географической представленности. Известно, что растения теплого климата характеризуются общей тенденцией к формированию более крупных жизненных форм и к продуцированию крупных семян. Следует иметь в виду, что когда виды растений попадают в новые условия произрастания, они могут резко изменять тип своей стратегии. Репродуктивное усилие у однолетних многолетних растений может в таких случаях изменяться в амплитуде от 0 до 50%.

В связи с очевидными теоретическими слабостями концепции *r*...*K*-отбора не удивительно появление работ, авторы которых стремились сформулировать теории, более адекватные сущности биологических явлений. Широко известны системы Л.Г. Раменского (1938) и Грайма (Grime, 1979), Р. Уиттекера (1979, 1980), Дюринга (During et al., 1985), Б.М. Миркина (1986) и ряда других авторов (табл. 10.1). Разработка моделей стратегии видов стала достаточно модным делом. Поскольку адаптационные синдромы исключительно многообразны, то стратегий, по существу, столько, сколько видов растений. Но некоторые из них по своему содержанию близки друг к другу, отличаясь лишь небольшими деталями, что позволяет объединять стратегии в некоторое количество основных базовых типов.

По О.В. Смирновой (1987), интегральными базовыми свойствами растений являются три:

- 1) конкурентоспособность, проявляющаяся в способности подавлять другие виды за счет высокой жизнедеятельности;
- 2) фитоценотическая толерантность, представляющая способность длительно существовать на территории, которая контролируется конкурентоспособными видами;
- 3) реактивность, состоящая в способности быстро захватывать освобождающиеся свободные территории.

Таблица 10.1. Подходы разных авторов к установлению экологоценотических стратегий растений

Автор	Выделяемые стратегии
Мак Артур и Уилсон (McArthur, Wilson, 1967)	r-виды, ориентированные на репродукцию, K-виды, ориентированные на выживание
Е. Пианка (1970)	r...K-континуум
Л.Г. Раменский (1938)	Три базовых стратегии: виоленты, пациенты и эксплеренты
Дж. Грайма (Grime, 1979)	Повторное открытие стратегий, установленных Л.Г. Раменским под другими названиями: R-виды (рудеральная стратегия = эксплеренты), S-виды (конкурентная стратегия = виоленты), S-виды (стратегия стрессо-устойчивости = пациенты)
Р. Уиттекер (1960)	K-стратегия соответствует максимальной плотности насыщения популяции особями, L-стратегия отвечает нижней плотности насыщения и r-стратегия является флюктуирующей между этими полюсами
Кадмон и Шмида (Kadmon, Schmid, 1990)	Пять типов демографических стратегий, отличающихся плотностью популяций, способностью формировать почвенный банк семян и типом распространения семян
Б.М. Миркин (1986)	Пять типов стратегии: K-виоленты, S-экологические пациенты, S ₁ -фитоценотические пациенты, R-эксплеренты, R ₁ -фитоценотические эксплеренты

В соответствии с наличием этих свойств тот или иной вид относят, по О.В. Смирновой, к одной из перечисленных выше категорий. Из всех попыток развития исходной идеи о стратегиях видов эта оказалась наименее удачной, поскольку положенные в ее основу критерии относительно и неопределенны. Это в первую очередь касается конкурентоспособности и толерантности видов. Так, например, *Aegorodium podagraria* – действительно, толерантный вид по отношению к ряду широколиственных древесных пород, но она же – ярко выраженный конкурентный вид по отношению к ряду напочвенных зеленых мхов и даже по отношению к весенним эфемероидам, которых она быстро вытесняет из своих популяционных полей.

Типы выделяемых стратегий, естественно, оказываются различными в зависимости от того, какие свойства видов и популяций кладутся в основу системы и на каких принципах выполнена

редукция многопризнаковости популяций. В целом, разработка концепции жизненных стратегий видов растений шла от одномерного к многомерному подходу (Whittaker, Goodman, 1979, Болюх, 1996). При этом многими авторами было показано, что «чистых стратегий» при любом их определении очень мало и, как правило, виды растений реализуют промежуточные стратегии (Демидова, Уланова, 2006, Ильина, 2006 и др.).

В настоящее время ведется активная работа по созданию единого перечня признаков растений для оценки стратегий их жизни (Weiher et al., 1999). Количество таких признаков колеблется от 50 до 6–10 (McIntyre et al., 1999). Такие признаки, очевидно, должны быть связаны в определенные комплексы – синдромы признаков. По Бредшоу (Bredshaw, 1969), оценка стратегии жизни видов растений должна включать в себя три главных показателя:

- 1) характеристику вида с точки зрения его возможностей в отношении факторов экологической среды, то есть экологическую амплитуду вида в ее чистом виде;
- 2) характеристику вида с точки зрения его взаимоотношений с другими видами;
- 3) оценку приспособления вида к сожитию с другими видами.

Развитие концепции стратегий жизни растений привело к важному открытию: отличаются не только стратегии разных видов растений, отличаются стратегии, которые реализуют разные популяции одного и того же таксономического вида растения. Один и тот же вид растения в разных условиях, представленный конкретными популяциями, может реализовывать разные стратегии жизни. Межпопуляционная подвижность стратегий реально существует и проявляется, когда разные популяции одного вида растения оказываются в заметно отличающихся эколого-ценотических условиях.

К.А. Куркин (2002) привел ряд примеров, как на дугах типичные эксплеренты фактически являются пациентами. С.А. Дубравина (1998) показала, что земляника лесная *Fragaria vesca* в основных лесах реализует тактику пациента, на антропогенных местообитаниях – эксплерента. М.Р. Турбина и А.К. Махнев (1999) установили, что в условиях стресса популяции скерды кровельной *Crepis tectorum* переходят от r-стратегии к K-стратегии. М.В. Марков (1990) даже описывает случаи перехода одного и того же вида

растений в ряду жизненных форм «однолетники – двулетники – многолетники» в зависимости от условий произрастания.

В настоящее время отсутствует теоретически обоснованная комплексная методика определения того, какую именно стратегию в действительности реализует та или иная популяция. Тем не менее основные признаки, которые могут быть положены в основу оценки стратегий популяций уже достаточно понятны, если использовать базовую идею континуума r ... K -стратегий об альтернативном вкладе органических веществ либо в размножение, либо в формирование вегетативных органов. Это позволяет распределять виды растений и их конкретные популяции в двухмерном пространстве на основании этих двух основных признаков, которые характеризуют стратегию растения (рис. 10.2).

На оси абсцисс откладывается размер фитомассы растений, на оси ординат – репродуктивное усилие. Это удобно при сравнении популяций одного вида или популяций видов растений, ве-

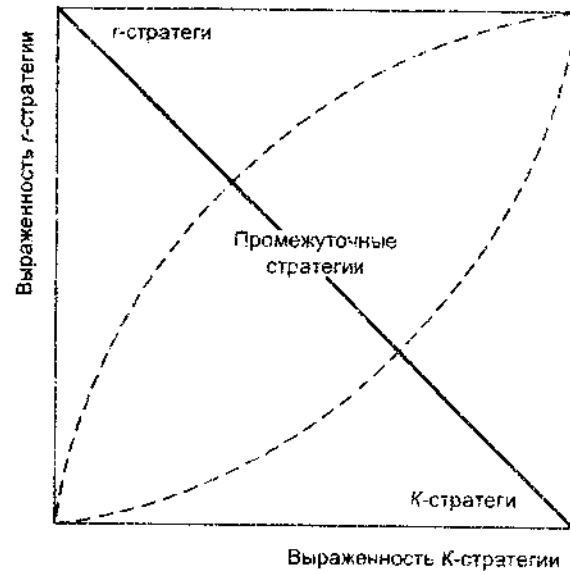


Рис. 10.2. Пространство распределения популяций в континууме двух признаков: выраженность K -стратегии (фитомасса особи) и r -стратегии (репродуктивное усилие)

личина фитомассы особей которых отличается друг от друга только на один-два порядка. В случае сопоставления очень разноразмерных растений (например, деревья и однолетние травы) целесообразнее использовать логарифмическую шкалу или, что проще, принимать максимальный вес особи в выборке популяций за 100%, а остальные веса представлять в процентах от этой величины.

На оси ординат откладываются значения репродуктивного усилия. Оно варьирует от 0 до 100%, и прибегать к преобразованию шкалы в этом случае нет надобности. Главная диагональ квадрата континуума r ... K -стратегий с помощью эллипса делится на три равные части. Зона эллипса отвечает пространству растений промежуточных стратегий, левая верхняя зона – растениям r -стратегий, правая нижняя зона – растениям K -стратегий. Такой метод позволяет достаточно объективно, на основе количественных признаков сопоставлять как стратегии видов растений, так и их отдельных популяций.

Так, Ю.А. Злобин и В.М. Кохановский (1991) при исследовании десяти популяций лука медвежьего *Allium ursinum* из разных местообитаний обнаружили (рис. 10.3), что на природных охраняемых территориях популяции (популяции 1, 2, 7) реализуют K -стратегию, но по мере нарушения фитоценозов, наблюдающегося в зонах рекреации и зеленой зоне г. Сумы у популяций (3, 10, 5) усиливается тенденция к r -стратегии. Популяции *Allium ursinum* в пространстве r ... K -диаграммы явно образовывали отчетливый континуум стратегий. На его протяжении средняя фитомасса генеративных особей уменьшалась примерно в 3 раза, а репродуктивное усилие возрастало в 2 раза. Способность популяций гибко менять стратегии является адаптивным механизмом, расширяющим их экологическую нишу. Имеются аналогичные данные и по другим видам растений.

Сходный, но чисто эмпирический подход позже был разработан Вестоби (Westoby, 1998), который предложил ординировать популяции по трем осям (треугольник LHS), отображающим основные морфометрические признаки растений (площадь листьев, фитомассу, высоту, вес семян и др.).

Информативной и наглядной оказывается комплексная оценка своеобразия каждой отдельной популяции сразу по широкому набору признаков особей популяции и признаков самой популяции. Это удобно осуществлять методом лепестковых (круговых)



Рис. 10.3. Положение десяти популяций лука медвежьего *Allium ursinum* на фрагменте диаграммы *r-K*-стратегий. По мере ухудшения условий произрастания происходит смена типа стратегии популяций в сторону усиления у них *r*-стратегии

диаграмм. На рис. 10.4 представлены такие диаграммы для четырех популяций птицемлечника зонтичного *Ornithogalum umbellatum*, которые показывают, что эти четыре популяции неидентичны как по морфологическим параметрам отдельных особей, так и по структурным популяционным показателям (Кричфалуший, Мезев-Кричфалуший, 1994). Тот факт, что у одного и того же вида растения разные популяции могут осуществлять разные стратегии жизни, адаптируясь к конкретным условиям произрастания, является важным открытием в популяционной экологии растений.

Безусловно, существует и дифференциация стратегий между особями одной и той же популяции. Е.Л. Любарским (1985) описаны так называемые функциональные группы растений в фитопопуляции:

- 1) растения, выполняющие функцию прироста фитомассы;
- 2) резервная группа, обеспечивающая устойчивость популяции при неблагоприятных условиях;

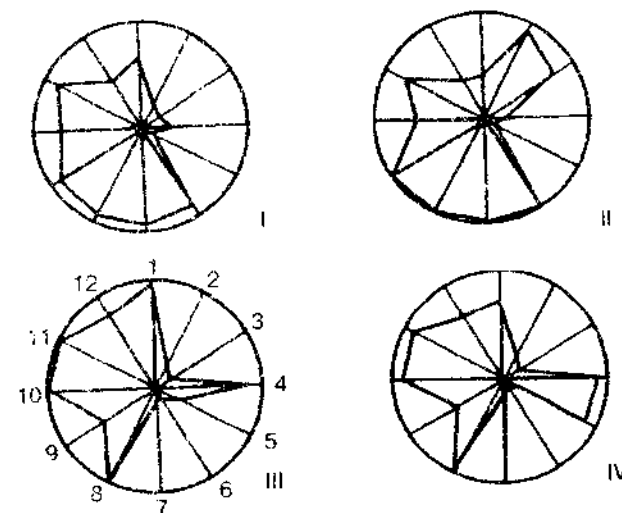


Рис. 10.4. Разные варианты эколого-ценотической стратегии птицемлечника зонтичного:

I-IV – четыре самостоятельных популяции; 1 – общая фитомасса, г/м²; 2 – плотность популяции, шт./0,25 м²; 3 – фито-масса генеративных растений, г/м²; 4 – количество семян, шт./особь; 5 – количество семян, шт./м²; 6 – количество луковичек, шт./особь; 7 – количество луковичек, шт./м²; 8 – долевая площадь листьев, см²/г; 9 – отношение фитомассы надземных органов к общей фитомассе, г/г; 10 – отношение фитомассы подземных и надземных органов, г/г; 11 – отосинтетическое усилие, г/г; 12 – репродуктивное усилие, % (по В.В. Кричфалуший и Г.М. Мезев-Кричфалуший, 1994)

- 3) группа, реализующая функцию вегетативного или генеративного размножения.

Таким образом, варьирование стратегий жизни – это не только свойство видов растений, но свойство их популяций и даже групп особей.

Популяции и биоценозы. Межпопуляционные взаимодействия

Популяции разных видов растений могут быть отделены друг от друга четкими границами, но обычно популяционные поля накладываются друг на друга, и растениям разных таксономических видов приходится жить на одной территории. Вследствие слабой дифференциации экологических ниш зеленых автотрофных растений создаются предпосылки для формирования межпопуляционных отношений, направленных на получение преимуществ в использовании ресурсов местообитания.

11.1. Формы взаимоотношений между популяциями разных видов растений

Межвидовые отношения растений составляют самостоятельную проблему фитоценологии, которая изучает их на уровне видов растений. В ценопопуляционных исследованиях задача другая — установить значение межпопуляционных отношений для состояния особей растений и особенностей ценопопуляций. Исходной формой реагирования популяций на внешние биотические воздействия является изменение характера роста и морфоструктуры особей, перераспределения веществ по растению, репродуктивного усилия, выживаемости. В конечном итоге такие трансформации особей приводят к изменениям численности особей, популяционной плотности, виталитетной, возрастной и онтогенетической структуры популяций, то есть к формированию качественно новых параметров популяционных полей.

Взаимоотношения между растениями в сообществах многообразны. Малькольм (Malcolm, 1966) насчитывал 81 теоретически

Таблица 11.1. Типы взаимоотношений между растениями разных популяций

Тип взаимоотношений	Условное обозначение	Характер отношений
Комменсализм	+0	Выгодно растениям одного вида и безразлично для другого
Амменсализм	-0	Невыгодно растениям одного вида и безразлично для другого
Мутуализм	++	Отношения взаимовыгодны для обоих растений
Конкуренция	--	Отношения взаимно невыгодны

возможный и 10 реальных типов взаимоотношений растений. Ориентироваться в основных типах этих отношений можно по схеме, приведенной в табл. 11.1, где «+0» означает комменсализм, «-0» — амменсализм, «++» — мутуализм и «--» — конкуренцию. Различают *симметричную конкуренцию*, когда два взаимодействующих вида одинаково негативно действуют один на другой, и *асимметричную конкуренцию*, когда такого равновесия нет. Фитоценозы, как правило, многовидовые образования, поэтому растения одного таксономического вида, находясь в специфической среде, сформированной популяциями всех других видов данного деноза. В этом случае имеет место диффузная конкуренция (Пинанка, 1981).

Все варианты межвидовых отношений некоторые авторы (Harper, 1977) предпочитают называть интерференцией, а частный случай, когда она ведет к снижению численности особей, именуют конкуренцией. В узком смысле слова конкуренция предполагает прямое специфическое воздействие, снижающее количество и доступность ресурсов. Этой терминологии придерживается сравнительно небольшое число авторов популяционных работ. Обычно используется термин «конкуренция» в широком его значении.

В основе всех типов межпопуляционных отношений, безусловно, находится средообразование — выраженное изменение экотопа под влиянием жизнедеятельности растений. Средообразование само по себе ведет либо к отношениям конкуренции, либо к отношениям благоприятствования. Принято считать, что в ценогенезе ведущую

роль играют конкурентные отношения, но более тщательные исследования показывают, что не менее важны и положительные взаимосвязи, роль которых часто недооценивается.

11.2. Межпопуляционные взаимоотношения

11.2.1. Взаимное благоприствование

Взаимопомощь между растениями может проявляться в разных формах: улучшения роста, в ходе которого увеличивается размер и масса растения, повышении эффективности размножения и в благоприствовании прорастанию семян и выживанию всходов и проростков.

А.А. Часовенная (1951) одна из первых обнаружила, что при прорастании семян (она работала с семенами культурных растений) групповое положение семян и близость их корневых систем подчас благоприствуют лучшему формированию проростков. Она назвала это явление хеморизотаксисом. Позже Ю.В. Титовым (1978) для этого явления было предложено другое название — эффект группы. В большинстве случаев эффект группы — результат определенной кооперации особей. Эффект группы обычно регистрируется только у всходов, проростков и ювенильных растений. Позже он наблюдается много реже.

Природа представила живым организмам для оказания помощи друг другу не так уж много каналов и способов. В сущности, главных из них всего два. Первый — сигнальная система оповещения. Он популярен в современной газетной публицистике и трактуется как получение одним растением от других определенных сигналов, которые якобы несут полезную информацию о приближающейся опасности или о наличии в каком-то месте необходимых ресурсов. В работах профессиональных ботаников данных о такого рода «информационных сетях» нет. Очевидно, что в мире растений они отсутствуют. Да и понятно почему. Совсем не потому, что изменения всякого рода биопотенциалов, электрических потенциалов и т. п. не могут создаваться растениями, а потому, что такие сигналы для растений бесполезны. Особи растений неподвижны, и, даже получив сигнал о приближении животного, которое будет, например, объедать его листья, растение таким сигналом воспользоваться не сможет. Эволюция не создает нецелесообраз-

ных структур и функций, и по одной этой фундаментальной причине сигнальная система, столь всесторонне развитая у животных и человека, у растений отсутствует. Хотя отдельные случаи биохимического сигнализирования все же имеют место. Некоторые из них были упомянуты в главе 1. В этом направлении необходима кропотливая работа профессионалов.

Второй канал отношений типа комменсализма или мутуализма состоит в изменениях среды обитания так, что она становится более благоприятной для особей других видов. По существу, только этот канал, который В.Н. Сукачев (1956) называл трансбиотическим, и может лежать в основе благоприствования при со-обитании растений.

Отношения типа мутуализма и комменсализма у растений разных видов в сообществах могут регистрироваться в форме их положительной ассоциированности, когда особи разных видов имеют более частую совместную встречаемость на одних и тех же площадках по сравнению с их случайным размещением. Причины положительной ассоциированности могут быть самыми разными. В некоторых случаях растения могут произрастать по соседству просто потому, что у них сходные требования к экологической обстановке. Совместное произрастание особей одного вида может быть следствием тяжелых семян при отсутствии механизмов их дальнейшей транспортировки. Но во многих случаях положительная ассоциированность отражает именно взаимопомощь между соседними растениями.

В природных условиях нередко наблюдается, что непосредственно вокруг взрослых особей многолетних растений отсутствует их собственное возобновление. Существуют и другие явления, когда вокруг крупных особей растений, выступающих в роли растений-нянек, появляются зоны, в которых улучшается приживаемость всходов и рост особей или своего, или других видов растений. Случаев комменсализма такого типа описано немало. Мак-Олиф (McAuliffe, 1984) в пустыне Сонора в США наблюдал, как вокруг крупных взрослых особей древовидного кактуса *Opuntia fulgida* возникают зоны, в которых много лучше, чем вне их, приживаются всходы других видов кактусов (*Mamillaria*, *Echinocereus*). По мнению Мак-Олифа, покровительство со стороны растений-нянек в этом случае состоит в защите нежных сочных всходов от поедания травоядными животными. Валиенте-Бенуе и Эскурра (Valiente-Benuet, Ezcurra, 1991) осуществили проверку целой

группы гипотез, объясняющих причину появления в пустынях Мексики всходов кактусообразного молочая *Pedilanthus tasciagrus* почти исключительно под пологом крупных кактусов или некоторых местных кустарников. Оказалось, что в этом случае растения-няньки улучшают местообитание для своих подопечных главным образом за счет снижения прямой солнечной радиации и уменьшения дневной температуры, обеспечивая более мягкие условия для поддержания водного баланса молодых растений. Примечательно, что поселялись подопечные растения в основном в северном секторе по отношению к растению-няньке.

Карлссон и Каллаган (Carlsson, Callaghan, 1991) при изучении биологии осоки *Carex bigelowii* в субарктической тундре шведской Лапландии обнаружили, что ее всходы появляются и выживают, как правило, в непосредственной близости к одному из двух обычных здесь кустарничков – кассиопеи *Cassiope tetragona* или водяники *Empetrum hermaphroditum*. Для выяснения механизма благоприятного действия няnek на своих подопечных Карлссон и Каллаган провели широкую серию опытов, высевая семена осоки на открытых местах, под пологом кустарников, под небольшими деревянными щитами, а также на удобряемые участки. Результаты этих опытов показали, что вечнозеленые кустарнички являются хорошими няньками для осоки в первую очередь тем, что защищают ее всходы и проростки от действия холодных ветров, создавая благоприятный микроклимат.

Широко распространены позитивные связи деревьев и подростов. В саванноподобных лесах южной части США подрост дуба поселяется в основном под пологом низких кустарничков. Под защитой растений-покровителей у дуба выживает 63% всходов и мелкого подростов, а без нее только 17% (Callaway, D'Antonio, 1991). В умеренных широтах растениями-няньками для подростов хвойных древесных пород являются береза и осина. Хвойные породы, и в первую очередь ель, плохо возобновляются на открытых местах. Вырубки первоначально зарастают березой и осинкой, и уже под их пологом начинает появляться самосев ели. Правда, в этом случае в отношениях типа «помощь» есть две особенности. Первая состоит в том, что попарной связи «нянька – подопечное растение» здесь обычно нет. Опека носит групповой характер: сразу вся популяция березы выступает как нянька ко всей субпопуляции всходов и молодого подростов ели. И отношения няnek и подопечных не сводятся к одному только благоприятствованию.

В период зимних ветров наблюдается охлестывание хвойных растений побегами березы, если они размещены в непосредственной близости к своим нянькам.

Таким образом, отношения типа «нянька – подопечное растение» могут рассматриваться как достаточно широко распространенный механизм совместной жизни в мире растений. Понятие о нишах возобновления, которое в первоначальной трактовке сводилось к появлению в фитоценозах участков с пониженной силой конкурентного давления основных ценозообразователей, приходится пересматривать и включать в него участки выраженного покровительства взрослых особей всходам и подросту.

Родительская стратегия помощи потомству у растений выражена меньше, чем у животных, где часто наблюдается активная и самоотверженная забота взрослых особей о своем потомстве. Правда, у растений, образующих клоны, молодые побеги получают от хорошо развитых центральных немало органических веществ, минеральных солей и воды. Смертность раметов вблизи материнских растений много ниже, чем в отдалении от них, и функциональная интеграция между раметами одного клона является существенным способом взаимного благоприятствования у растений (Hutchings, Bradbury, 1986), хотя она и не универсальна для всех клоновых растений.

При семенном размножении известны случаи благоприятствования родительских особей своим потомкам. Так, крестовник *Senecio jacobaea* имеет прикорневую розетку листьев, но, когда созревают и рассыпаются семена крестовника, эти листья уже отмирают. Образуются пятна голый почвы прямо у стеблей материнских особей. Именно здесь прорастают семена и приживаются всходы, тогда как в других местах при сомкнутом луговом травостое им прижиться трудно (McEvoy, 1984). Как внутривидовое благоприятствование можно рассматривать приуроченность подростов ели в климаксовых еловых сообществах к гниющей еловой древесине.

Видов помощи друг другу у растений немало, хотя они не всегда очевидны. Известна полезная роль бобовых: связывая азот воздуха, они существенно облегчают условия азотного питания своим соседям. Еще Кирхнер (Kirchner et al., 1904) описывал случаи заметного повышения жизнеспособности елового подростов при произрастании в непосредственном соседстве с азотфиксирующим бобовым растением жарновцом метельчатым *Sarothamnus scoparius*. Сходные положительные эффекты наблюдаются у

микоризных растений по отношению к их соседям. Даже простое притенение почвы соседними растениями, повышая влажность почвы, резко ускоряет процесс микоризации первичных корешков. Это очень важный вид помощи, так как среди цветковых растений микориза зарегистрирована у 80% видов.

В условиях пустынь и тундр определенные виды растений укрепляют субстрат и обогащают его органическими веществами, необходимыми для их соседей. Растения с глубокой корневой системой оказывают помощь своим мелкокорневым видам растений, осуществляя перекачивание полезных минеральных веществ из глубоких слоев почвы в поверхностные. Интересным случаем содействия популяций одного вида растения популяциям другого вида является взаимосвязь между растениями из рода лебеды *Atriplex* и типичными галофитами в условиях пустынь и полупустынь. Здесь два вида лебеды *Atriplex vesicaria* и *A. nummularia* благодаря глубокой корневой системе извлекают из нижних горизонтов почвы немало солей, главным образом хлоридов. После отмирания лебеды эти соли остаются в верхнем слое почвы толщиной в 0–5 см. Из года в год идет засоление верхнего горизонта почвы, и в сообщество получают возможность внедриться солеросы и солянки (Sharma, Tongway, 1973). Так, «дружеская» помощь лебеды помогает расселению галофитов и служит пусковым механизмом для сукцессии от солонцов с захороненным соленосным горизонтом к солончакам с поверхностным засолением. Рассмотренный случай является, по существу, универсальным: в любой сукцессии растения первых ее звеньев помогают заселить новую территорию растениям заключительных фаз сукцессии.

В ряде случаев сообитанию растений помогает *аллелопатия* – прижизненное выделение растениями биологически активных веществ (колинов и других их разновидностей). Такие вещества обеспечивают внутривидовое благоприятствование тем, что тормозят прорастание семян других видов, произрастающих в данном сообществе, не дают конкурентам внедряться на уже занятую территорию, но при отсутствии аутоотоксичности не препятствуют росту растений своего вида. Аллелопатические активные вещества обладают эффектом последействия: постепенно накапливаясь в подстилках, они влияют на свойства регенерационных ниш. Сами подстилки играют двойную роль. С одной стороны, в них из года в год идет накопление разного рода колинов, а с другой стороны, они обладают способностью их дезактивировать (Чер-

нобай и др., 1987). Уиттекер и Фини (Whittaker, Feeny, 1971) выделили особый класс прижизненно продуцируемых растениями органических веществ – *кайромонов*, которые приносят пользу реципиенту. Их детальное изучение показывает, что взаимодействие растений через летучие выделения (их зарегистрировано уже около 7000 видов) более существенны и более распространены, чем считалось раньше (Baldwin et al., 2006, Goff, Klee, 2006). Даже аутоотоксические выделения по-своему полезны растениям, задерживая прорастания семян в неблагоприятный для выживаемости всходов сезон года. Вообще создание специфической биохимической среды в фитоценозах является не только механизмом конкуренции, но и способом содействия при совместном существовании.

У растений, нуждающихся в перекрестном опылении, при произрастании группами увеличивается продукция семян и плодов, так как повышается вероятность опыления не только ветром, но и насекомыми. Опылители вообще предпочитают посещать в первую очередь массивы цветущих растений, а не выискивать отдельные цветки поодиночке. У калины *Viburnum opulus* продукция плодов при произрастании группами по 10 особей возрастает на 22,7% по сравнению с единичными кустами (Krannitz, Maun, 1991).

В группах особей и цветки заметнее, и пахучие вещества, на которые ориентируются многие насекомые, имеют более высокую концентрацию. Подобным образом особи синяка *Echium vulgare*, образующие крупные скопления, привлекают больше насекомых-опылителей, и бесполезные потери пыльцы снижаются (Klinkhamer, Jong, 1990).

Одновидовые группы растений, дающие им преимущества, оказываются обычным явлением практически у всех растений. Подсчитано, что у трав такие поселения имеют численность от 20 до 4 тыс. шт. особей и занимают площадь от 2 до 300 м², а у деревьев насчитывают от 60 до 30 тыс. экземпляров, размещающихся на площади от 10 до 10 000 м² (Levin, 1988). Так возникают особи, которые имеют наибольшую жизнеспособность именно при групповом произрастании. Одной из первых их выявила Е.Н. Синская (1930–1931) и назвала *синэкотипами*. Наличие благоприятно действующих соседей в таких случаях, подчеркивала Е.Н. Синская, по своему эффекту «могущественнее», чем влияние абиотических факторов. Позже возникновение подобных синэкотипов у клевера ползучего *Trifolium repens* и одуванчика лекарственного *Taraxacum officinale* описывал Теркингтон (Turkington, 1989).

Взаимоотношения типа помощи, закрепляясь в ходе микроэволюции, приводят к образованию особых форм и рас внутри одного вида. В дальнейшем такие ценотипы могут превращаться в самостоятельные виды, сообитание которых закреплено генетически. Козволюция занимает достаточно важное место в организации растительных сообществ. Нередко именно она позволяет сосуществовать видам, имеющим сходные экологические ниши. Тем не менее изучение позитивных отношений растений в популяционной экологии и законов сосуществования пока остается, по выражению Брукера и Каллагана (Brooker, Callaghan, 1998), «пренебрегаемым направлением в исследованиях», но на этом направлении возможно много новых важных открытий.

11.2.2. Конкуренция

Наибольшее внимание исследователей всегда привлекала конкуренция, выступающая как ведущее и ограничивающее начало в межпопуляционных связях. Трофическая эквивалентность видов зеленых растений ведет к обострению конкурентных отношений, создает стимул для формирования механизмов конкурентной вооруженности видов. «Конкуренция в природе представляет собой важный постоянно действующий фактор», – подчеркивали О. Солбриг и Д. Солбриг (1982:387). Предпосылкой конкуренции является наложение сфер использования ресурсов и (или) сфер средообразующего воздействия. В конкурентных отношениях следует различать конкуренцию за территорию и конкуренцию за ресурсы. Первая категория конкуренции представляет собой не только соревнование за занятие определенного объема пространства, но и за совокупность условий и ресурсов, которые имеются на данной территории.

Удельный вес конкуренции в общем ряду факторов ценогенеза, как показали многочисленные исследования, очень разный в разных типах фитоценозов. В растительных сообществах с дефицитом влаги и минеральных веществ в ценогенезе преобладает чисто экологическая составляющая, а в климаксовых лесных и луговых сообществах – межвидовые отношения растений. По оценке Е.И. Журавлевой и В.С. Ипатова (2005), в заболоченных сосновых лесах роль экологических факторов составляет около 50%.

Конкурентная способность видов уменьшается или увеличивается в зависимости от конкретной фитоценотической обстановки, что получило название *эффекта Монгмери* (Montgomery, 1912). На начальных этапах ценогенеза конкуренция минимальна: видовые популяции находятся в фазе иммиграции и свободно распределяются по экологическим нишам, ресурсы экотопа еще не исчерпаны, популяционные поля часто изолированы друг от друга.

Главной ареной конкуренции являются поздние стадии сукцессии. Основные формы межпопуляционных взаимодействий здесь раскрыты Кнаппом (Кларр, 1974). Они состоят в перерастании конкурента по высоте, подрастании под полог конкурента, когда на первый план выдвигается корневая конкуренция, вrastание в популяционное поле конкурента за счет длинных корневищ или корневых отпрысков, краевом подавлении плотными клоновыми структурами и просто «переживании» конкурента за счет большей продолжительности жизни особей.

Конкуренция ограничивает реализованную экологическую нишу данной популяции, приводя иногда к гибели части особей. При этом внутри популяции происходит достаточно жесткий отбор претендентов на продолжение рода. Конкретные механизмы такого отбора могут быть различными. Это, в первую очередь, может быть принцип «выживает сильнейший». Например, на стадии всходов молодых растений преимущество имеет тот, кто смог быстрее всех выйти в более высокий ярус, остальные погибают из-за затенения. По фону выраженной конкуренции растения изменяют характер модулярной структуры (Franco, 1986).

Одним из общеизвестных эффектов конкуренции между растениями является подавление взрослыми, мощно развитыми особями своих ближайших соседей так, что вокруг них образуются концентрические зоны пониженного обилия типичных для данного сообщества растений. Ланге и Рейнольдс (Lange, Reynolds, 1981) назвали это явление *эффектом гало*.

Пластичность растительных организмов, способность изменять жизненную форму, стратегию жизни и онтогенетическую тактику ведут к смягчению прямых конкурентных взаимодействий. Смягчение конкуренции достигается также экологической специализацией, фенологической изолированностью, различиями фитоценоритмотипов. Конкурентные отношения ценопопуляций смягчает и реализация принципа минимизации

взаимодействия ярусов между собой, который был сформулирован В.С. Скулкиным (1978). Ряд последних работ подтверждает широкую сферу его действия.

В этом направлении уже накапливается фактический материал. Например, у костра безостого листа в чистом посеве ориентированы под углом 75°, а в пятикомпонентной травосмеси как приспособление к новым условиям освещения – под углом 30° (Мандрыкина, Пелипенко, 1983). У веснянки весенней *Erophila verna* все пространственные особенности популяции оказались зависящими от наличия сильных конкурентов – двух видов овсяницы *Festuca psammophyla* и *F. duriuscula* (Symonides, 1983). Сосна под влиянием березы формирует более длинную хвою, но вес ее становится меньше (Danusevičius, 1973). У клевера мясокрасного *Trifolium incarnatum* и плевела многоцветкового *Lolium multiflorum* конкуренция уменьшала среднюю массу особей и вела к повышению их дифференциации по размеру (Weiner, 1985). В лесных сообществах конкуренцию снижают и чисто физиологические механизмы: у древесных растений и кустарников оптимум фотосинтеза лежит при температуре 20–30°, а у лесных трав обычно на уровне 10–20° (Лархер, 1978).

Фактически в субклимаксовых и климаксовых сообществах прямая конкуренция между растениями оказывается гораздо меньше, чем это можно было бы ожидать. Отдельные исследователи вообще считают, что перекрытие экологических ниш в климаксовых сообществах меньше, чем в сукцессионных, а следовательно, и конкурентные отношения мягче. По мнению Р. Уиттекера (1980: 89), «сообщество – это система взаимодействующих, дифференцированных по нишам видовых популяций, которые имеют тенденцию дополнять друг друга в большей степени, чем прямо конкурировать». Математическое моделирование показывает (Slatkin, 1974, Agren, Fagerström, 1984), что два экологически сходных вида могут существовать в одной и той же нише одновременно за счет стохастических факторов: случайностей в разбросе семян по территории и несовпадения вероятностей их прорастания.

Механизмы смягчения конкуренции тем не менее не могут обеспечить полного расхождения экологических ниш ценопопуляций. Поэтому одновременно с эволюцией, направленной на смягчение конкуренции, осуществлялось конкурентное вооружение видов. Солсбери (Salisbury, 1929) описал несколько основных типов конкурентной вооруженности видов растений. В их число

входят:

- 1) мощный рост в высоту, названный позже *законом высоты Блестейла*, позволяющий затенять конкурирующее растение, вынося свои листья выше уровня расположения листьев этого растения;
- 2) максимизация продуктивности, обеспечивающая общее повышение размерности особей;
- 3) раннее развитие и быстрый рост на начальных этапах онтогенеза;
- 4) способность жить на органическом опаде;
- 5) наличие вегетативного размножения, позволяющего быстро занимать территорию;
- 6) высокая семенная продуктивность, особенно полезная растениям ранних фаз сукцессии;
- 7) разнообразие способов прорастания семян;
- 8) аллелопатия, состоящая в прижизненном выделении ингибиторов разной химической природы.

Все эти формы конкурентной вооруженности видов реализуются в первую очередь на ранних фазах онтогенеза растений, когда конкуренция оказывается наиболее жесткой, а уязвимость растений к конкурентным стрессам максимальной. Свойство конкурентности зависит от жизненной формы растения, скорости роста, развитости листовой поверхности и корневой системы (Rosch et al., 1997).

Вооруженность конкурирующих видов не является неким абсолютом. Абстрактное ранжирование видов растений по их конкурентной способности не отвечает природе межпопуляционных отношений. Л.Г. Раменский (1952) писал, что нет растений с высокой конкурентной способностью вообще, она по-разному проявляется в различной природной обстановке.

Е.И. Курченко (1987) предложила свойство видов противостоять общей фитоценотической плотности и конкурентному давлению называть *ценостатностью*. За счет интегрирования свойств ценостатности разных видов в любом сообществе формируется способность противостоять внедрению в него посторонних видов. Эта способность получила название *фитоценотического барьера*. Он может оцениваться количественно (Злобин, 1968).

11.3. Принцип конкурентного исключения и сосуществование популяций

Принцип конкурентного исключения был сформулирован Ф. Гаузе (1934) следующим образом: не похоже, чтобы два вида с одинаковым типом питания достаточно долго сохранялись на одной и той же территории – один из них вытеснит другой вид. В основу принципа конкурентного отношения Гаузе были положены опыты по совместному культивированию инфузорий.

Известно много фактов, когда не только у низших организмов, но и у высших растений этот принцип не соблюдается. Такие случаи получили название *парадокса сосуществования*. Например, известен парадокс сосуществования планктонных водорослей, когда разные их виды находятся в одной и той же экологической нише без взаимного вытеснения. Парадокс до сих пор не имеет однозначного объяснения. В ряде случаев сосуществование особей одного вида и сосуществование особей разных видов в одном и том же месте объясняется благоприятными условиями и избыточным количеством ресурсов, в других случаях возможно хотя бы незначительное расхождение в способах или времени использования ресурсов, в третьих – неравномерностью распределения ряда ресурсов в пространстве. В целом, особи и виды растений всё же могут длительное время сосуществовать без взаимного вытеснения.

Принцип конкурентного исключения в крайней его форме редко наблюдается в растительных сообществах. Он имеет место только в сравнительно нечасто встречающихся случаях, когда динамика популяции определяется только одним каким-то ресурсом, и он находится в минимуме.

11.4. Фитофаги и межпопуляционные взаимоотношения

Непростыми являются отношения между растениями как автотрофными организмами и фитофагами разных видов, которые используют фитомассу в качестве корма. В агрофитоценозах фитофаги рассматриваются только как вредители, с которыми надо бороться, но в природных условиях это не всегда так, да и в посевах полное уничтожение всех фитофагов не является благом. Оуэн (Owen, 1980) провел тщательное исследование этой проблемы и показал, что при определенной численности фитофагов как рас-

тения, так и фитофаги получают долговременные преимущества за счет более быстрого возвращения биогенных веществ в почву и общего убыстрения круговорота веществ.

Известно, что частичные повреждения растений фитофагами убыстряют рост растений. Е.С. Кирильчук (2007) наблюдала ускорение развития у шести видов бобовых трав на пастбищном градиенте, когда у растений в процессе выпаса пасущиеся животные отчуждали часть фитомассы. Регистрировалось четыре основных фазы: вегетация, бутонизация, цветение и плодоношение. Оказалось, что, чем больше пастбищная нагрузка, тем быстрее протекает онтогенез растений. Со статистической достоверностью не менее 95,0% на участках сильного выпаса по сравнению с контрольными участками общее ускорение прохождения фаз составляло: у люцерны хмелевидной *Medicago lupulina* до 15 суток, клевера лугового *Trifolium pratense*, клевера ползучего *Trifolium repens* и люцерны серповидной *Medicago falcata* до 8–10 суток, у лядвицы рогатой *Lotus corniculatus* и горошка мышиного *Vicia cracca* до 4–6 суток. Этот эффект был обусловлен как прямым отчуждением фитомассы, так и изменением теплового режима на лугах с выпасом животных.

А.М. Гиляров (1990) на основании литературных данных дал описание взаимоотношений зверобоя продырявленного *Hypericum perforatum* с его фитофагом жуком-листогрызom *Chrysolina quadrigemina*. Звербой – растение Евразийского континента – был завезен в Северную Америку случайно и сильно распространился по кормовым угодьям, вытесняя местные кормовые растения. Для борьбы с ним из Европы был интродуцирован жук-листогрыз. Однако оказалось, что в новых условиях фитофаг не может столь эффективно контролировать распространение зверобоя, как он осуществляет это в Евразии. Дело в том, что жук-листогрыз предпочитает сухие, хорошо освещенные луга. Звербой имеет более широкую экологическую амплитуду и в условиях американского континента заселил не только сухие, но и влажные луга, а также притененные местообитания в разреженных лесах. Жук-листогрыз вытеснил звербой с сухих лугов, но в американских условиях оказался неэффективным средством по-

давления зверобоя на преобладающих сырых и влажных лугах.

11.5. Методы изучения конкуренции

Изучение межпопуляционных взаимодействий в природных условиях – трудная методическая проблема. Основные методические подходы здесь складывались в двух направлениях: во-первых, на основе оценок совместной встречаемости особей разных видов с использованием четырехпольных таблиц, во-вторых, на основе регрессии параметров одной популяции в отношении другой популяции.

В пределах одного участка территории фитоценоза особи при полной однородности территории и отсутствии взаимодействия между растениями распределялись бы чисто случайно. На самом деле этого не наблюдается. Между популяциями устанавливается определенная связь, которую, по предложению А.П. Ильинского и М. Посельской (1929), называют *ассоциированностью*.

Исходный материал для учета ассоциированности видов в случае наложения популяционных полей друг на друга ведут по четырехпольной таблице, в которой a – число пробных площадок, содержащих вид А, b – содержащих вид В, c – содержащих оба вида, d – не содержащих растений ни одного из этих видов (табл. 11.2).

Для вычисления ассоциированности предлагалось большое число индексов: коэффициент Жаккарда, коэффициент Серенсена, индекс Одума, коэффициент Юла и др. Наиболее эффективен ТКД (трансформированный коэффициент Дайса), предложенный Б.М. Миркиным и др. (1972).

Конкуренция и взаимное благоприятствование ведут к отрицательной или, соответственно, положительной ассоциированности. Факты такой ассоциированности многочисленны и бесспорны. В их объяснении существуют две альтернативные точки зре-

Таблица 11.2. Четырехпольная таблица для вычисления ассоциированностей

Вид В	Вид А	
	присутствует	отсутствует
Присутствует	a	b
Отсутствует	c	d

ния. Первая в качестве главной причины ассоциированности принимает прямую конкуренцию между видами или прямое взаимное благоприятствование. Вторая, базирующаяся на парадигме континуума, предполагает, что механизмом ассоциированности является независимое восприятие видовыми популяциями неравномерностей экотопа и дифференциация видов по экологическим нишам. Многие современные авторы аксиоматически придерживаются второй точки зрения.

Всегда привлекал к себе большое внимание и другой подход к выявлению отношений между популяциями – регрессия численностей конкурирующих видов. В основу регрессионных моделей межпопуляционных отношений обычно кладут работу В. Вольтерра (1976). Основная его идея состоит в том, что динамика численности любой популяции зависит от соотношения коэффициента размножения и коэффициента потребления экологических ресурсов. Если обозначить эти коэффициенты как m_x и c_x соответственно, то параметр m_x/c_x определит судьбу популяции. В условиях конкуренции сохранится и будет процветать, постепенно вытесняя конкурента, популяция, у которой m_x/c_x больше.

Начиная с работ А. Лотки и В. Вольтерра, активно разрабатываются подобные и более сложные математические модели для анализа процесса конкуренции. Их опубликовано большое число. Но пока они мало пригодны для анализа конкретных ситуаций, а полезны только как инструмент исследования разных форм и эффектов конкурентных отношений. Дефектом таких математических моделей является значительное число упрощений биологических явлений. Видовая популяция реагирует на совокупное действие конкурирующего вида, а каждая конкретная ее особь воспринимает воздействие своих непосредственных соседей. Вариаций в размерности особей и учета ближайших соседей математические модели данного класса не предусматривают. Выпадает из моделирования и гетерогенность состава популяций взаимодействующих видов.

Поэтому сохраняет свое значение метод изучения межвидовых отношений, разработанный А.А. Урановым (1935, 1955) и названный *методом сопряженностей*. Он состоит в выявлении регрессии обилия конкурирующих видов с последующей аппроксимацией таких линий регрессии определенными уравнениями. Мо-

дель базируется на двух предположениях:

- 1) экологический потенциал местообитания связан с количеством вида в отношении $E = -ke$;
- 2) экологические факторы делятся на две группы – делимые и неделимые, то есть ресурсы и условия.

Метод сопряженностей А.А. Уранова неоднократно критиковался (Борисова, Василевич, 1979). Считалось, что он раскрывает поведение подчиненного вида не по градиенту нарастания обилия действующего вида, а по комплексному ценозноклину. Это замечание строится на недоразумении. Метод А.А. Уранова предполагает сознательный выбор учетных пробных площадок, которые должны быть максимально возможно идентичны по всем основным признакам растительности, кроме обилия действующего вида. В таком случае последовательность таких площадок отражает именно эффект межпопуляционных воздействий. Более весомое замечание в адрес метода А.А. Уранова состоит в том, что его модель игнорирует фактор времени во взаимодействии видов растений, что приводит к неявному допущению полной стабилизированности характера межпопуляционных отношений по шкале времени, а это, конечно, не отвечает действительности.

Тем не менее с помощью метода анализа сопряженностей А.А. Уранова было получено немало полезной информации. Положительно оценивал теоретическую базу, лежащую в основе метода А.А. Уранова, Пианка (1981:221), который писал: «Привлекательной альтернативой коэффициентов конкуренции могла бы служить такая мера интенсивности взаимодействия между видами, которая бы оценивала реакцию плотности каждого вида на изменение плотности другого вида».

Все площадочные методы в некоторой степени искажают реальный уровень конкуренции за счет размера и формы учетных площадок. Поэтому перспективны методы выявления межпопуляционных отношений на базе учета ближайшего соседа (Pielou, 1961). Они полнее учитывают прямые взаимодействия соседних особей и позволяют выявлять все возможные варианты отношений взаимодействующих видов.

На основе оценки уровня конкурентной вооруженности нередко предлагались комбинированные индексы для выявления конкурентной способности видов. Например, Грайм (Grime, 1973)

строил такой индекс на четырех показателях:

- 1) высота растения;
- 2) форма роста;
- 3) потенциальная относительная скорость роста;
- 4) способность накапливать слой опада.

Конкуренция – это динамический процесс, но большинство исследований упрощают картину путем одномоментного среза через динамическую картину состояния популяций. Перенос статичной картины на динамичный процесс не всегда дает адекватную оценку конкурентных отношений. Безусловно, большую перспективу будет иметь разработка методов изучения взаимоотношений популяций разных видов растений с учетом фактора времени.

Популяции в стрессовой среде обитания. Адаптации

Природная среда на земном шаре не отличается устойчивостью. На протяжении последних геологических эпох происходили смещения природных зон, потепления сменялись похолоданиями, приходили и уходили ледники. Но в основном это очень медленные процессы. Необычно быстрые смены условий произрастания растений стали наблюдаться с начала развития человеческой цивилизации. Первоначально такие изменения носили локальный характер и не затрагивали биосферы в целом, но с середины XX века антропогенные воздействия получили глобальный характер, а по мощности трансформирующего воздействия на природную среду стали превосходить многие естественные процессы. В результате разного рода антропогенных влияний: интенсивного развития промышленности и сельского хозяйства, урбанизации и демографического взрыва – к началу XXI века природная среда оказалась глубоко трансформированной. Уголки девственной природы стали всё более редкими и находятся либо в малодоступных для человека местах, либо в заповедниках и национальных парках. На этом фоне условия формирования и существования популяций растений во многом изменились.

12.1. Среда обитания растений: природная и антропогенная

Среда обитания растений и их популяций складывается в зависимости от географического положения территории, широты и долготы местности, от природной зоны, исходного характера почвенного покрова, режима выпадения осадков и т.п. Это базовые, исходные компоненты природной среды.

Одновременно жизнедеятельность каждого растения сама по себе трансформирует среду обитания так, что в ней происходят существенные изменения условий и ресурсов жизнедеятельности. Это явление в 1930 г. Г.Н. Высоцкий назвал *пертиненцией*. Пертиненция существенно изменяет в местах обитания ценопопуляций световой режим, характер теплообмена, влажность, свойства почвы, газовый состав атмосферы. Ключевую роль при этом играют мощные средообразователи – эдификаторы. Средообразующая роль ассектаторов невелика, но сочетания ассектаторов подчас могут обладать достаточно выраженным средообразующим воздействием. Пертиненция является результатом средообразующего действия всех растений фитоценоза.

В итоге каждая особь растения и каждая популяция находятся в конкретной эколого-фитоценотической среде обитания, которая выступает как реальная сфера использования ресурсов и восприятия условий и которая в той или иной степени трансформирована другими компонентами биоценоза или человеком.

Роль отдельных особей растений в формировании и изменении свойств экотопа известна давно. Еще в 1914 г. Дж. Негри (G. Negri, 1914) в работе, которая была переиздана в 1970 г., предложил для объема экологического пространства, изменяемого в процессе жизнедеятельности отдельной особи, название «экоид». А.А. Уранов (1965) назвал его «фитогенное поле». Т.А. Работнов (1984) считал более уместной дифиницию «сфера средообразующего воздействия». В настоящее время специалистами используется преимущественно термин «фитогенное поле».

А.А. Уранов выявил основные особенности экологической среды в пределах фитогенных полей. Каждое фитогенное поле имеет центр, совпадающий с положением самой особи растения. По отношению к этой особи фитогенное поле запредельно как в надземной, так и в подземной сфере. По радиусу фитогенного поля параметры среды то плавно, то скачкообразно изменяются. Фитогенное поле в силу этого оказывается как бы мозаичным. Размеры и свойства фитогенных полей изменчивы во времени. Эта изменчивость создается за счет сезонного перераспределения активно растущих частей растений и онтогенетически обусловленной ритмики физиологических и формообразовательных процессов.

В результате совокупного воздействия фитогенных полей в многовидовых растительных сообществах формируется специфическая природная среда, особые условия и особый уровень доступности

ресурсов. Этот комплекс и составляет конкретную среду, в которой существует реальный растительный организм.

В современную эпоху на такую природную среду накладывается трансформирующее воздействие антропогенных факторов. Воздействие человека на природную среду началось вместе с появлением *Homo sapiens*. Наиболее мощным оно стало с момента начала так называемой неолитической революции, то есть примерно 10 тысяч лет назад. К этому времени относят переход древнего человека к оседлому образу жизни и начало земледелия и скотоводства. За прошедшие тысячелетия человек коренным образом преобразовал планету. На значительных участках суши растительный покров уничтожен полностью и заменен городскими и сельскими поселениями, транспортными системами, аэродромами и т.п. конструкциями. Другая часть уничтоженного природного растительного покрова заменена культурными агрофитоценозами – посевами и посадками.

Не менее мощным оказалось и косвенное воздействие человека на природу, состоящее в загрязнении суши и водоемов пестицидами, остаточными количествами минеральных удобрений и различными ксенобиотиками, которые являются отходами сельскохозяйственного и промышленного производства. Так наряду с понятием *природная среда*, которое характеризует естественную среду обитания растений и всех живых существ, появилось понятие *антропогенная среда* как среда обитания, которая полностью создана в результате человеческой деятельности или существенно им трансформирована. Поэт Р. Рождественский имел все основания писать:

*Аэродромы, пирсы и перроны,
Леса без птиц и земли без воды.
Все меньше окружающей природы,
Все больше окружающей среды.*

Антропогенными называют факторы, возникающие в результате случайной или преднамеренной деятельности человека и изменяющие природную среду обитания растений. Они могут быть подразделены на следующие основные группы:

- 1) *физические*, включающие в себя радиоактивное загрязнение, шумовые помехи, вибрации и т.п.;
- 2) *химические*, заключающиеся в загрязнении среды обитания разными химическими соединениями – ксенобиотиками, об-

разующимися как отходы промышленности, сельского хозяйства, транспорта и других видов хозяйственной деятельности;

- 3) *биологические*, которые состоят в распространении видов растений и животных, первоначально не свойственных данной местности.

В последние десятилетия действие антропогенных факторов резко возросло, что привело к возникновению глобальных экологических проблем: парниковому эффекту, кислотным дождям, уничтожению лесов и опустыниванию территорий, загрязнению среды вредными веществами, сокращению биологического разнообразия планеты.

Антропогенные факторы оказывают глубокое воздействие на растительный покров планеты. Все большее количество видов дикорастущих растений стало причисляться к редким и охраняемым. Изменяются структура и характер функционирования популяций растений. Численность и плотность особей в них в одних случаях существенно падает, а в других (у инвазионных видов растений) быстро и катастрофически возрастает. Неуправляемый антропогенез может превратиться в фактор полной деградации и уничтожения растительного покрова.

12.2. Экология популяций

Популяции растений существуют в реальной природной среде, которая, как отмечалось, отличается выраженной изменчивостью и подвержена антропогенным трансформациям. В экологии принято факторы среды, которые не потребляются растениями, но оказывают на них воздействия, составляя фон для жизнедеятельности, называть *условиями*. К основным условиям относятся pH почвенного раствора, температура и т.п. Факторы, которые непосредственно потребляются растениями и распределяются между конкурентами, называют *ресурсами*. Это солнечная энергия, вода, углекислый газ, биогенные элементы минерального питания растений.

При изучении фитопопуляций одной из центральных проблем является их распределение по градиентам природных и антропогенных факторов. Такие градиенты могут быть простыми, когда прослеживается распределение популяций по отношению к одному действующему условию или ресурсу. Гораздо чаще

исследователь имеет дело с комплексными градиентами, основным из которых является *эколого-фитоценотический градиент*.

Математико-статистическим инструментом исследования воздействия экологических факторов на популяции и составляющие их особи является градиентный анализ в сочетании с дисперсионным и регрессионным анализами (Миркин, 1968, 1971). Он позволяет устанавливать, как изменяются особи растений и их популяций при нарастании или снижении уровня действия простого или сложного эколого-ценотического фактора. Следует иметь в виду, что устойчивость особей растений и их экологические связи зависят от пола (у двудомных растений), возраста, онтогенетического и жизненного состояния особей, а устойчивость популяций – от их структуры. Положение оптимальных зон на эколого-ценотических градиентах для отдельных особей и их популяций может не совпадать. Эколого-фитоценотические ареалы популяций всегда шире, чем эколого-фитоценотические ареалы отдельных особей или их внутривидовых групп.

Опыт использования градиентного анализа свидетельствует, что непрямой градиентный анализ более информативен, чем прямой, так как проблемы инструментального учета экологических факторов очень сложны в следствие их динамичности и взаимосвязи, тогда как непрямой градиентный анализ интегрирует все взаимодействия. Правда, при его использовании возникают непростые проблемы интерпретации факторов, которые требуют от исследователя высокой профессиональной грамотности. Тем не менее с помощью градиентного анализа в его разных модификациях получен большой и ценный материал по экологии особей растений и популяций.

Изменения эколого-фитоценотической обстановки в разных природных зонах ведут к географической изменчивости популяций одного и того же вида растения. Так, В.Г. Скляр (1999) на широтном градиенте в пределах северо-востока Украины установила, что виталитет популяций подроста клена *Acer platanoides* возрастал с севера на юг, у подроста ясеня *Fraxinus excelsior* был наивысшим в центральной части градиента, у подроста дуба *Quercus robur* кривая виталитета популяций была двухвершинной.

По наблюдениям А.Р. Ишбирдина с соавторами (2005), у пыльцеголовника красного *Cephalanthera rubra* виталитет популяций

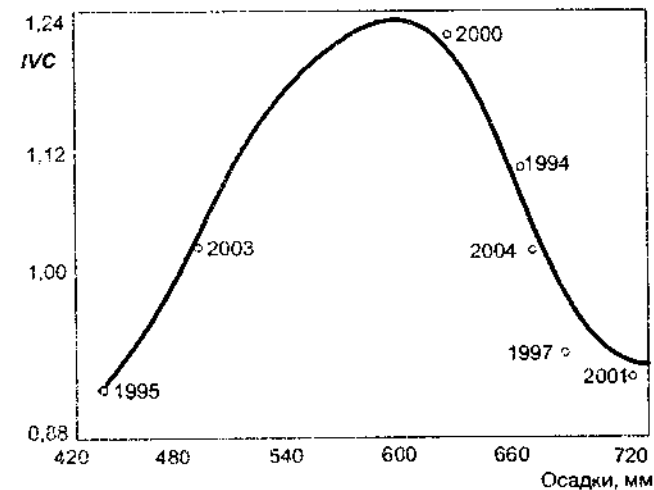


Рис. 12.1. Зависимость виталитета популяции по индексу IVC пыльцеголовника красного *Cephalanthera rubra* от среднегодового количества осадков (мм) в разные годы (по А.Р. Ишбирдин и др., 2005)

существенно изменяется в зависимости от годового количества осадков (рис. 12.1). Как в чрезмерно сухие годы, так и в годы с необычно большим количеством осадков виталитет популяций этого растения падал. Оптимальным было среднегодовое количество осадков в 540–600 мм.

В целом, огромный фактический материал свидетельствует о том, что структура популяций растений четко отражает изменения эколого-фитоценотической обстановки.

12.3. Стрессовая среда обитания и адаптации

Как природные трансформации среды обитания растений, так и ее изменения под влиянием деятельности человека создают для растений стрессовые ситуации, к которым необходимо адаптироваться. Жить – значит постоянно адаптироваться.

12.3.1. Адаптационный процесс

Под *адаптацией* понимают поддержание растениями всех жизненных функций на достаточном уровне при неблагоприятном изменении условий произрастания. Адаптация – одно из основных, базовых понятий биологии. Адаптация обеспечивается механизмом приспособления к условиям обитания как отдельных организмов, так и популяций. Для устойчивого существования популяций растений необходим определенный уровень их обеспечения ресурсами и определенное соответствие условий произрастания требованиям растений. В ходе адаптивного процесса растения приспосабливаются к локальным условиям, в процессе микроэволюции происходит их специализация, вырабатываются стратегии, наиболее эффективные в данной ситуации. В конечном счете формируется индивидуальность популяций, а затем и видов растений.

На уровне особей наиболее важной биологической характеристикой является цена адаптации. В стрессовых условиях адаптируемость к ним может достигаться слишком дорогой ценой. Адаптационные изменения с генетической точки зрения являются модификациями и лежат в пределах нормы реакции генотипа. Они обратимы. Примером может служить сосна обыкновенная *Pinus sylvestris*, которая на болотах приобретает особую карликовую форму и некоторыми специалистами по таксономии даже выделяется в *Pinus sylvestris* var. *uliginosa*. Но после осушения болота такие сосны в процессе роста приобретают вполне типичную форму.

В адаптации популяций следует различать *сопротивляемость* популяций и *упругость* популяций. Сопротивляемость проявляется в том, что при воздействии стрессовой среды популяция поддерживает свою структуру и функциональные связи на прежнем уровне без существенных нарушений. Упругость состоит в смещении определенных популяционных характеристик под давлением стрессового фактора, но после снятия этого неблагоприятного фактора популяция возвращается к прежнему состоянию. Понятия «сопротивляемость» и «упругость» используются и при характеристике адаптационных возможностей отдельных особей растений.

По своей природе процесс адаптации носит комплексный характер. Организмы и популяции по-разному адаптированы к разным факторам среды обитания, а их способность адаптироваться

зависит от возраста и онтогенетического состояния особей, от структуры популяции. Адаптационные механизмы охватывают как морфофизиологические особенности особей, так и структуру и функционирование популяций.

Процесс адаптации затрагивает у растений не только эколого-фитоценоотические стратегии. Он много глубже: в зависимости от силы и продолжительности воздействия неблагоприятных факторов растения в отдельных популяциях изменяют жизненную форму. Л.А. Жукова и Н.В. Готов (2001) установили, что в зависимости от условий в отдельных популяциях подорожника ланцетолистного *Plantago lanceolata* его особи могут формироваться как:

- 1) корневищно-стержнекорневая биоморфа;
- 2) корневищно-кистестержневая;
- 3) корневищно-кистестержневая с ранним отмиранием главного корня;
- 4) стержнекорневая с корневыми отпрысками на главном корне;
- 5) полицентрическая стержнекорневая биоморфа с корневыми отпрысками на боковых корнях.

Такая изменчивость биоморф растений наблюдается в первую очередь в популяциях, находящихся в стрессовых условиях.

Прежнее представление классической морфологии растений о том, что для каждого вида растения характерна только одна, постоянно ему присущая биоморфа, уже не соответствует современным данным и должно быть пересмотрено.

Адаптируемость популяций существенно зависит от генотипа растений, входящих в состав данной популяции. Некоторые скрытые и не проявляющиеся в обычных условиях генные комплексы реализуются именно в неблагоприятной среде и облегчают приспособление к ней. Такое явление называют *преадаптацией*. Группы особей, преадаптированные к тому или иному неблагоприятному фактору, составляют особую субпопуляционную структуру, и их называют *криптоэлементами*. Криптоэлементы есть во всех популяциях растений. В обычных условиях они ничем себя не проявляют и не отличаются от других внутрипопуляционных групп. Их преадаптированность проявляется только при действии на популяцию определенного стресса. Г.Г. Жилаев (2004), используя метод пересадок растений в стрессовые условия, выявил, что криптоэлементная структура травянистых растений составляет от 5 до 28% состава популяции. Когда популяция длительное время

находится под воздействием определенного стрессора, криптоэлементы выступают как материал микроэволюционного процесса и формируют в пределах таксономического вида особые формы. Так, под влиянием постоянно действующих факторов, например, таких, как сенокосение и выпас, в популяциях луговых трав образуются экотипы и сезонные расы. С началом массового использования гербицидов преадаптированные к ним формы начали формировать популяции сорняков, устойчивых к определенным видам гербицидов.

Исследования в области внутри- и межпопуляционного формообразовательного реагирования растений на стрессовые факторы, преадаптация и формы адаптации являются одной из важных точек роста популяционной экологии растений.

12.3.2. Стрессоры и стресс

Неблагоприятный фактор, который вызывает у растения комплекс негативных процессов, снижающих его жизнеспособность и репродукцию, по предложению Г. Селье (1992), называют **стрессором**, а само угнетенное состояние растения – **стрессом**.

Стресс у растений возникает в результате воздействия обширного комплекса эколого-ценотических неблагоприятных факторов, и его проявления также оказываются комплексными и разноуровневыми. Рецепторами восприятия стрессовых факторов, как первичные дискретные единицы живой материи, выступают отдельные особи растений. Вторичные проявления стресса изменяют популяционные параметры.

Обычно стрессовые воздействия не единичные и не разовые (хотя бывают и такие случаи). Это ведет к постепенному накоплению негативных последствий и формированию **кумулятивного эффекта** воздействия неблагоприятных факторов на популяции растений. За счет совокупности всех этих процессов популяции переходят в **критическое состояние** (Заугольнова и др., 1992), становятся малоустойчивыми и при дальнейшем нарастании или сохранении стрессовых условий выпадают из сообщества.

Следует различать стрессовое состояние особей растений и стрессовое состояние популяций.

На уровне особей под влиянием стрессоров происходят следующие изменения:

- 1) снижается уровень продукционного процесса;
- 2) уменьшаются размеры растения;
- 3) замедляется или, напротив, ускоряется переход растений из одного онтогенетического состояния в другое;
- 4) у генеративных особей однолетних растений снижается производство зачатков размножения, а в некоторых случаях оно прекращается вообще;
- 5) у многолетних растений, находящихся в потенциально генеративном состоянии, в отдельные годы репродуктивный процесс отсутствует;
- 6) может изменяться жизненная форма растения.

На уровне популяций стрессоры сказываются следующим образом:

- 1) за счет смертности особей, которые находятся в наиболее уязвимых онтогенетических состояниях, снижается численность растений в популяции;
- 2) уменьшается популяционная плотность;
- 3) онтогенетический спектр популяций становится неполночленным;
- 4) снижается виталитет популяции за счет увеличения в ней доли угнетенных особей и снижения доли процветающих.

Согласно Л.А. Животовскому (1998:126), «популяционный стресс – это значительное уменьшение приспособленности популяции под действием изменившихся факторов среды». Выживание популяций при стрессе может обеспечиваться двумя способами – сменой реализованной экологической ниши или удержанием экологической ниши (Усманов, 1991).

Как общее правило, практически любой эколого-фитоценотический стресс ведет к подавлению продукционного процесса, и общий размер фитомассы растения снижается. В итоге происходит общая миниатюризация особей растений, при которой пропорционально уменьшению размера общей фитомассы уменьшается размер всех частей растения. Но такое явление наблюдается нечасто. Его можно наблюдать, главным образом, в посевах в случае неоптимального загущения стояния культурных растений и создания популяции высокой плотности. Так, при анализе посева люцерны *Medicago sativa* с нормой высева 6, 8, 12 и 14 кг семян на 1 га к фазе цветения по градиенту увеличения плотности посева наблюдалась общая миниатюризация растений (при исключении из рассмотрения краевых особей на опытных участках).

Общая структурная целостность особей растений в таких случаях остается высокой, приспособительное реагирование на стресс почти полностью отсутствует. Особи примерно все одинаково подвергаются миниатюризации.

Более типична и характерна в первую очередь для растений природных экосистем компенсаторная адаптация к стрессу, при которой наблюдается:

- 1) уменьшение отдельных размерных показателей;
- 2) стабильное сохранение их размера;
- 3) увеличение отдельных размерных морфопараметров.

Такой внутренней перестройкой растения реагируют на стрессовую обстановку, а в некоторых случаях и приспосабливаются к ней. Число вариантов подобных трансформаций достаточно велико, так как зависит от жизненной формы растений и реализуемой им стратегии жизни. Биологическая интерпретация таких трансформаций непростая, поскольку у растений одновременно наблюдаются как адаптивная, так и стрессовая пластичность. Первая повышает приспособляемость растения к неблагоприятным условиям, вторая отражает уровень ингибирования физиолого-биохимических и формообразовательных процессов при стрессе.

Ростовые и формообразовательные стрессовые изменения составляют единый комплекс, в котором имеют место и чисто стрессовая, и адаптационная компоненты. Общеизвестен «синдром избегания затенения» у растений. Он включает в себя изменение направления аллокации веществ, удлинение стебля, уменьшение разветвленности и изменение уровня репродукции. Как компенсирующая адаптация у таких растений одновременно существенно возрастает размер листовой поверхности, что, очевидно, обеспечивает выживание растений.

В целом, внешние воздействия на популяцию растений отличаются по характеру: одни нивелируют популяционную изменчивость и выравнивают особи между собой, другие — усиливают дифференциацию особей.

В стрессовой эколого-фитоценотической среде происходит сужение реализованных экологических ниш, и, чем дольше действует стрессовая обстановка на растения и их популяции, чем мощнее это воздействие, тем сильнее расхождение между реализованной нишей и потенциальной экологической нишей.

При жестких стрессовых воздействиях иногда возрастает значение коэффициентов вариации для многих морфоструктурных признаков. Но имеет место и противоположный процесс. Н.Г. Баштовым (1991) сформулирована новая концепция о реализации популяциями и особями растений в условиях антропогенных нагрузок *стратегии защиты*, которая проявляется в повышении морфологической интегрированности особей, когда основные их признаки снижают уровень варьирования и получают большую скоррелированность. Для обеспечения защиты у растений осуществляется изменение аллокации веществ. Стратегия защиты реализуется на первых ступенях всех типов антропогенных нагрузок.

Экологический стресс в некоторых случаях существенно изменяет характер жизненной формы растения и их морфологическую структуру. Описано много таких случаев. У луговых дерновинных злаков может полностью подавляться процесс кущения с образованием однобоговых растений. Еще И.Г. Серебряков (1952) отмечал у клевера ползучего *Trifolium repens* превращение монокарпичных побегов в поликарпичные. У рыхлокустового злака полевицы собачей *Agrostis canina* в неблагоприятных условиях при кущении побеги начинают формироваться интравагинально, то есть наблюдается переход к плотнокустовому типу кущения. В условиях низкой аэрации почвы у девясила британского *Inula britannica* перестает развиваться главный корень, и корневая система из стержневой превращается в мочковатую.

Среди изменений структуры популяций под действием стрессов внешне наиболее выражены, а часто и наиболее существенны, изменения численности особей в популяции (рис. 12.2). Такие снижения численности особей могут начинаться сразу с начала действия стрессора и быть плавными (кривая А), проявляться с задержкой (кривая Б) или после более продолжительной задержки в популяции могут сразу погибать практически все особи (кривая В).

Установлено, что под влиянием стрессовых факторов у большинства растений снижается продолжительность репродуктивного состояния, а иногда оно вообще выпадает, тогда как продолжительность пребывания растений в предгенеративном и постгенеративном состоянии увеличивается. В других случаях в зависимости от вида растения, жизненной формы и условий из популяций могут почти полностью выпадать либо предгенеративные, либо постгенеративные особи. Всё это, естественно,

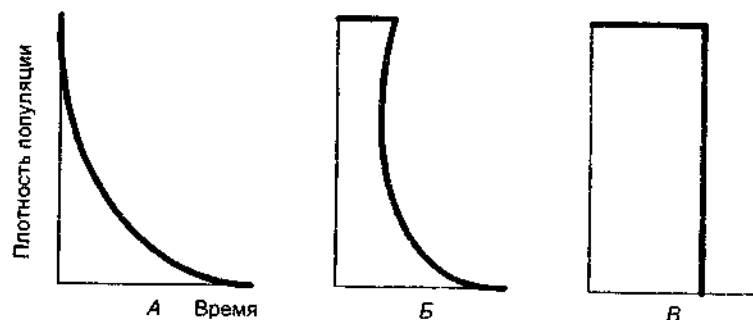
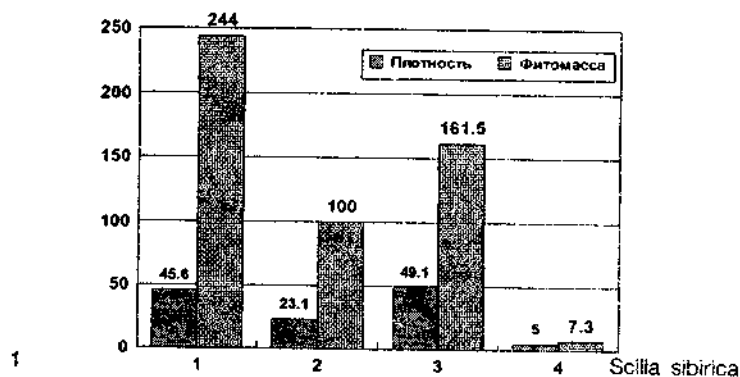


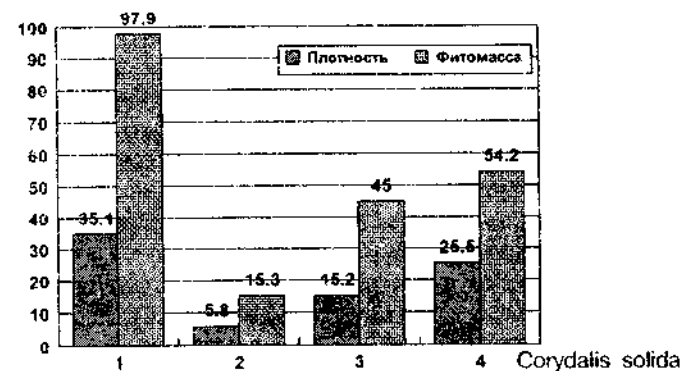
Рис. 12.2. Основные модели изменения плотности популяций растений при воздействии внутривидовых факторов или внешних стрессоров (поиснения в тексте)

ведет к глубоким изменениям онтогенетических спектров популяций. Изменяются и виталитетные спектры популяций. Как правило, они приобретают депрессивный характер. Конечно, весь комплекс таких трансформаций специфичен и зависит от характера воздействующего фактора. И.М. Ермаковой и Н.С. Сугоркиной (1991) было установлено, что на лугах под влиянием стогования виды с разными стратегиями жизни изменяют структуру популяций по-разному.

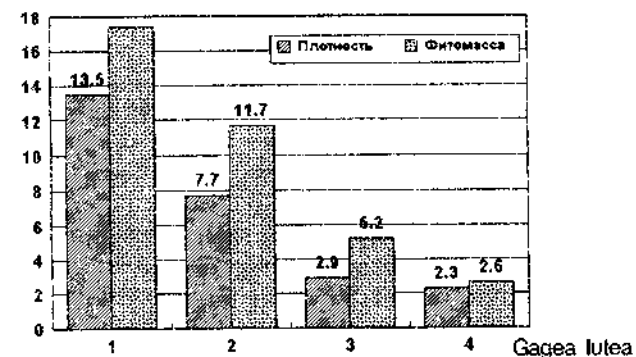
Особый характер имеет такой все более распространяющийся стрессовый фактор, как *рекреация* – отдых населения в природных экосистемах, который сопровождается вытаптыванием, сбором красиво цветущих растений, организацией места отдыха



2



3



4

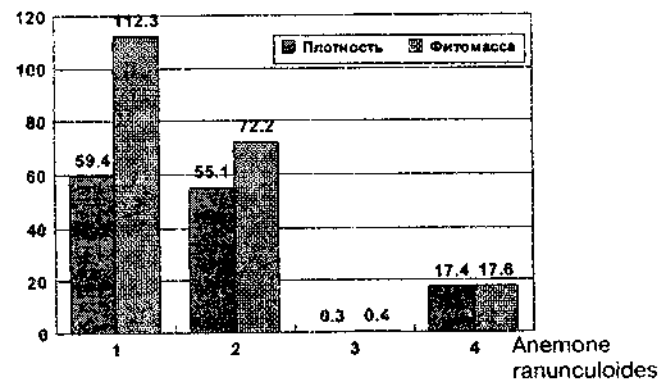


Рис. 12.3. Изменение плотности особей (шт./м²) и запаса фитомассы (г/м²) у четырех видов эфемероидов по нарастанию рекреационной нагрузки (ступени 1–4)

и т.п. Рекреация ведет к измельчанию особей, в данном случае это универсальный эффект. Иногда рекреация оказывается для отдельных видов и положительным фактором: за счет снижения эдификаторного действия конкурирующих видов, менее устойчивых к рекреации, создаются более благоприятные условия для ассектаторов (Бахрамеева, 1991). Некоторые авторы считают рекреацию одним из наиболее мягких антропогенных факторов. Но это далеко не всегда так. Как видно из рис. 12.3, у четырех видов эфемероидов широколиственных лесов рекреация весьма существенно снижает плотность популяций и запас фитомассы растений.

Для устойчивого существования любой популяции в ней должно существовать определенное внутривидовое разнообразие особей по полу, возрасту, онтогенетическому и виталитетному состоянию. Компьютерное моделирование и обширный полевой материал, полученный разными исследователями, показывает, что разнообразие особей в популяции, находящейся в среде с разным уровнем стрессового воздействия, может быть сведено к пяти основным моделям (рис. 12.4). В местообитаниях, близких к оптимальным, с маловыраженной микро мозаичностью распределение особей в репрезентативной выборке соответствует типу А. В этом случае в популяциях преобладают особи со средними значениями морфометрических показателей, а особей с отклонениями от этих показателей тем меньше, чем сильнее эти отклонения. Такой тип часто свойственен эдификаторам. Тип А хорошо аппроксимируется нормальным статистическим распределением. Тип Б характерен для растений, произрастающих в местообитаниях с выраженной мозаичностью при примерно равной площади основных элементов мозаичности. Встречаемость особей разной размерности здесь приблизительно одинакова. Тип Б аппроксимируется либо нормальным распределением с низким значением эксцесса, либо равномерным статистическим распределением. Тип В характерен для растений контрастных местообитаний с наличием элементов мозаики, благоприятных для растений данного вида, и элементов, крайне неблагоприятных. На этой основе появляются двухвершинные и даже многовершинные типы распределения. Типы Г и Д свойственны популяциям растений, произрастающим в благоприятной и неблагоприятной среде соответственно. Распределение особей в статистических рядах в этих случаях асимметрично.

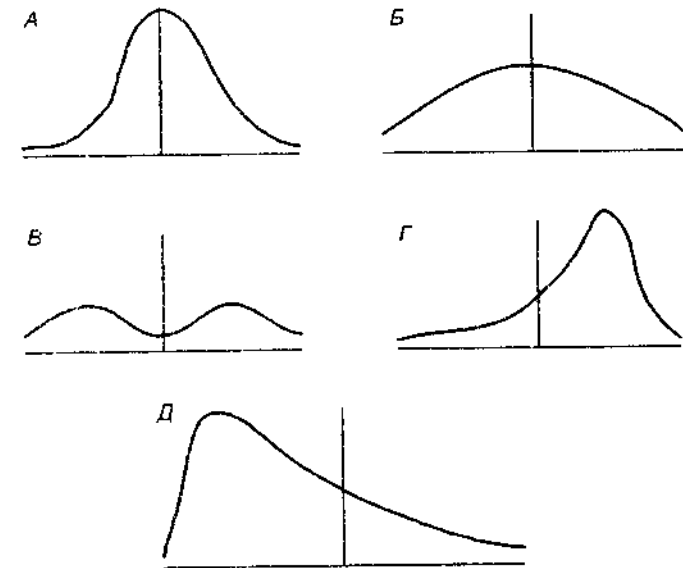


Рис. 12.4. Основные типы распределения особей растений по их размеру в популяциях растений по уровню их стрессового ингибирования

При изменении условий среды популяция адаптируется к ним как целостная биосистема и постепенно стремится достичь состояния оптимального уровня внутривидового биоразнообразия. Схематически этот процесс представлен на рис. 12.5. Уровни разнообразия в популяциях ненарушенных природных систем наиболее близки к оптимальным значениям.

При постепенном снижении стабильности среды оптимальные значения внутривидового разнообразия могут увеличиваться, так что популяции, адаптированные к менее стабильным средам, приобретают более высокое внутривидовое разнообразие. Увеличение внутривидового разнообразия с приближением его к оптимальному значению, расширение толерантности особей, рост рождаемости и снижение смертности повышают устойчивость таких популяций. Дальнейшее прогрессирующее уменьшение внутривидового разнообразия особей со все

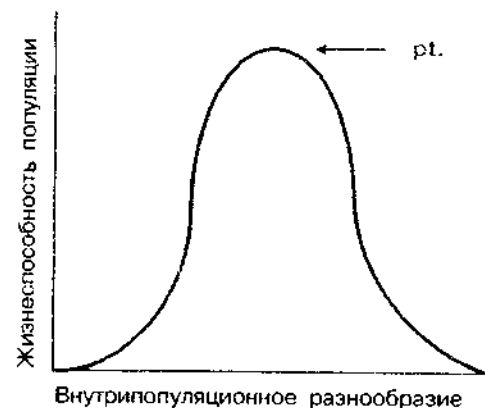


Рис. 12.5. Соотношение между внутривидовым разнообразием и жизнеспособностью популяции. Opt. – оптимальный уровень разнообразия

большим отклонением условий произрастания от оптимума ведет к увеличению смертности, снижению рождаемости и обычно уменьшает общий запас фитомассы в популяции. Снижение, а также повышение внутреннего разнообразия биосистем, быстрые изменения среды ведут к снижению жизнеспособности популяций. Таким образом, внутривидовое разнообразие во всех его формах нужно рассматривать как динамичный параметр, который лежит в основе стабильного существования популяций растений.

В.М. Остапко (2005) подразделял трансформации популяций под влиянием антропогенных факторов на три вида:

- 1) *прогрессивные*, состоящие в усложнении структуры популяции;
- 2) *компенсационные*, сохраняющие основные показатели структуры и функционирования за счет изменения второстепенных свойств;
- 3) *регрессивные*, выражающиеся в упрощении, повышении однородности и унификации функций особей в популяции.

Особой формой антропогенного воздействия на популяции растений является радиоактивное загрязнение среды, которое происходит при использовании атомной энергии и связано с малыми или большими (типа Чернобыльской катастрофы) авариями на АЭС.

При поступлении и накоплении радионуклидов у относительно радиочувствительных видов растений в зависимости от физико-химических характеристик радиоактивных веществ, их количества и мест локализации могут наблюдаться те же радиобиологические эффекты, что и при эквивалентных поглощенных дозах внешнего облучения животными и человеком: радиационная стимуляция, морфологические изменения, ускорение старения и сокращение продолжительности жизни, деструкция ДНК, гибель.

Существование популяций в среде с повышенным радиационным фоном связано и с рядом дополнительных обстоятельств. Первое и основное из них – способность некоторых радиоактивных веществ избирательно накапливаться в отдельных тканях и органах растений, что приводит к относительно высоким локальным уровням облучения. Второе – увеличение опасности действия альфа- и бета-излучений, которые в малой степени влияют на растения в условиях внешнего облучения, но могут стать необычайно сильным источником ионизирующей радиации при поступлении внутрь клеток и клеточных структур. Третье обстоятельство вытекает из повышенной длительности сроков облучения. Ввиду специфики метаболизма растений по сравнению с животными радионуклиды, аккумулируясь в тканях, практически не выводятся из них. При огромных периодах полураспада ^{90}Sr , ^{137}Cs , ^{239}Pu у многолетних растений эти радионуклиды будут создавать фон повышенного облучения в течение всего онтогенеза.

По мере увеличения продолжительности пребывания многолетних растений в зоне с радиационной аномалией следует ожидать селективного увеличения полиморфизма и физиологической нестабильности растений. В этом случае пролонгированное радиационное воздействие на меристемы конусов нарастания может способствовать глубокому преобразованию генетического и физиологического гомеостаза, что, по-видимому, способно привести к микроэволюционным сдвигам. Трансформация популяционной структуры растений с территорий радиоактивного заражения остается практически не изученной.

В целом, комплексный популяционный анализ с определением характера и степени стресс-трансформации отдельных особей и популяций дает богатый информационный материал и характеризует как состояние популяций, так и экосистем, в которых они находятся.

12.4. Фитоценотический оптимум популяций и комплексная оценка их устойчивости

Фитоценотический оптимум рассматривается как комплекс тех или иных фитоценологических условий, при которых видовые популяции растения имеют наивысшую жизнеспособность. Фитоценотический оптимум популяций наблюдается в тех фитоценозах, где сочетание всех популяционных параметров оптимально и популяция стабильно существует в течение длительного времени. Фитоценотический оптимум следует отличать от экологического оптимума, отвечающего наиболее благоприятному для растений сочетанию экологических факторов.

Л.Б. Заугольнова (1985) предлагала различать идеальный оптимум, соответствующий условиям свободного роста растений, потенциальный – возникающий при наличии внутривидовых взаимодействий и реальный – осуществляющийся в конкретных фитоценологических условиях. Обычно в практике геоботанических исследований фитоценотический оптимум определяют по размеру фитомассы растений (Крылова, 1983), хотя для полного выявления оптимума необходим учет целого ряда популяционных параметров, среди которых на первом месте должны стоять устойчивость и стабильность структуры популяции на протяжении достаточно длительного периода, включающего годы, с разными погодно-климатическими условиями.

С целью установления устойчивости популяций к стрессовым условиям необходимо использовать комплексные оценки как состояния особей, так и состояния популяций в целом. Для витальности популяции обобщающая оценка уже существует, это индекс качества популяции Q .

Для комплексной оценки онтогенетического состояния популяций лесных трав ряд обобщающих оценок был предложен И.Н. Коваленко (2003). Они позволяют оценить любую популяцию по уровню ее возобновляемости, генеративности и возрастности. Наиболее интересен коэффициент возрастности. С целью повышения универсальности он может быть трансформирован. Дело в том, что у разных видов растений продолжительность прохождения онтогенетических состояний неодинакова. Наиболее короткими оказываются сроки пребывания растений в состоянии проростков и ювенилов, а также в состоянии завершения онтогенеза (g_3 , ss , s). Поэтому идеализированный онтогенетичес-

кий спектр устойчивой популяции должен быть полночленным с пиком на взрослых вегетативных и молодых генеративных растениях (рис. 12.6). Это справедливо и для однолетних, и для многолетних растений. В такой идеальной по онтогенетическому составу популяции соотношение доли особей в левой и правой частях гистограммы (B) должно быть равно, т.е.

$$B = \frac{\sum p, j, im, v}{\sum g_1, g_2, g_3, ss} = 1.$$

В инвазионных популяциях с преобладанием догенеративных особей растений числитель будет увеличен и $B > 1$, тогда как в регрессивных популяциях будет увеличена доля стареющих растений, выше, соответственно, станет значение знаменателя и $B < 1$. Эти соображения позволяют найти подход к построению интегрального индекса, обобщающего состояние популяций. Такой эмпирический индекс S может иметь вид:

$$S = Q \cdot B.$$

Согласно предложенной формуле для устойчивой популяции с оптимальным ходом сменяемости онтогенетических состояний и высокой жизнеспособностью особей $S = 0,5$, так как

$$S = 0,5 \cdot 1,0 = 0,5.$$

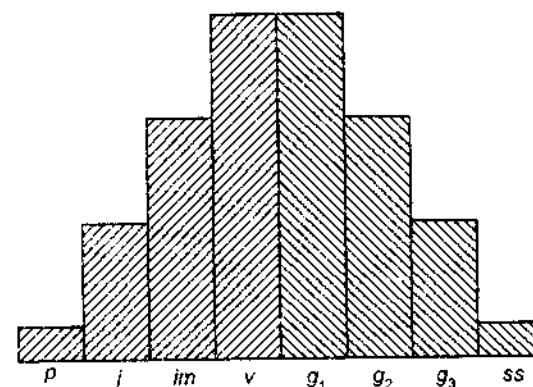


Рис. 12.6. Идеальный онтогенетический спектр устойчивой популяции

Таблица 12.1. Интегральная оценка состояний популяций клевера лугового на лугу с разным режимом использования (по Е.С. Кирильчук, 2007)

Популяции	Индекс Q	Индекс B	Индекс S
Контрольный участок	0,37	0,79	0,29
Умеренный выпас	0,27	0,78	0,21
Перевыпас	0,0	0,067	0,0

Отклонения от 0,5 как в сторону больших, так и в сторону меньших значений – это индикатор отклонения состояния популяции от оптимума.

Эффективность рассмотренной методики подтверждает анализ популяций клевера лугового *Trifolium pratense* на трех участках пойменного луга: без выпаса (контрольный участок), умеренный выпас и перевыпас. Для этих популяций значения рассмотренных индексов приведены в табл. 12.1. Они показывают, что комплексная оценка состояния популяций клевера лугового объективно характеризует реальное состояние каждой популяции, что, в свою очередь, позволяет рекомендовать оптимальные режимы пастбищного использования пойменных лугов с этим важным кормовым растением.

12.5. Популяции в условиях эксплуатации

Антропогенез заключается не только в изменении условий произрастания растений, он часто состоит в отчуждении из популяций целых растений или их частей, что имеет место у культурных, сырьевых и декоративных видов.

Использование популяций растений как источника сырья для нужд человека имеет две основные формы:

- 1) у сырьевого растения отщущается часть его фитомассы: цветы, плоды или листья, но само растение не уничтожается;
- 2) при заготовке сырья растение уничтожается полностью в силу того, что его используют либо целиком, либо уничтожают из-за заготовки подземных органов.

И.В. Царик (1991) особо отмечал селективный характер таких антропогенных воздействий на популяции, когда антропогенный

фактор по-разному воздействует на особи разного возрастного состояния (например, уничтожаются только цветущие растения). Еще больше выражена такая селективность воздействия на растения разного виталитета (уничтожаются только самые крупные растения популяции).

У культурных растений размер отщущаемой фитомассы оценивается продукционным индексом *PI*, рассмотренным в главе 8. Он пригоден и для работы с сырьевыми растениями.

Активное использование полезных растений часто ведет к сильному истощению их популяций, катастрофическому падению запаса сырья и угрожает полному выпадению данного вида из сообщества. На рис. 12.7 показано, как в популяции лекарственного растения зверобоя продырявленного *Hypericum perforatum* при снижении популяционной плотности и высоты растений запас сырья снижается с 2,4 до 0,4 г/кв.м.

Одним из важных проявлений общего антропогенеза природной среды является синантропизация. По определению П.П. Горчаковского (1984), *синантропизация* – это процесс трансформации растительного покрова в природной среде, преобразованной деятельностью человека. Она включает в себя снижение видового

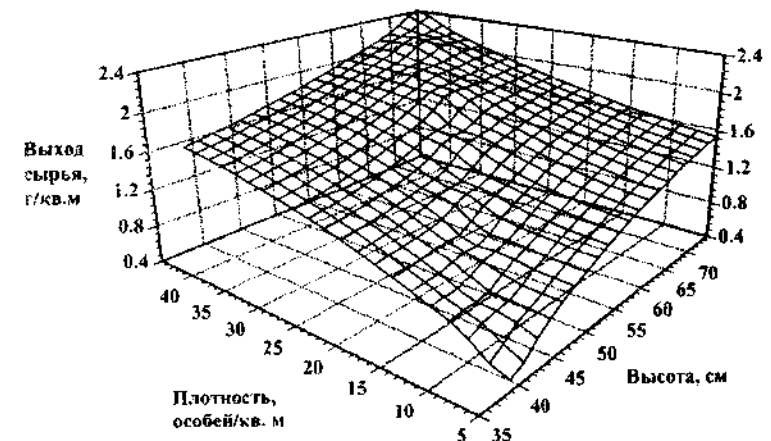


Рис. 12.7. Сырьевая продуктивность зверобоя продырявленного *Hypericum perforatum* (г/м²) в условиях эксплуатации в зависимости от плотности популяции и высоты растений (по Ю.А. Злобин, Л.Н. Бондарева, 2000)

разнообразия в фитоценозах, внедрение в природные сообщества новых видов растений, замену естественных сообществ искусственными, общее упрощение растительности. Затрагивает синантропизация и структуру популяций.

Опасным явлением, связанным с заготовкой сырья дикорастущих растений, оказывается *инсуляризация (фрагментация)* континуальных популяций, то есть их расчленение на несколько небольших изолированных «островных» популяций. Обычно она наблюдается как одно из следствий антропогенной деградации растительного покрова. В инсуляризованных популяциях начинается инбредная депрессия, падает жизненное состояние особей. Стрессовые факторы ведут к упрощению популяционной структуры и преобладанию в фитоценозах неустойчивых популяций в достаточно случайных их сочетаниях. В таких условиях из-за недостатка пыльцы и инбредной депрессии деградация популяций еще больше ускоряется (Kery et al., 2000).

На примере ряда видов растений показано, что в условиях резко выраженного антропогенеза (рекреация и заготовка лекарственных и красиво цветущих растений), когда не срабатывают защитные тактики растений, у особей меняется изменчивость практически всех морфометрических показателей по сравнению с произрастанием в заповедных условиях (Ikeda, Okutomi, 1993). Заготовка сырья лекарственных растений вызывает смещения в онтогенетических спектрах популяций. Интенсивный выпас ускоряет старение популяций луговых растений и ведет к измельчению особей.

Отдельные виды растений с так называемыми оппортунистическими популяциями, напротив, оказываются связанными с местами антропогенных нарушений. Дремлик болотный *Epipactis palustris* в Неруссо-Деснянском Полесье имеет устойчивый онтогенетический спектр только на лугах с редкими (порядка один раз за 10 лет) сенокосениями, тогда как на лугах с ежегодным сенокосением или на участках вообще без сенокосений онтогенетический спектр делается неполночленным, и его популяции становятся неустойчивыми. Нерегулярные сенокосения являются необходимым условием и для нормального оборота поколений у пальчатокоренника балтийского *Dactylorhiza longifolia* (Горнов, 2005).

В механизмах реакции популяций на антропогенные воздействия В.М. Остапко (2005) выделял три последовательных этапа:

- I – изменение жизненного состояния особей в популяции;
- II – изменение численности особей;
- III – изменение онтогенетической структуры популяции.

Сами изменения популяционной структуры В.М. Остапко подразделил на:

- 1) *прогрессивные*, состоящие в усложнении структурно-функциональной организации популяции;
- 2) *компенсационные*, связанные с замещением отдельных компонентов популяции без изменения функционирования популяции;
- 3) *регрессивные*, состоящие в упрощении структуры популяции и гомогенизации ее структурных элементов.

12.6. Популяционный мониторинг

Популяционный мониторинг представляет собой постоянный контроль за состоянием популяций растений (Попадюк и др., 1999). Организация, ведение и обобщение материалов популяционного мониторинга, по существу, составляет особое направление – *прикладную популяционную экологию*, которая находится в начале своего становления. Материалы популяционного мониторинга остро необходимы при организации так называемого *экологического менеджмента*, то есть управления производственными процессами на основе соблюдения экологических требований, вытекающих из концепции устойчивого развития цивилизации. Данные популяционного мониторинга используются в качестве критериев для выделения охраняемых природных территорий и оценки их состояния.

Основными объектами популяционного мониторинга являются:

1. Популяции дикорастущих полезных растений (лекарственных, ягодных и др.), которые постоянно или периодически используются для получения соответствующего сырья. Этот вид мониторинга имеет целью предотвратить полное истощение запасов сырья и содействовать выработке правил (объемов и сроков заготовки) его использования.
2. Популяции редких и охраняемых растений, занесенные в региональные Красные Книги. Целью мониторинга в этом случае является контроль за состоянием популяций и при необходимости усовершенствование способов их охраны.

3. Популяции сорных растений в агрофитоценозах, на лугах и в лесных сообществах. Цель мониторинга в этом случае состоит в установлении динамики популяций и проверке эффективности хозяйственных мероприятий по контролю численности сорняков в посевах или инвазионных видов в лесах и на лугах.

Популяционный мониторинг позволяет прогнозировать всплески численности особей в популяциях и выявлять критическую численность популяций, необходимую для их стабильного существования, когда мониторинг выполняется по отношению к популяциям охраняемых или полезных видов растений.

В зависимости от объекта мониторинга устанавливаются конкретные параметры особей и популяций, за которыми ведется контроль. Обычно это численность популяции, продукционный процесс, запас фитомассы и, конечно, популяционная структура – онтогенетическая и виталитетная.

Популяционный мониторинг проводится или на постоянных, выделенных для этих целей пробных площадях, или маршрутным методом. Сроки проведения мониторинга определяются продолжительностью онтогенеза видов растений. Для однолетников в некоторых случаях необходим ежегодный мониторинг, для многолетников он может проводиться один раз в 2–3 года или даже реже.

При закладке пробных площадей обычно соблюдается условие относительно особей эдификаторных ценопопуляций, чтобы их количество составляло не менее 100–200 экземпляров и чтобы были представлены все основные виды растений фитоценоза. Минимальный размер пробных площадей в лесу – 50 x 50 м, максимальный – 100 x 100 м. Для травяных сообществ размер пробных площадей меньше, чем для лесных (до 100 м²). На пробных площадках детально описываются местоположение, состояние окружающей территории, выявляется видовой состав, дается характеристика каждой ценопопуляции, отмечаются внешние воздействия на данную популяцию со стороны человека. Помимо ботаников к мониторингу популяций растений должны привлекаться зоологи, энтомологи и экологи, так как динамика популяций определяется не только автономными процессами, но во многих случаях фитофагами и масштабными экологическими сменами экосистем.

Одним из основных препятствий для организации системного долговременного мониторинга являются социальные причины и

сами подходы к ведению научных исследований. Специалистами за последнее столетие были сделаны сотни тысяч описаний фитоценозов и популяций, но этот материал разрознен и в основном утрачен. Часто такие описания были плохо привязаны к местности. Но главное негативное воздействие оказывали и оказывают смены форм экономики, изменения подчиненности заповедных территорий и другие негативные социальные процессы.

12.7. Охрана популяций в условиях заповедников, заказников и национальных парков

На протяжении тысячелетий для человечества основными были продукционные функции живой природы, и растительного мира в частности, но к ХХI веку приоритеты изменились. Важнейшими для человека становятся средообразующие функции биосферы: поддержание нормального состава воздуха, устойчивость климата, сглаживание экстремальных погодных явлений, формирование почв и защита их от эрозии, санитарно-экологическая чистота воды, устойчивый гидрологический режим территорий, обезвреживание отходов и др. Устойчивое выполнение этих функций экосистемами определяет саму возможность существования человека на Земле.

Масштабные исследования, проведенные в разных странах, позволяют сделать важный для разработки стратегии использования и охраны биоресурсов вывод: биоразнообразие популяций должно быть включено в список важнейших факторов, которые определяют функционирование экосистем и обеспечивают их устойчивость. Охранять следует не виды растений, а популяции, в форме которых виды существуют (Сытник и др., 1994, Кричфалуший, 1994 и др.). Уникальность каждой популяции требует индивидуального подхода при проведении охранных мероприятий. Решением этого круга проблем занимается новая наука – фитосозология, или биология охраны природы.

Наиболее действенным методом сохранения биоразнообразия на всех его уровнях является создание природных охраняемых территорий разного ранга и статуса с их объединением в единую целостную экологическую сеть. Пока что существующие во всем мире отдельные заповедники, как правило, бывают достаточны по размеру для сохранения фитопопуляций как таковых, но

недостаточны для сохранения зоопопуляций и экосистем в целом, что ведет к постепенной деградации и фитопопуляций.

Эффективность принятой системы охраны фитопопуляций, безусловно, должна оцениваться по данным фитопопуляционного мониторинга (Заугольнова и др., 1993). Данные такого мониторинга при его систематическом проведении дают материал для управления популяционными процессами. При решении вопросов популяционной экологии на охраняемых природных территориях особое значение имеет выяснение роли природных катастрофических воздействий на растительный покров: обильных снегопадов, пожаров, наводнений и т. п. Обильные снегопады оказывают существенное влияние на жизненное состояние в первую очередь деревьев и кустарников. Верховые пожары затрагивают только древостой, тогда как низовые в большей степени повреждают травяной покров и в некоторых случаях древесные растения с поверхностной корневой системой. Немаловажную роль в разработке подходов к охране популяций растений играет оценка воздействия выпаса диких животных на лугах и в лесах, а также деятельности насекомых-фитофагов.

Объектами мониторинга прежде всего должны выступить две категории фитопопуляций: массовых ценозообразующих видов с континуальными популяциями и редких со специализированной экологией и фитоценотическими связями. У этих популяций следует в первую очередь вести плановую морфометрию особей и оценивать динамику основных показателей состояния популяционных структур – генетических, виталитетных, онтогенетических и возрастных спектров.

Для эффективной охраны популяций растений необходима соответствующая теоретическая и методическая база. На актуальность ее разработки указывали крупные биологи современности (Яблоков, 1981, Шеляг-Сосонко, Емельянов, 1997 и др.), но пока общая теория устойчивости экологических систем отсутствует (Северцов, 1990). Только на основании теоретической предсказуемости изменений фитопопуляций возможно управление как самими фитопопуляциями, так и фитоценозами, которые они составляют.

Специалисты ведут работу по созданию единой универсальной теории фитопопуляций. Высокое разнообразие типов и форм популяций, а также их выраженная индивидуальность ориентируют и на другое видение ситуации, требующее разработки

целой серии моделей популяционных процессов, адаптированных к локальным почвенно-климатическим и фитоценотическим условиям. *Полиmodelьная концепция* вытекает из неидентичности факторов деградации растительного покрова и индивидуальности складывающих его популяций. В лесной зоне это рубки, выпас, рекреация, инсультация, в степях – массовая, почти 100% распашка, на лугах – перевыпас, нерегулируемые сенокосы, распашка. Таким образом, антропогенная дигрессия популяций всегда локальна по характеру воздействующих факторов и их уровней.

Полиmodelьная концепция фитопопуляций снимает пока что существующие две крайние альтернативы в направленности мероприятий по охране популяций. Одна такая альтернатива – активная охрана, предусматривающая рубки, уход, посадки, регулируемый выпас, посевы семян определенных видов растений нередко с предварительным проведением определенных работ по воссозданию зонального типа почвы (Дзыбов, 1991, Смирнова и др., 1990 и др.). Другая альтернатива – полная заповедность и невмешательство. В рамках полиmodelьной концепции фитопопуляций каждая из этих альтернатив должна занять свое место в охране и воссоздании стабильных фитопопуляций в зависимости от исходного уровня их деградации.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Во второй половине XX века популяционная экология растений сформировалась как самостоятельное направление биологической науки. Пройден этап накопления данных и разработки методов исследования, установлены основные закономерности структуры и функционирования популяций. На этой базе в первом десятилетии XXI века популяционная экология вступила в новый этап – комплексного изучения популяций растений и расширения популяционных представлений на такие отрасли биологии, как фитоценология, география растений, флористика.

Уже к первому десятилетию текущего века популяционная экология внесла существенный вклад в разработку концепции биоразнообразия. К двум исходным категориям биоразнообразия – разнообразию видов и разнообразию фитоценозов – на основе трудов многих специалистов в области популяционной экологии добавлены две самостоятельные категории биоразнообразия: биоразнообразие популяций, из которых складывается каждый таксономический вид растений, и морфоструктурное и функциональное разнообразие особей растений, формирующих популяцию. Структурное биоразнообразие на разных его уровнях стало рассматриваться как один из важных компонентов общего разнообразия растительной жизни.

Внимание популяционных экологов к особям как универсальной форме существования живых организмов было связано с методологией популяционных исследований. Свойства любой биосистемы во многом вытекают из свойств составляющих ее элементов, и понимание структуры и функционирования популяций было бы невозможным без детального анализа особенностей особей растений. Само по себе это привело к детальной разработке, во-первых, проблем онтогенеза растений и, во-вторых, проблем жизненного состояния особей растений в популяциях. Вклад этих двух как бы отчасти побочных ветвей популяционной экологии растений в общее биологическое знание оказался достаточно весомым и важным.

Существенно пополнились за последние десятилетия представления биологов о структуре популяций растений. К разнообразию популяций по онтогенетическому составу, на котором делался акцент во второй половине XX века, добавилось представление и о других формах внутривидовой структуры – генетической, гендерной, возрастной и виталитетной. Концепция многомодельности популяционной жизни растений и гетерогенности их популяций стала универсальной.

При очевидных достижениях популяционной экологии растений не менее очевидна и неравномерность ее развития. В России и ряде сопредельных государств ясно выражена направленность исследований в сторону популяционно-онтогенетической составляющей общего учения о фитопопуляциях при малочисленности работ по комплексному исследованию популяционных систем.

Таким образом, первоочередными задачами популяционной экологии являются:

- 1) дальнейшее изучение закономерностей популяционной жизни растений, в первую очередь с позиции анализа динамики популяций и роли этого процесса в изменениях растительного покрова;
- 2) исследование популяций редких, исчезающих и охраняемых видов растений для разработки эффективных мер поддержания их стабильного существования;
- 3) изучение особенностей популяций инвазионных видов растений, и в частности сегетальных растений;
- 4) компьютерное моделирование структурных и функциональных закономерностей формирования популяций с целью разработки прогнозов состояния популяций в разных условиях непрерывно изменяющейся природной среды.

Комплексное изучение популяций растений позволит раскрыть закономерности популяционной организации растительного покрова планеты.

Список основной литературы по популяционной экологии растений

**Монографии, сборники трудов научных конференций,
учебная литература**

- Бигон М. Экология. Особи, популяції і сообщества / Бигон Майкл, Харпер Джон, Таусенд Колин. ; пер. с англ. В. Н. Михеева и М. А. Снетковой – М. : Мир, 1989. – Т. 1. – 667 с.; Т. 2. – 477 с.
- Внутрішньопопуляційна різноманітність рідкісних, ендемічних і реліктових видів рослин Українських Карпат / ред. М. А. Голубець, К. А. Малиновський. – Львів : Поллі, 2004. – 198 с.
- Гиляров А. М. Популяционная экология / А. Меркурьевич Гиляров. – М. : Издательство МГУ, 1990. – 191 с.
- Диагнозы и ключи возрастных состояний злаков / ред. А. Г. Еленевский. – М. : Прометей, 1997. – 141 с.
- Диагнозы и ключи возрастных состояний луговых растений : ч. 1–3. / ред. Т. И. Серебрякова и др. – М. : МГПИ, 1980–1989. – Ч. 1. – 80 с., Ч. 2. – 96 с., Ч. 3. – 78 с.
- Джиллер П. Структура сообществ и экологическая ниша / Пол Джиллер.; пер. с англ. Н. О. Фоминой. – М. : Мир, 1988. – 184 с.
- Дідух Я. П. Популяційна біологія / Я. П. Дідух. – К. : Фітосоціоцентр, 1998. – 191 с.
- Динамика ценопопуляций травянистых растений / ред. К. А. Малиновский. – К. : Наукова думка, 1987. – 128 с.
- Злобин Ю. А. Агрофитоценология / Ю. А. Злобин. – Х. : Харьковский сельскохозяйственный институт, 1986. – 74 с.
- Злобин Ю. А. Принципы и методы изучения ценологических популяций растений / Ю. А. Злобин. – Казань : Изд-во Казанского государственного университета, 1989. – 146 с.
- Злобин Ю. А. Периодизация онтогенеза культурных и сорных растений / Ю. А. Злобин, В. И. Прасол. – Сумы : Изд-во Сумского сельскохозяйственного института, 1993. – 65 с.
- Жизнеспособность популяций / ред. М. Сулей ; пер. с англ. О. М. Лапшиной. – М. : Мир, 1989. – 224 с.
- Жизнь популяций в гетерогенной среде / ред. Л. А. Жукова и др. – Йошкар-Ола : Периодика Марий Эл, 1998. – Ч. 1. – 305 с.; ч. 2. – 272 с.
- Жилияев Г. Г. Жизнеспособность популяций растений / Г. Г. Жилияев. – Львов : Национальная Академия Наук Украины, 2005. – 304 с.
- Жукова Л. А. Популяционная жизнь луговых растений / Л. А. Жукова. – Йошкар-Ола : Ланар, 1995. – 224 с.
- Кричфалуший В. В. Биоэкология редких видов растений / В. В. Кричфалуший, В. И. Комендар. – Львов : Сайт, 1990. – 160 с.
- Марков М. В. Популяционная биология растений / М. В. Марков. – Казань : Изд-во Казанского государственного университета, 1986. – 109 с.
- Марков М. В. Популяционная биология розеточных и полурозеточных малолетних растений / М. В. Марков. – Казань : КЗУ, 1990. – 186 с.
- Матвеев Н. М. Аллелопатия как фактор экологической среды / Н. М. Матвеев. – Самара, 1994. – 206 с.
- Миркин Б. М. Наука о растительности / Б. М. Миркин, Л. Г. Наумова. – Уфа : Гилем, 1998. – 413 с.
- Миркин Б. М. Современная наука о растительности / Миркин Б. М., Наумова Л. Г., Соломещ А. И. – М. : Логос, 2001. – 264 с.
- Онтогенетический атлас лекарственных растений / ред. Л. А. Жукова. – Йошкар-Ола : Изд-во Марийского Государственного Университета, 1997–2004. – Т. 1. – 239 с.; Т. 2. – 267 с.; Т. 3. – 284 с.; Т. 4. – 239 с.
- Особь и популяция – стратегии жизни : материалы IX Всероссийского популяционного семинара / ред. А. Р. Ишбирдин. – Уфа : Вилли Оксер, 2006. – Ч. 1. – 540 с.; Ч. 2. – 516 с.
- Остапко В. М. Эйдологические, популяционные и ценологические основы фитосоциологии на юго-востоке Украины / В. М. Остапко. – Донецк : Лебедь, 2005. – 408 с.
- Пианка Э. Эволюционная экология / Э. Пианка. – М. : Мир, 1981. – 400 с.
- Поливариантность развития организмов, популяций и сообществ / ред. О. Л. Воскресенская. – Йошкар-Ола : Изд-во Марийского государственного университета, 2006. – 328 с.
- Работнов Т. А. Экспериментальная фитоценология / Т. А. Работнов. – М. : МГУ, 1987. – 160 с.
- Роне В. М. Генетический анализ лесных популяций / В. М. Роне. – М. : Наука, 1980. – 160 с.
- Ростова Н. С. Корреляции: структура и изменчивость / Н. С. Ростова. – СПб. : Изд-во СанктПетербургского университета, 2002. – 308 с.
- Стратегія популяцій рослин у природних і антропогеннозмінених екосистемах Карпат / Й. Царик, К. Малиновський, Г. Жилияев та ін. – Львів : Євросвіт, 2001. – 160 с.
- Уильямсон М. Анализ биологических популяций / М. Уильямсон. – М. : Мир, 1975. – 271 с.

32. Шеляг-Сосонко Ю. Р. Методология геоботаники / Шеляг-Сосонко Ю. Р., Крисаченко В. С., Мовчан Я. И. – Киев : Наукова думка, 1991. – 272 с.
33. Яблоков А. В. Популяционная биология / А. В. Яблоков. – М. : Высшая школа, 1987. – 303 с.
34. Яблоков А. В. Введение в феноетику популяций / А. В. Яблоков, Н. И. Ларина. – М. : Высшая школа, 1985. – 159 с.
35. Briggs D. Plant variation and evolution / D. Briggs, S.M. Walter. – Cambridge: Cambridge Univ. Press, 1984. – 399 p.
36. Elzinga C. J. Measuring and monitoring plant population / Elzinga C. J., Salzer D. W., Willoughby J. W. – Denver, Colorado : USDI Bureau. – 1998 – 496 p.
37. Evans G. C. The quantitative analysis of plant growth / G. C. Evans. – Oxford : Blackwell Sci. Publ., 1972. – 734 p.
38. Fenner M. Seed ecology / M. L. Fenner. – N.Y., 1985. – 151 p.
39. Grime J. P. Plant strategies and vegetation processes / J. P. Grime. – N. Y., 1979. – 222 p.
40. Harper J. L. Population Biology of Plant / John L. Harper. – L. etc. : Acad. Press, 1977. – 892 p.
41. Kingsland S. E. Modeling nature episodes in the history of population ecology / S. E. Kingsland. – Chicago: Univ. Chicago Press, 1985. – 267 p.
42. Rockwood L. L. Introduction to population ecology / L. L. Rockwood. – L. : Blackwell Publ. – 2006. – 309 p.
43. Silvertown J. W. Introduction to plant population ecology / J. W. Silvertown. – L. : Longman, 1982. – 209 p.
44. Willson M. F. Plant reproductive ecology / M. F. Willson – N.Y. : J. Wiley a. Sons, 1983. – 282 p.
5. Гудман Д. Демографический подход к жестко управляемым популяциям / Д. Гудман // Биология охраны природы : статьи. – М. : Мир, 1983. – С. 198–224.
6. Животовский Л. А. Онтогенетические состояния, эффективная плотность и классификация популяций растений / Л. А. Животовский // Экология. – 2001. – № 2. – С. 3–7.
7. Заугольнова Л. Б. Методика построения возрастных спектров ценопопуляций и их оценка / Л. Б. Заугольнова // Изучение структуры и взаимоотношения популяций : статьи. – М. : МГПИ, 1985. – С. 12–18.
8. Заугольнова Л. Б. Особенности популяционной жизни растений / Заугольнова Л. Б., Жукова Л. А., Шорина Н. И. // Популяционные проблемы в биогеоценологии : статьи. – М., 1988. – С. 24–59.
9. Злобин Ю. А. Теория и практика оценки виталитетного состава ценопопуляций растений / Ю. А. Злобин // Ботанический журнал. – 1989. – Т. 74, № 6. – С. 769–781.
10. Злобин Ю. А. Популяция – единица реальной жизни растений / Ю. А. Злобин // Природа. – 1992. – № 8. – С. 47–59.
11. Злобин Ю. А. Механизмы, лежащие в основе динамики популяций растений / Ю. А. Злобин // Журнал общей биологии. – 1993. – Т. 54, № 2. – С. 210–222.
12. Злобин Ю. А. Структура фитопопуляций / Ю. А. Злобин // Успехи современной биологии. – 1996 г. – Т. 116, № 2. – С. 133–146.
13. Ипатов В. С. Взаимоотношения растений / В. С. Ипатов // Актуальные проблемы геоботаники : лекции. – Петрозаводск, 2007. – С. 144–157.
14. Княк В. Г. К методике картирования особей ценопопуляций растений в биогеоценологических исследованиях / В. Г. Княк // Биогеоценологические исследования на Украине : статьи. – Львов, 1984. – С. 125–126.
15. Малиновский К. А. Популяційна біологія рослин: її цілі, завдання і методи / К. А. Малиновский, В. Г. Княк // Український ботанічний журнал. – 1986. – Т. 50, № 2. – С. 5–12.
16. О выделении границ природных популяций растений / К. А. Малиновский, И. В. Царик, Г. Г. Жилиев и др. // Экология популяций : статьи. – Ч. 1. – М., 1988. – С. 45–47.
17. Махатков И. Д. Фенетическая структура популяций сосны на суходолах и болотах Западной Сибири / Махатков И. Д., Тараканов В. В., Тюпина В. М. // Хвойные бореальной зоны. – 2007. – Т. 24, № 2. – С. 248–250.
18. Пономарев А. Н. Половая структура природных популяций гинодичных и некоторых двудомных видов / А. Н. Пономарев, Е. И. Демьянова // Структура и динамика растительного покрова : статьи. – М. : Наука, 1976. – С. 156.

Избранные научные статьи

1. Бидл К. Л. Анализ роста растений / К. Л. Бидл // Фотосинтез и биопродуктивность: методы и определения : статьи. – М. : Агропромиздат, 1989. – С. 53–61.
2. Болух В. О. Концепція життєвої стратегії в ботанічних дослідженнях / В. О. Болух // Український ботанічний журнал. – 1996. – Т. 53, № 3. – С. 252–259.
3. Бориева Э. Р. Виталитетный состав популяций *Amaranthus retroflexus* L. в посадках картофеля и на залежи / Э. Р. Бориева // Растительные ресурсы. – 1999. – Т. 35. – Вып. 3. – С. 61–67.
4. Глотов Н. В., Жукова Л. А. Демографогенетические подходы к изучению популяций растений / Н. В. Глотов, Л. А. Жукова // Экология популяций: структура и динамика. Часть 1 : статьи. – М., 1995. – С. 203–215.

19. Работнов Т. А. Вопросы изучения состава популяций для целей фитоценологии / Т. А. Работнов // Проблемы ботаники. – М.-Л., 1950. – Вып. 1. – С. 465–483.
20. Работнов Т. А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах / Т. А. Работнов // Труды БИН АН СССР. Сер. 3. Геоботаника : статьи. – М.-Л. : Изд-во АН СССР, 1950. – Вып. 6. – С. 7–204.
21. Семкин Б. И. Оценка жизненного состояния популяций *Dimeria neglecta* (Poaceae) на островах Русском и Путятина (Дальний Восток России) / Б. И. Семкин, Г. Ю. Ким, Л. М. Борзова и др. // Ботанический журнал. – 1995. – Т. 80, № 11. – С. 84–91.
22. Смирнова О. В. Популяционная организация биоценологического покрова лесных ландшафтов / О. В. Смирнова // Успехи современной биологии. – 1998. – Т. 118, № 2. – С. 148–165.
23. Смирнова О. В. Онтогенез растений разных жизненных форм и особенности возрастной и пространственной структуры их популяций / Смирнова О. В., Паленова М. М., Комаров А. С. // Онтогенез. – 2002. – Т. 33, № 1. – С. 5–15.
24. Смирнова О. В. Общие представления популяционной биологии и экологии растений / О. В. Смирнова, Н. А. Торопова // Восточноевропейские леса: история в голоцене и современность : статьи. – М. : Наука, 2004. – Кн. 1. – С. 154–163.
25. Смирнова О. В. Популяционная концепция в фитоценологии и проблема сукцессий и климакса / О. В. Смирнова, Н. А. Торопова // Актуальные проблемы геоботаники : лекции. – Петрозаводск, 2007. – С. 302–319.
26. Ставрова Н. И. Структура популяций древесных растений на разных стадиях восстановительных сукцессий в лесах Европейского Севера России / Н. И. Ставрова // Актуальные проблемы геоботаники : лекции. – Петрозаводск, 2007. – С. 397–407.
27. Тимофеев-Ресовский Н. В. Микроэволюция, элементарные явления, материал и факторы микроэволюционного процесса / Н. В. Тимофеев-Ресовский // Ботанический журнал. – 1958. – Т. 43, № 3. – С. 317–336.
28. Титлянова А. А. Устойчивость травяных экосистем / А. А. Титлянова // Проблемы устойчивости биологических систем : статьи. – М. : Наука, 1992. – С. 69–77.
29. Турбина М. Р. Возрастная структура популяций травянистых растений в условиях стресса (на примере *Crepis tectorum* L.) / М. Р. Турбина, А. К. Махнеев // Экология. – 1999. – № 2. – С. 116–120.
30. Уранов А. А. Фитогенное поле / А. А. Уранов // Проблемы современной ботаники : статьи. – М.-Л. : Наука, 1965. – Ч. 1. – С. 49–67.
31. Уранов А. А. Классификация и основные черты развития популяций многолетних растений / А. А. Уранов, О. В. Смирнова // Бюлл. МОИП, отд. биол. – 1969. – Т. 74, № 2. – С. 119–134.
32. Усманов И. Ю. Подходы и перспективы физиологического анализа в демографии растений / И. Ю. Усманов // Биологические науки. – 1971. – № 8. – С. 92–102.
33. Царик И. В. Некоторые аспекты пространственной организации сообществ и популяций растений / Царик И. В., Жилиев Г. Г., Малиновский К. А. // Экология и ноосферология. – 1995. – Т. 1, № 1–2. – С. 91–98.
34. Шорина Н. И. Возрастные состояния гаметофитов папоротников и возрастнополовая структура их популяций / Н. И. Шорина // Популяционная экология растений : статьи. – М. : Наука, 1987. – С. 43–48.
35. Baldwin I. T. Volatile signaling in plant-plant interactions: «talking trees» in genomics era / I. T. Baldwin, R. Halitschke, A. Paschold et al. // Science. – 2006. – Vol. 311. – P. 812–815.
36. Cook R. E. Clonal plant populations / R. E. Cook // Amer. Scientist. – 1983. – Vol. 71, № 3. – P. 244–253.
37. Crawley M. J. The population dynamics of plants / M. J. Crawley // Phil. trans. Roy. Soc. – L. – 1990. – Vol. 330, № 1257. – P. 125–140.
38. Hutchings M. J. Plant population biology / M. J. Hutchings // Methods in plant ecology / Eds. P. D. Moore, S. B. Chapman. – Oxford : Blackwell Sci. Publ., 1986. – P. 377–435.
39. Levins R. The Strategy of Model Building in Population Biology / R. Levins // American Scientist. – 1966. – Vol. 54. – P. 421–431.
40. Luzuriaga A. Population structure effect on reproduction of a rare plant: beyond population size effect / A. Luzuriaga, A. Escudero, M. Albert, L. Giménez-Benavides // Can. J. Bot. – 2006. – Vol. 84, № 9. – P. 1371–1379.
41. Navas M. L. Using plant population biology in weed research: a strategy to improve weed management / M. L. Navas // Weed Res. – 1991. – Vol. 31, № 4. – P. 171–179.
42. Sakai A. K. The population biology of invasive species / A. K. Sakai, F. W. Allendorf, J. S. Holt et al. // Ann. Rev. Ecol. a. System. – 2001. – Vol. 32. – P. 305–332.
43. Shaffer M. Minimum population size for species conservation / M. Shaffer // Bioscience. – 1981. – Vol. 31. – P. 131–134.
44. Shipley B. Comparative plant ecology as a tool for integrating across scales / B. Shipley // Ann. Bot. – 2007. – Vol. 99. – P. 965–966.
45. Stöcklin J. Umwelt, Morphologie und Wachstumsmuster klonaler Pflanzen – eine Übersicht / J. Stöcklin // Bot. Helv. – 1992. – Bd. 102, № 1. – S. 3–21.

Адреса Интернета сайтов

1. http://www.marsu.ru/bbf/ecology/index_mult.htm
Сайт популяционно-онтогенетического направления экологии растений.
2. <http://www.estrellamountain.edu/faculty/farabee/biobk/BioBookpop ecol.html>
Сайт посвящен популяционной экологии растений и животных. Основные термины и понятия. Рост популяций.
3. <http://ipmworld.umn.edu/chapters/ecology.html>
Сайт «Введение в популяционную экологию», созданный Е. В. Radcliffe.
4. http://www.estrellamountain.edu/faculty/farabee/biobk/BioBookDiversity_6.html
Рассматриваются проблемы биологического разнообразия семенных растений.
5. <http://rnd.cnews.ru/natur-science/biology>
Сайт содержит общие новости научных исследований в области биологии и сельского хозяйства.
6. <http://elementy.ru>
Популярный сайт в области фундаментальных наук – биологии и физики в первую очередь.
7. <http://www.floranimal.ru>
На сайте приведены статьи по биологии и экологии растений и животных. Много фотографий высокого качества.
8. <http://www.arkive.org>
Сайт на английском языке. Содержит описания и фотографии растений, в том числе редких.
9. <http://www.biodan.narod.ru>
Факты из жизни растений.
10. <http://www.fao.org>
Сайт создан Продовольственной Организацией при ООН. Содержит материалы по разнообразию сельскохозяйственных растений, урожаем и др.
11. <http://www.icbi.ru/ecol/search.php>
База данных по флоре сосудистых растений Центральной России.
12. <http://www.gypsymoth.ento.vt.edu/~sharov/poprechome/reference.html#topics>
Приведен перечень адресов сайтов, содержащих материалы по популяционной экологии.
13. <http://www.gypsymoth.ento.vt.edu/~sharov/PopEcol>
Сайт по количественной популяционной экологии, созданный А. Шаровым.
14. <http://www.gypsymoth.ento.vt.edu>
Сайт содержит цикл лекций по количественной экологии.
15. <http://dna.synny.ru/russian/main.html>
Сайт посвящен геномике и ДНК-чипам, позволяющим анализировать геномы экспресс-методом.
16. <http://www.plant-pictures.de>
На сайте приведено большое количество фотографий растений разных таксономических видов.
17. <http://cbs.umn.edu/populus>
На сайте дано описание программы Populus (версия 3.4), предназначенной для моделирования популяционных процессов. Здесь можно бесплатно скачать эту программу.
18. <http://www.ruwpa.st-and.ac.uk/distance>
Сайт содержит материалы по методике вычисления фитоценологических и межпопуляционных расстояний в многомерном пространстве.

Наукове видання

Юліан Андрійович Злобін

**Популяційна екологія рослин:
сучасний стан, точки зростання
(російською мовою)**

Монографія

Головний редактор В.І. Кочубей
Технічний редактор І.Ф. Артюшенко
Дизайн обкладинки і макет В.Б. Гайдабрус
Комп'ютерна верстка О.І. Молодецька, А.О. Литвиненко

ТОВ «ВТД «Університетська книга»
40030, м. Суми, вул. Кірова, 27, 5-й пов.
E-mail: publish@book.sumy.ua
www.book.sumy.ua

Відділ реалізації
Тел./факс: (0542) 78-83-57, 78-66-12
E-mail: info@book.sumy.ua

Підписано до друку 12.03.2009.
Формат 60х84 ¹/₁₆. Папір офсетний. Гарнітура Скулбук.
Друк ризограф. Ум. друк. арк. 15,4. Обл.-вид. арк. 15,5.
Тираж 300 прим. Замовлення № 41

Свідоцтво про внесення суб'єкта видавничої справи
до Державного реєстру видавців, виготівників і розповсюджувачів
видавничої продукції ДК № 489 від 18.06.2001

Надруковано відповідно до якості наданих діапозитивів
у ПП Кубраков С.Г.
Україна, 40030, м. Суми, вул. Кірова, 25

Zlobin Yu. A. Population ecology of plants: a modern condition, point of growth
/ Yu. A. Zlobin. – Sumy, 2009. – 265 p.

In the monograph the review of a modern condition of the plant population ecology is given, with use of results both long-term researches of the author, and materials received by other scientists is discussed.

The monograph is intended for the specialists conducting research work in area of the plant population ecology. It can be used magisters and post-graduate students who are carrying out researches in this area of knowledge.