

**МИНИСТЕРСТВО ОБРАЗОВАНИЯ РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ**

**ВОРОНЕЖСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ**

Л.Н. Скользнева, А.И. Кирик, В.А. Агафонов

**ПОПУЛЯЦИОННАЯ ЭКОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ**

*ПРАКТИЧЕСКИЙ КУРС*



Воронеж  
2003

Скользнева Л.Н., Кирик А.И., Агафонов В.А. Популяционная экология растений. Практический курс. – Воронеж: Изд-во Воронеж. ун-та, 2003. – 91 с.

В учебно-методическом пособии изложены современные представления о популяциях растений, структуре ценопопуляций, межпопуляционных связях, роли популяций в экосистеме. Помимо теоретических положений в пособии подробно рассматривается методика проведения популяционных исследований, предлагаются вопросы и задания, направленные на овладение теорией и системой методов популяционной экологии растений.

Рекомендуется для студентов, обучающихся по специальностям "Биология", "Ботаника", "Экология". Представляет интерес для специалистов в области экологии, фитоценологии, морфологии растений.

Научный редактор кандидат биологических наук, доцент Г.И. Барабаш

Рецензент кандидат биологических наук, доцент Е.Н. Жидкова

**Учебно-методическое пособие печатается при поддержке  
Департамента образования и науки администрации Липецкой области**

© Скользнева Л.Н., Кирик А.И., Агафонов В.А.

## ВВЕДЕНИЕ

В настоящее время экология стала одной из приоритетных дисциплин в современной биологии и базисной для многих наук естественного профиля. Она является сравнительно молодой наукой и интенсивно развивается, особенно в последние десятилетия. За это время стало заметным выделение различных направлений в экологии: общая экология, популяционная экология, экология животных и растений, прикладная экология, глобальная экология и др.

Одним из основных разделов современной экологии является популяционная экология (демоэкология). Особую значимость это направление приобрело в последние годы в связи с развитием представлений о популяционно-мозаичной организации биогеоценозов. На современном этапе в популяционной экологии растений разработана система терминологии и комплекс методов, позволяющих определить функциональную организацию растительных сообществ, оценить их состояние и предсказать направление развития, а также разработать механизмы восстановления устойчивой структуры популяций и фитоценоза в целом.

Предлагаемое методическое пособие предназначено для проведения практических занятий и семинаров по спецкурсу «Популяционная экология растений». Учебное пособие содержит 17 разделов, в которых рассматриваются современные представления о популяциях и популяционном подходе в экологии растений. В процессе изложения материала разбираются внутрипопуляционная структура, межпопуляционные связи и роль популяции в экосистеме.

Каждый раздел построен по следующему плану: краткое изложение теоретического материала, литература, которая может быть использована студентами при подготовке к занятиям, в конце темы предлагаются вопросы и задания, направленные на овладение теорией и системой методов популяционной экологии.

Цель занятий: познакомить студентов с приемами экологического анализа материала, сформировать навыки самостоятельного научного мышления, способности обобщать и выделять основные моменты по предложенной теме.

В ходе проведения занятий студенты решают следующие задачи:

- Обсуждение основного содержания темы и выделение ключевых понятий;
- Ответы на вопросы;
- Выполнение практических заданий с использованием предложенного гербарного материала, таблиц, схем и рисунков;
- Подведение итогов занятий.

Задания, предложенные в пособии, составлены на основе исследований сотрудников заповедника «Галичья гора», преподавателей кафедры биологии и экологии биолого-почвенного факультета Воронежского гос-

университета, а также методических разработок сотрудников кафедры ботаники, экологии и физиологии растений Марийского госуниверситета.

Данное пособие является практическим продолжением курса морфологии растений, спецкурсов по популяционной экологии растений, фитоценологии, экологии растений и направлено на подготовку квалифицированных специалистов в области экологии и ботаники.

## ГЛАВА I. ПОПУЛЯЦИЯ: ПОНЯТИЕ, СВОЙСТВА, ОСНОВНЫЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ

Все многообразие живых систем на основе особенностей их строения и функционирования можно отнести к нескольким уровням организации: молекулярно-генетический – клеточный – тканевый – организменный – популяционно-видовой – биогеоценотический – биосферный. Для экологии, как науки, изучающей взаимоотношения организмов между собой и средой их обитания, наибольший интерес представляют следующие субординационные ранги: *особь – популяция – сообщество – экосистема*, или *особь – популяция – вид*. В последние годы экологию нередко определяют и как науку, занимающуюся исследованием биологических систем различных уровней: популяций, биоценозов, биогеоценозов и биосферы.

Среди множества выделяемых в экологии подходов, в последнее время особенно интенсивно развиваются два: «экосистемный» и «популяционный». Наряду с определением экологии, как науки об экосистемах, не меньшее право на существование имеет и определение экологии, как науки о популяциях (Гиляров, 1990). В первом случае основным объектом экологических исследований является экосистема, во втором – популяция.

В настоящее время существует целый ряд определений понятия «популяция». Например, «*популяция* – любая, способная к самовоспроизведению совокупность особей одного вида, более или менее изолированная в пространстве и времени от других аналогичных совокупностей того же вида» (Гиляров, 1990). «*Популяция* – группа особей одного вида, размножающаяся путем свободного скрещивания и обитающая на некотором ограниченном ареале, будучи связанной территориально или условиями среды» (Дубинин, Губарев, 1963). «*Популяция* – группа особей одного вида, в которой организмы могут обмениваться генетической информацией, занимающая определенное пространство» (Одум, 1975).

Следует отметить, что общим положением в большинстве определений является следующее: **популяция** - это совокупность особей одного вида, способных к размножению, и занимающих определенное пространство. Ее основные характеристики:

**количественные** –  
**численность** – абсолютное число особей в каждой конкретной популяции;

*плотность популяции* – среднее число особей, приходящееся на условно выбранную единицу пространства ( $1 \text{ м}^2$ ;  $0,25 \text{ м}^2$  и др.).

**структурные –**

*демографическая структура* популяции – соотношение особей по возрасту или полу;

*пространственная структура* популяции – размещение отдельных элементов популяции (особей, клонов, парциальных кустов) в пространстве;

*виталитетная структура* или *жизненность* популяции – свойство популяции, проявляющееся в степени устойчивости и продуктивности;

*функциональная структура* – совокупность функциональных связей между отдельными элементами популяции.

**динамические –**

*рождаемость* – способность популяции к увеличению численности; рождаемость определяется числом особей, родившихся за определенный интервал времени.

*смертность*, или *элиминация* – гибель особей в популяции под действием биологических, экотопических или биоценотических факторов; определяется числом особей, погибших за определенный период.

*скорость роста* популяции – изменение численности (или биомассы) популяции за единицу времени;

*скорость отмирания* популяции – число особей (или других счетных единиц), погибших за единицу времени.

**функциональные –**

*саморегуляция* популяции – совокупность процессов, обеспечивающих непрерывность существования популяции. Она основывается на способности особей к размножению;

*стабильность* популяции – состояние, при котором рост популяции уравновешивается потерями за счет смертности.

Очевидно, что рост популяции может происходить как за счет размножения организмов, так и за счет заноса семязачатков извне (из других популяций), а потери – за счет гибели особей, выселения (эмиграции) и распространения семян в другие области. В общем виде, соотношение этих процессов можно записать в виде основного **демографического уравнения**:

$$N_{t+1} = N_t + B - D + Y - E, \text{ где}$$

$N_{t+1}$  - численность популяции в данный момент времени;  $N_t$  - численность популяции в предшествующий момент времени;  $B$  - рождаемость;  $D$  – смертность;  $Y$  - иммиграция;  $E$  – эмиграция.

Таким образом, популяция – не просто сумма особей, а сложная надорганизменная система, которая обладает способностью к регуляции численности и эффективному использованию ресурсов среды. Эти свойства возникают на основе закономерных внутри- и межпопуляционных связей, а также являются результатом взаимодействия со средой обитания.

### Рекомендуемая литература

- Одум Ю. Основы экологии / Ю. Одум – М.: Мир, 1975. – 740 с.  
 Гиляров А.М. Популяционная экология: Учеб. пособие / А. М. Гиляров – М.: Изд-во МГУ, 1990. – 191 с.

### Вопросы и задания

1. Что такое иерархичность живых систем?
2. Приведите различные определения понятия «популяция». Что общего в этих определениях?
3. Перечислите основные характеристики популяции. Какие из них являются динамическими и почему?
4. Как в неблагоприятных условиях проявляются адаптивные свойства растений: многолетних, однолетних?
5. В одном заповеднике охраняемый вид обнаружен только в стадии проростков, в другом, как проростков, так и в генеративном состоянии. Судьба, какой из этих популяций вызывает большее опасение?
6. Какова стратегическая задача жизнедеятельности любой популяции?
7. Назовите общие и отличительные признаки организма и популяции.
8. Приведите примеры конкурентных и мутуалистических отношений в популяциях растений.
9. Какие особи в популяции обладают наибольшей приспособленностью?
10. Запишите основное демографическое уравнение и приведите примеры того, как биологические свойства отдельных видов растений могут влиять на параметры основного демографического уравнения.
11. Что такое элемент популяции?
12. Используя системный подход, объясните, что входит в понятия «состав популяции», «структура популяции», «организация популяции»?
13. В какие иерархические системы популяция входит в качестве элемента?
14. Чем популяции растений отличаются от популяций животных?
15. Какими характеристиками (количественными, структурными и др.) будут обладать популяции редких и исчезающих видов?

## ГЛАВА II. СИСТЕМА ПОПУЛЯЦИОННЫХ ЕДИНИЦ

При изучении популяций в природной обстановке важным является выбор единицы исследования.

Если при выделении популяций используются фенетико-генетический подход, то популяция рассматривается как устойчивая группировка особей одного вида, целостность которой определяется обменом генетической информации и от соседних совокупностей она отделена изоляционными барьерами (Тимофеев – Ресовский и др., 1973; Яблоков, Ларина, 1985). Такая единица у разных авторов называется или *естественно-*

*исторической* популяцией (Малиновский и др., 1988), или *локальной, местной, конкретной популяцией* (Синская, 1961; Завадский, 1968).

Однако выделение перечисленных популяционных единиц в природной обстановке часто представляет достаточно сложную задачу. Обычно исследователи даже не оговаривают наличие каких-либо барьеров для скрещивания, но в качестве таких преград выступает удаленность поселений вида друг от друга, наличие четких экотопических границ или каких-либо геоморфологических преград, препятствующих переносу зачатков. Выделение локальных (местных) популяций на основе дальности переноса зачатков – длительный и трудоемкий процесс, поэтому для целей мониторинга более удобным является использование *ландшафтно-территориального подхода* (Заугольнова, 1994).

При этом подходе элементарной единицей популяционных исследований является *ценопопуляция* (Корчагин, 1964). В этом случае проблема границ ценопопуляции решается на основе тех же принципов, что и вопрос о границах фитоценозов. Ценопопуляции обычно выделяются в границах ассоциации. Выделение ассоциаций осуществляется, как правило, с использованием доминантного подхода (Уиттекер, 1980).

Однако смена доминантов может наблюдаться на территории относительно однородной по своим экологическим условиям (в пределах одного экотопа, например пойменного луга). В этом случае популяционную единицу, выделенную в пределах однотипного экотопа, предложено называть *экопопуляцией* (Заугольнова и др., 1993; Заугольнова, 1994).

Если население вида занимает несколько разнотипных экотопов, расположенных по направлению гидрохимического потока, то такая популяция называется *катенной*. Простейшая катена (Глазковская, 1989) включает водораздел (автоморфный тип ландшафта), склон речной долины (трансаллювиальный тип) и пойму (аллювиальный тип).

Если пойма и склоны речной долины облесены, то катенные популяции можно выделить для многих деревьев и кустарников (Заугольнова, 1994).

Население вида в пределах речного бассейна образует *популяцию бассейна*. Объединение таких популяций в границах ботанико-географической провинции образует *региональную популяцию* вида; совокупность последних образует *популяцию* в пределах *ареала*.

Итак, система иерархически соподчиненных популяционных единиц выглядит следующим образом: ценопопуляция (ЦП) – экотопическая популяция (ЭП) – катенная популяция (КП) – популяция речного бассейна (ПБ) – региональная популяция (РП).

### Рекомендуемая литература

Миркин Б.М. Теоретические основы современной фитоценологии. М.: Наука, 1985.

Смирнова О.В. Популяционная концепция в биогеоценологии / О.В. Смирнова, Л.Б. Заугольнова, Р.В. Попадюк // Журн. общ. биол., 1993. Т. 54, вып. 3. – С. 95-107.

Заугольнова Л.Б. Мониторинг фитопопуляций / Л.Б. Заугольнова, О.В. Смирнова, А.С. Комаров, Л.Г. Ханина // Успехи соврем. биол. – 1993. – Т. 113, вып. 4. – С. 410-414.

### Вопросы и задания

1. Дать определение популяции: 1) на основе генетического подхода; 2) ландшафтно – территориального подхода.
2. Дать определение понятия «ценопопуляция».
2. Каким образом осуществляется выделение ценопопуляций? Экологические популяций, катенных популяций, популяций речного бассейна, региональных популяций?
3. Составьте схему рельефа катены с выделением элементов мезорельефа?
4. Как представлена система иерархически соподчиненных популяционных единиц.
5. Североевропейская популяция ковыля перистого исследована в среднем течении реки Оки и по правому притоку Оки - р. Беспуте. По Оке популяция ковыля перистого представлена на притеррасном участке поймы на древнеаллювиальных наносах. Здесь изучены три ценопопуляции, каждая из которых соответствует участку с доминированием разных видов. По р. Беспуте популяция ковыля перистого представлена на склонах речной террасы с выходами известняковых пород. Здесь изучена одна ценопопуляция (Заугольнова, 1994). Составьте схему соотношения популяционных единиц на примере ковыля перистого.
6. Приведите примеры катенных популяций древесных, кустарниковых и травянистых растений бассейна р. Воронеж. Как они расположены относительно друг друга и чем это обусловлено?
7. Каково соотношение понятий «особь», «партикула», «клон», «ценопопуляция»?

### ГЛАВА III. ОНТОГЕНЕЗ

**Большой жизненный цикл растения**, или **онтогенез** – это генетически обусловленная последовательность всех этапов развития особи – от формирования зародыша и до ее смерти или до полного отмирания всех поколений ее вегетативно возникшего потомства (Смелов, 1937; Уранов, 1975; Жукова и др., 1994).

**Возрастное (онтогенетическое) состояние** особи, или биологический возраст особи, это определенный этап онтогенеза растений, характеризующийся наличием ряда индикаторных признаков, как морфологиче-



ских, так и биологических. Данные признаки отражают физиолого-биохимическое состояние организма в определенный момент его развития.

Совокупность особей одного возрастного состояния образуют возрастную группу. В ценопопуляционных исследованиях выделение возрастных групп особей обычно производится в соответствии с классификацией возрастных состояний, предложенной Т.А. Работновым (1950) (табл.1).

Таблица 1.

## Классификация возрастных состояний

Периоды	Возрастные состояния	Индекс	Признак
Латентный	Семена	<i>sc</i>	Покоящиеся семена.
Прегенеративный	Проростки	<i>p</i>	Смешанное питание, наличие зародышевых структур: семядолей, первичного корня и побега.
	Ювенильные	<i>j</i>	Наличие листьев иной формы и расположения, чем у взрослых особей, возможно иной тип нарастания и ветвления особи, сохранение некоторых зародышевых структур (корня, побега), отсутствие семядолей.
	Имматурные	<i>im</i>	Развитие листьев и корневой системы переходного типа, появление отдельных взрослых черт в структуре побегов.
	Виргинильные	<i>v</i>	Растения имеют характерные для вида взрослые листья, побеги и корневую систему.
Генеративный	Молодые генеративные	<i>g<sub>1</sub></i>	Появление генеративных органов. Преобладание процессов новообразования над отмиранием.
	Средневозрастные генеративные	<i>g<sub>2</sub></i>	Уравновешивание процессов новообразования и отмирания. Максимальный ежегодный прирост. Максимальная семенная продуктивность.
	Старые генеративные	<i>g<sub>3</sub></i>	Преобладание процессов отмирания над процессом новообразования: снижение генеративной функции, ослабление процессов корне- и побегообразования.

Периоды	Возрастные состояния	Индекс	Признак
Постгенеративный	Субсенильные	ss	Полное отсутствие плодоношения. Резкое преобладание процессов отмирания над процессами новообразования, упрощение жизненной формы, вторичное появление листьев переходного (имматурного) типа.
	Сенильные	s	Накопление отмирающих частей растения. Предельное упрощение жизненной формы, вторичное появление некоторых ювенильных черт организации (форма листьев, характер побегов), в некоторых случаях полное отсутствие почек возобновления.

Следует отметить важную особенность онтогенеза вегетативно-подвижных растений. Большой жизненный цикл растений не обязательно заканчивается смертью организма. В результате вегетативного размножения генеты появляются новые особи (партикулы, клоны, и др.), которые также проходят определенные этапы развития. Их онтогенез начинается с момента вегетативного размножения и заканчивается новым размножением или смертью. Особи, у которых наблюдается перерыв в цветении, в отдельную возрастную группу не выделяются. При их характеристике к названию возрастного состояния добавляются слова: «временно нецветущие». У поликарпиков обычно выделяются все перечисленные выше состояния, в некоторых случаях может быть не выражен постгенеративный период (некоторые виды древесных пород). У монокарпиков выделяются возрастные состояния до генеративного периода, последний не подразделяется.

В природе встречаются также *квазисенильное* и *квазиювенильное* состояния. Квазисенильное состояние - (от латинского quasi – как будто, будто бы, senescens – стареющий) имитация сенильного возрастного состояния, отмечается у деревьев и кустарников, находящихся в виргинильном или генеративном (временно нецветущем) состоянии. Это состояние наблюдается при сильном угнетении особей. При изменении условий существования возможен обратный переход.

Квазиювенильное состояние – имитация ювенильного состояния у кустарниковых и травянистых видов, находящихся в сенильном состоянии.

Возрастное состояние всегда связано с *календарным возрастом* растения, или *абсолютным возрастом* (время с момента прорастания семени до момента наблюдения). Определение абсолютного возраста растений сопряжено с определенными трудностями и часто невозможно.

Отнесение растений к тому или иному возрастному состоянию производится на основании комплекса качественных признаков (Уранов, 1975). Наиболее существенными из них являются следующие: способ питания (связь с семенем); наличие зародышевых, ювенильных или взрослых структур и количественные соотношения их у особи; способность особей к семенному или вегетативному размножению, соотношение и интенсивность этих процессов, соотношение процессов новообразования и отмирания у особи, степень сформированных у особи основных признаков биоморфы. В зависимости от характера жизненной формы качественные признаки возрастных состояний имеют специфическое морфологическое выражение. В частности, для древесных видов критерии выделения возрастных состояний имеют свои особенности (табл. 2).

Таблица 2

Критерии выделения возрастных состояний  
у деревьев (Чистякова, 1989).

Состояние	Индекс	Признак
Проростки	<i>p</i>	Неветвящееся растение, имеющее семядольные (при надземном прорастании) или чешуевидные (при подземном прорастании) листья. Корневая система, как правило, состоит из главного и боковых корней
Ювенильные	<i>j</i>	Небольшие неветвящиеся растения. Имеют листья ювенильного типа. В составе корневой системы помимо главного и боковых формируются придаточные корни
Имматурные	<i>im</i>	Имеют сравнительно небольшие размеры (0,1-4,5м) и небольшой порядок ветвления(II – IV). В корневой системе усиливается рост боковых и придаточных корней
Виргинильные (взрослые вегетативные)	<i>v</i>	Молодые узкокронные деревья с очистившейся от боковых веточек базальной частью ствола и листьями взрослого типа. В корневой системе хорошо выделяются вертикально и горизонтально растущие скелетные корни
Молодые генеративные	<i>g<sub>1</sub></i>	Вступившие в пору плодоношения растения с островершинной кроной, большими приростами в высоту, листьями взрослого типа. Плодоношение, обычно в верхней части кроны, необильное и нерегулярное
Средневозрастные генеративные	<i>g<sub>2</sub></i>	Обильно плодоносящие деревья с хорошо сформированной туповершинной (у лиственных деревьев) кроной, сравнительно небольшими годовыми приростами в высоту и большими годовыми приростами по диаметру ствола. Поверхность ствола большинства видов покрыта трещиноватой корой почти до половины его длины или, по крайней мере, у его основания.
Старые генеративные	<i>g<sub>3</sub></i>	Способны к плодоношению от обильного до незначительного к концу состояния; лиственные деревья, а также сосна имеют широкоокруглую крону в связи с прекращением роста в высоту. Прирост ствола в толщину продолжается, его поверхность покрывается корой с

Состояние	Индекс	Признак
		трещинами почти на всю (у большинства видов), или хотя бы на одну треть длины. Начинается усыхание крупных скелетных ветвей и верхушки кроны. Из спящих почек базальных участков ветвей и ствола формируется вторичная крона
Сенильные	s	Имеют полностью отмершую первичную крону, сухую или сломленную верхушку, местами, отслаивающуюся кору. Крона небольшая. Плодоношения нет. Листья ювенильного или полувзрослого типа

### Рекомендуемая литература

- Бигон М. Экология: особи, популяции и сообщества / М. Бигон, Дж. Харпер, К. Таунсенд – М.: Мир, 1989. Т.1., Т.2. – 667 с., 477 с.
- Гиляров А.М. Популяционная экология: Учеб. пособие / А. М. Гиляров – М.: Изд-во МГУ, 1990. – 191 с.
- Ценопопуляции растений (основные понятия и структура). – М.: Наука, 1976. – 216 с.

### Вопросы и задания

1. Чем отличается возрастное состояние (биологический возраст) от абсолютного возраста?
2. Можно ли по календарному возрасту растений судить о его возрастном состоянии?
3. В чем отличие полного и сокращенного онтогенеза у растений?
4. Чем характеризуются листья ювенильного типа и в каких возрастных состояниях они встречаются?
5. В чем сходство и различие квазисенильности и квазиювенильности? В чем значение этих явлений в жизни организма, ценопопуляции?
6. В чем состоят отличия онтогенеза монокарпических и поликарпических растений, вегетативно размножающихся и неспособных к вегетативному развитию?
7. Перечислите возрастные состояния растений. Какие морфологические изменения диагностируют переход особи в новое возрастное состояние? Какие изменения в биологии особей соответствуют им?
8. На предложенном гербарном материале выделить возрастные группы растений.
9. Разложите и опишите гербарные образцы в соответствии с ходом онтогенеза.
10. Каковы основные критерии выделения возрастных состояний у древесных растений?
11. Какое значение в жизни ценопопуляций имеют растения ювенильного и имматурного онтогенетических состояний? Чем можно объяснить выде-

ление гораздо большего числа возрастных состояний в прегенеративном периоде?

12. В предложенных характеристиках онтогенезов (метод. № 461) найдите границы перехода растений из одного онтогенетического состояния в другое.

## ГЛАВА IV. КЛАССИФИКАЦИЯ ЖИЗНЕННЫХ ФОРМ РАСТЕНИЙ

**Жизненная форма** – внешний облик растений (габитус), возникающий исторически и отражающий их приспособленность к условиям среды.

К одной и той же жизненной форме могут относиться растения не только разных видов, но и разных родов и семейств. Следует отличать понятия «жизненная форма растений» и «экологическая группа». В отличие от жизненной формы, отражающей приспособленность растений ко всему комплексу факторов внешней среды, экологические группы отражают приспособленность организмов лишь к отдельным факторам среды, например, к условиям увлажнения (мезофиты, ксерофиты и т. д.) или почв (псаммофиты, галофиты). Таким образом, **экологическая группа** – это совокупность видов со сходным отношением к конкретным условиям среды (влага, свет, механический состав почвы и другие).

История изучения жизненных форм достаточно сложна. В связи с этим существует большое разнообразие определений понятия «жизненная форма». Это объясняется в первую очередь тем, что одни авторы в основу классификации жизненных форм закладывают биологические особенности растений, другие – физиономические (или морфологические). Одной из первых систем, основанной на общей физиономии растений была **классификация жизненных форм** Дю Рие. Он выделил три основных класса: древесные растения, полудревесные растения, травянистые растения. Внутри классов, границы разделения растений по высоте были выделены достаточно условно.

Так как жизненная форма есть выражение приспособленности растений к господствующим условиям, то она характеризуется не только внешними, габитуально-физиономическими признаками, но и рядом биологических свойств, таких как: длительность жизни, ритм развития, способ питания, способы вегетативного размножения и др. И, в сущности, сам термин «жизненная форма» был предложен Е. Вармингом в 1884 году, после утверждения эволюционного учения Ч. Дарвина, когда жизненные формы у растений стали рассматриваться, как формы приспособления растений к среде. Под жизненной формой Е. Варминг понимал «форму, в которой вегетативное тело растения находится в гармонии с внешней средой в течение всей его жизни от семени до отмирания». В **системе жизненных форм Е. Варминга** выделены два основных класса: монокарпические растения и поликарпические растения.

Внутри классов растения подразделяются по циклу развития побегов, способности к вегетативному размножению, структуре корневой системы и др. признакам.

Система Е. Варминга отличается весьма большой детальностью. Недостатком является отсутствие единого ведущего принципа классификации. В отличие от системы Варминга, система жизненных форм К. Раункиера характеризуется своей простотой, ясностью и законченностью. Система жизненных форм К. Раункиера (1905), на все последующие годы определила общее развитие учения о жизненных формах. В основу подразделения жизненных форм К. Раункиер положил лишь различие в приспособлении растений к переживанию неблагоприятного времени года. Но и здесь из всего комплекса адаптивных признаков им выбран также лишь один – положение и способ защиты почек возобновления у растений в течение неблагоприятного времени года по отношению к поверхности почвы. Все растения, в соответствии с этим принципом, были подразделены на пять типов (табл. 3).

Таблица 3

## Биологическая система жизненных форм К. Раункиера

Категории	Признак	Примеры
Фанерофиты	Почки зимуют открыто, достаточно высоко над землей. Как правило, защищены почечными чешуями.	Деревья, кустарники, деревянистые лианы, эпифиты, полупаразиты типа омелы.
Хамефиты	Почки расположены чуть выше поверхности почвы на высоте 20-30 см.	Кустарнички, полукустарнички, полукустарники, стелющиеся травы, растения – подушки.
Гемикриптофиты	Почки возобновления находятся на уровне почвы, или погружены неглубоко, в подстилку.	Травянистые многолетние растения: стержнекорневые, дерновинные, столонообразующие.
Криптофиты	Почки находятся в почве, на некоторой глубине, от одного до нескольких сантиметров; на дне водоемов или в толще воды	Многолетние корневищные, клубневые, луковичные, водные растения.
Терофиты	Все вегетативные части отмирают к концу сезона, зимующих почек не остается.	Однолетники.

Разработкой эколого–морфологической классификации жизненных форм в нашей стране занимался И.Г. Серебряков (1962). Система жизненных форм И.Г. Серебрякова в известной степени сходна с системой Дю Рие. Под жизненной формой И.Г. Серебряков понимал внешний облик (габитус) взрослых растений, возникающий в результате роста и развития в определенных условиях среды и отражающий приспособленность растений к этим условиям. В процессе онтогенеза растения меняют свою жиз-

ненную форму. Однолетние сеянцы ели и сосны, так же как «торчки» дуба под пологом леса, еще не деревья. То же относится и к травянистым многолетникам: стержнекорневые в первые годы жизни, они затем могут стать корневищными, кистекарневыми, столонообразующими, клубневыми и т. п. (Голубев, 1956). В связи с этим жизненная форма растений определяется по внешнему облику взрослых особей.

Система жизненных форм И.Г. Серебрякова основывается на структуре надземных осей и на относительной длительности жизни растений в целом (табл. 4).

Таблица 4

Эколого– морфологическая классификация жизненных форм И.Г. Серебрякова (1962)

Категории	Признаки	Примеры
Древесные растения: Деревья Кустарники Кустарнички	Многолетние надземные побеги с почками возобновления (фанерофиты и хамефиты по Раункиеру). В течение жизни один ствол. Формируется несколько или много стволов, постепенно сменяющих друг друга. Миниатюрные кустарники высотой не более 50 см.	Секвойя, ель. Терн, спирея. Вереск, брусника.
Полудревесные растения: Полукустарники Полукустарнички	Надземные побеги частично деревянистые, частично травянистые, т.е. верхняя иногда значительная часть побега ежегодно отмирает, а нижняя часть с почками возобновления остается в качестве многолетней (хамефиты по Раункиеру). Вегетирующие побеги до 2 метров, одревесневающие участки до 30 см Вегетирующие побеги высотой до 30 см, одревесневающие части побега до 7 см.	Некоторые виды астрагалов, полыней. Шлемник, тимьян.
Травянистые наземные растения: Поликарпики Монокарпики	Надземные прямостоячие части всегда однолетние, с почками возобновления. Многолетние побеги всегда подземные, или приземные (гемикриптофиты и криптофиты по Раункиеру). Не имеют многолетних органов и почек возобновления (терофиты по Раункиеру).	Лапчатки, ковыли, ландыш. Мак, гулявник, мелколистник, ярутка.

При решении практических задач наиболее часто приходится сталкиваться с классификацией жизненных форм травянистых растений (табл. 5).

Классификация жизненных форм травянистых растений  
И.Г.Серебрякова (1962)

Категории	Признаки	Примеры
Поликарпики		
Стержнекорневые	Во взрослом состоянии имеют хорошо развитый, частично запасующий главный корень	Свербига восточная, клевер горный, виды васильков
Кистекопневые	Во взрослом состоянии не имеют главного корня; придаточные корни толстые, иногда запасующие, иногда втягивающие, в большом количестве скученные в виде кисти на крайне укороченной подземной стеблевой оси. Последнюю, можно считать очень коротким корневищем	Подорожник большой, подорожник средний, купальница европейская, некоторые виды лютиков
Короткокорневищные	Как и предыдущей группе, во взрослом состоянии живут, в основном, за счет придаточных корней, при этом подземная, многолетняя стеблевая ось «корневище» хорошо выражена и достаточно долговечна	Купена лекарственная, виды ирисов, гравилат городской.
Длиннокорневищные	Имеют корневище с длинными междоузлиями, чаще гипогейного происхождения	Майник двулистный, грушанка круглолистная, мятлик узколистный, пырей ползучий.
Дерновинные	Сильно кустящиеся короткокорневищные многолетники с мощной придаточной корневой системой. Побеговая часть растения представляет разветвленную систему пеньков от отмерших надземных побегов. Подразделяются на рыхлодерновинные (с экстравагинальным куцением) и плотнодерновинные (с интравагинальным куцением).	Тимофеевка степная, овсяница луговая, белоус торчащий, виды ковылей, щучка дернистая.
Клубнеобразующие	Сборная группа, включающая растения с одним многолетним клубнем гипокотильно – стеблевого происхождения, на котором сменяются надземные побеги, а также корневищноклубневые растения с	Виды цикламенов, хохлаток, картофель, борец дубравный.



Категории	Признаки	Примеры
	однолетними клубнями и столоно-клубневые с отделяющимися от материнского растения клубнями	
Луковичные	Типы луковиц со сменяющейся придаточной корневой системой	Лук круглый, пролеска сибирская, виды лилий.
Надземно – ползучие и наземно - столонные	Травы с относительно долгоживущими (2-4 года) плагиотропными ползучими побегами или с быстро отмирающими столонами - усами	Будра плющевидная, луговой чай, земляника лесная, костяника
<b>Монокарпики</b>		
Однолетние монокарпики	Вегетируют и цветут в течение одного сезона.	Овес посевной, горох.
Многолетние и двулетние монокарпики	Вегетативная фаза жизни длится от двух и более лет	Некоторые виды бодяков, чертополохов, дудник лекарственный, тмин обыкновенный.

Древесные растения, как и травянистые, имеют различный внешний облик, поэтому для них также характерен спектр жизненных форм. Наиболее обычна форма *одноствольного дерева*, что нашло отражение в классификации жизненных форм И.Г. Серебрякова (1962). Однако такие виды, как липа сердцевидная, клен остролистный, полевой, татарский, явор, черемуха обыкновенная, рябина обыкновенная имеют не только одноствольную форму роста. У них довольно рано просыпаются спящие почки в основании ствола. Из них формируются дополнительные стволы, равноценные или несколько уступающие по размерам первичному, возникают: *многоство-* или *немногоствольные деревья*. При более позднем пробуждении базальных почек вторичные стволы отстают в развитии от главного: материнское дерево вступает в пору плодоношения, а вторичные скелетные оси еще находятся на разных этапах прегенеративного развития. Формируется жизненная форма – *порослеобразующее дерево* (Чистякова, 1987). Она чаще всего встречается у липы, кленов татарского и полевого, ильма, рябины, черемухи.

При полегании и укоренении полегших участков имматурных, а иногда и виргинильных растений, нижних ветвей взрослых деревьев, при вегетативном разрастании гипогеогенными корневищами, а также при образовании корневых отпрысков может сформироваться многоствольное дерево с диффузно разнесенными на площади стволами – *куртинообразующее дерево*. Такая форма роста свойственна разным видам деревьев в достаточно увлажненных местообитаниях, а также близ северных и северо-восточных границ их ареалов. Особенно типична она для липы, клена полевого, черемухи, ильма, осины.

Угнетенный длительно живущий подрост деревьев заканчивает онтогенез, не вступая в пору плодоношения. Внешне он выглядит как аэроксильный куст. При диффузном расположении скелетных осей жизненную форму угнетенного подростка можно назвать стлаником. Учитывая возможность отдельных кустов стать в благоприятных условиях высокорослыми деревьями, предложено подобную форму называть **факультативным стлаником**. Встречается она чаще всего у липы, клена полевого, черемухи, рябины (Чистякова, 1989).

Таким образом, жизненная форма представляет собой внешнее выражение адаптивных свойств вида. Разнообразие классификаций жизненных форм отображает многообразие адаптаций растений к различным эколого-ценотическим условиям.

### Рекомендуемая литература

- Серебряков И.Г. Экологическая морфология растений / И. Г. Серебряков. – М.: Изд-во Высшая школа, 1962. – 378 с.
- Серебрякова Т.И. Морфогенез побегов и эволюция жизненных форм злаков / Т. И. Серебрякова. – М.: Наука, 1971. – 359 с.
- Работнов Т.А. Фитоценология: Учеб. Пособие / Т. А. Работнов – М.: Изд-во МГУ, 1992. – 349 с.
- Ценопопуляции растений (основные понятия и структура). – М.: Наука, 1976. – 216 с.
- Голубев В.Н. Эколого-биологические особенности травянистых растений и растительных сообществ в лесостепи / В.Н. Голубев – М.: Наука, 1965. – 287 с.

### Вопросы и задания

1. Дать определение понятия «жизненная форма» растений.
2. Какие признаки положены в основу биологической и эколого-морфологической классификации жизненных форм?
3. Назовите основные группы жизненных форм К. Раункиера и И.Г. Серебрякова. Есть ли общие признаки в этих классификациях?
4. Каковы отличия групп жизненных форм: деревья и кустарники; кустарники и полукустарники; полукустарники и кустарнички?
5. Назовите принципиальные отличия древесных и травянистых растений.
6. Перечислите возможные смены жизненных форм растений в ходе онтогенеза? Приведите примеры.
7. Приведите примеры растений разных жизненных форм, используя представителей местной флоры.
8. Используя данные геоботанического описания (табл. 6) и приложения 1, постройте спектр жизненных форм по К. Раункиеру. Сделайте вывод.

Таблица 6

Фитоценотическая характеристика ассоциации *Arrhenatherum elatius*  
– *Coronilla varia* лугового стационара геоботанического профиля заповед-  
ника «Галичья гора»

Названия растений	Проективное покрытие видов (в %) на метрочках					
	1	2	3	4	5	среднее
<i>Acinos arvensis</i>	0,3					0,1
<i>Achillea millefolium</i>	1,0	4,0		2,0	5,0	2,4
<i>Agrimonia eupatoria</i>					0,5	0,1
<i>Arrhenatherum elatius</i>	10,0	15,0	68,0	7,0	20,0	24,0
<i>Artemisia austriaca</i>		0,5		0,5	0,5	0,3
<i>Artemisia campestris</i>					+	+
<i>Astragalus onobrychis</i>		+				+
<i>Asperula tinctoria</i>		+				+
<i>Centaurea scabiosa</i>		7,0				1,4
<i>Cichorium inthybus</i>	0,5			2,0	2,5	1,0
<i>Convolvulus arvensis</i>	0,5	1,0		0,2	1,0	0,5
<i>Coronilla varia</i>	70,0			60,0	20,0	30,0
<i>Dactylis glomerata</i>			+			+
<i>Echinops ritro</i>	+					+
<i>Echium vulgare</i>					+	+
<i>Elyrtigia intermedia</i>		+				+
<i>Erigeron acer</i>	0,5	0,2	1,0	1,0		0,5
<i>Euphorbia virgata</i>	0,5	0,1				0,1
<i>Festuca pratensis</i>	+					+
<i>Filipendula vulgaris</i>	+					+
<i>Fragaria viridis</i>		5,0				1,0
<i>Galium mollugo</i>		6,0	0,5		2,0	1,7
<i>Galium verum</i>	0,1				2,0	0,4
<i>Glechoma hederaceae</i>	3,0					0,6
<i>Hieracium pilosella</i>				0,3		0,1
<i>Linaria vulgaris</i>				0,3		0,1
<i>Medicago falcata</i>		2,0	3,0	15,0	20,0	8,0
<i>Myosotis popovii</i>		0,5	0,3		0,5	0,3
<i>Knautia arvensis</i>		2,0	0,5			0,5
<i>Nonea pulla</i>	1,0					0,2
<i>Picris hieracioides</i>	0,5			0,5	0,5	0,3
<i>Plantago media</i>	2,0	0,5		0,5	0,1	0,6
<i>Plantago lanceolata</i>				0,5		0,1
<i>Poa angustifolia</i>	0,5	2,0	20,0	2,0	2,0	5,3
<i>Potentilla argentea</i>		2,0		1,0	1,0	0,8
<i>Seseli libanotis</i>		7,0		0,5	0,5	1,6
<i>Taraxacum officinale</i>	1,0	1,0	0,5			0,5
<i>Tragopogon dubius</i>	1,0					0,2
<i>Trifolium pratense</i>				1,0	1,0	0,4
<i>Trifolium repens</i>				0,5		0,1
<i>Verbascum lychnitis</i>	0,5	0,5				0,2
<i>Veronica austriaca</i>		0,5				0,1
<i>Veronica chamaedrys</i>	1,0	1,0	1,0	0,5	0,5	0,8
<i>Veronica prostrata</i>			1,0			0,2

9. Перечислите типы жизненных форм, представленных на рис.1 (по К. Раункиеру и по И.Г. Серебрякову).

10. Какая группа жизненных форм по К. Раункиеру будет преобладающей для растительных комплексов тропических областей, умеренных широт, аридных территорий и арктических областей?

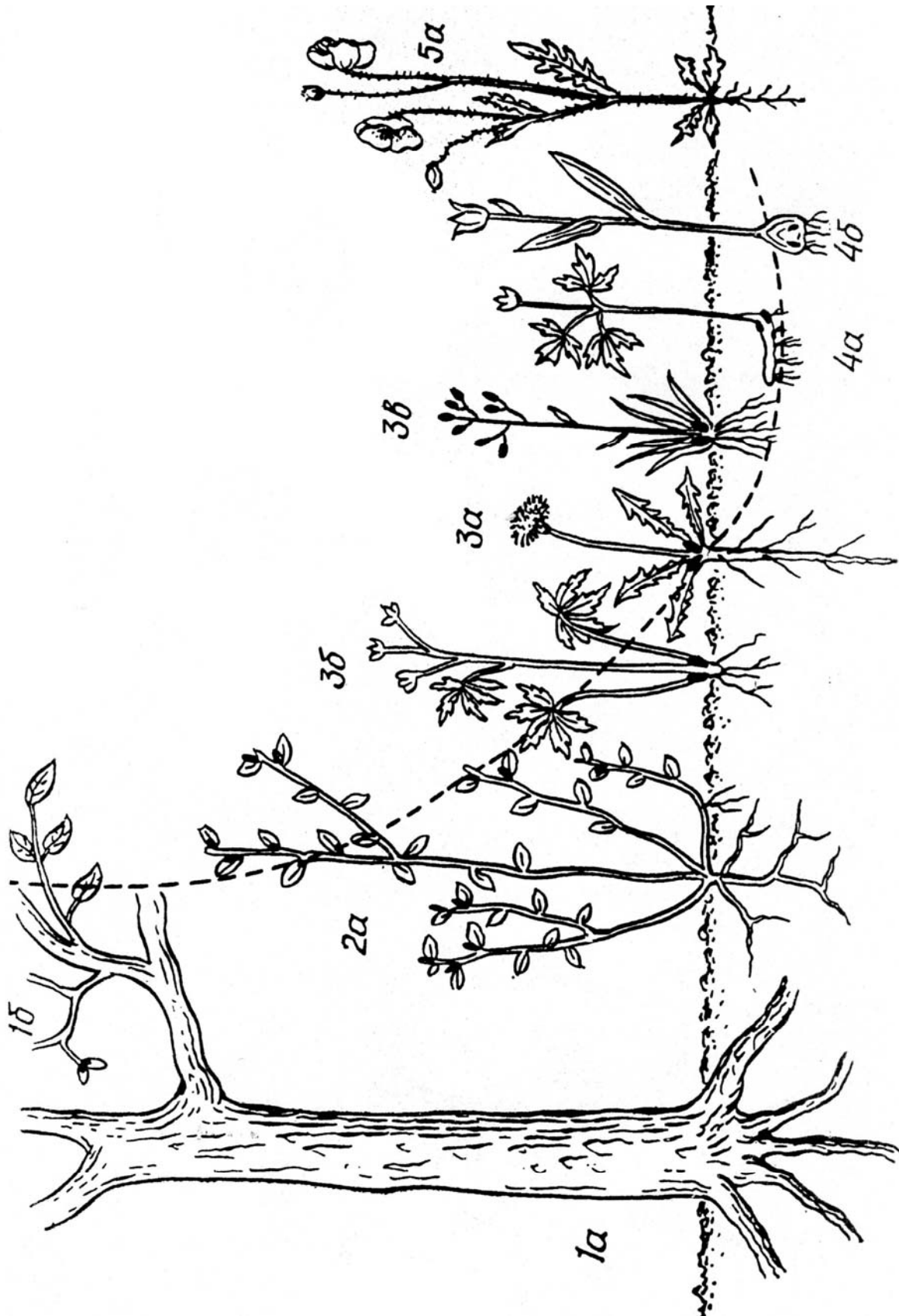


Рис. 1. Жизненные формы растений.

11. Перечислите наиболее типичные жизненные формы, встречающиеся в растительных сообществах зоны умеренного климата?

12. Назовите жизненные формы растений на примере предложенного гербарного материала.

13. Рост и развитие растений одного и того же вида происходит в резко отличающихся условиях среды. К чему это может привести? Ответ обоснуйте.

14. Используя данные таблицы 7 определите наиболее устойчивые к антропогенному воздействию жизненные формы растений. С какими свойствами жизненных форм это может быть связано?

Таблица 7

Доля видов (%), обнаруженных на антропогенных местообитаниях, среди различных жизненных форм (по системе Раункиера) исследуемой флоры (Березуцкий, 2000)

Жизненная форма	Флора				
	окрестностей г. Саратова		южной части Приволжской возвышенности		
	урбанизированные территории	техногенные местообитания	искусственные лесные насаждения	агрофитоценозы	антропогенные местообитания в целом
Фанерофиты	73,01	57,32	67,07	45,12	84,15
Хамефиты	39,13	36,00	28,00	18,00	46,00
Гемикриптофиты	49,63	43,39	47,28	26,90	62,21
Криптофиты	46,87	41,51	31,45	22,01	57,56
Терофиты	64,40	55,94	55,94	52,10	81,47

15. В каких направлениях идет адаптация растений в различных типах фитоценозов (лесные, луговые, степные сообщества)? Как это отражается на габитусе растений?

## ГЛАВА V. ОСОБЕННОСТИ ОНТОМОРФОГЕНЕЗА У РАСТЕНИЙ РАЗНЫХ ЖИЗНЕННЫХ ФОРМ

В настоящее время в популяционной биологии растений накоплен достаточно большой материал по особенностям онтоморфогенеза у растений разных жизненных форм, в связи с чем стало возможным классифицировать биоморфы по особенностям онтогенеза. Классификация проводится на основе следующих признаков: 1) характера размещения структурных элементов корневой и побеговой сферы (включая почки возобновления); 2) проявления морфологической дезинтеграции особей; 3) последовательности фаз морфогенеза как суммарной характеристики изменений структуры особей в онтогенезе.

В предлагаемой классификации выделяются три типа биоморф: моноцентрический, явнополицентрический и неявнополицентрический. В пределах данных типов выделяют группы биоморф на основе морфологической *дезинтеграции* (автономизации отдельных частей особи, приводя-

щей в конечном итоге к их обособлению и самостоятельному существованию). В пределах групп биоморф выделяют подгруппы, которые характеризуются тем или иным набором фаз морфогенеза и определенной последовательностью их прохождения в онтогенезе (см. Приложение 2).

### Классификация биоморф по особенностям хода онтоморфогенеза

Типы биоморфы	Признак	Примеры
<b>Моноцентрический:</b>	Корни, побеги (побег у одноствольных видов) и почки возобновления сконцентрированы в единственном центре, который и является центром разрастания особи	Стержнекорневые, монокарпики (жабрица порезниковая и др.) и поликарпики (некоторые виды полыней, цикорий обыкновенный, василек шероховатый), плотнодерновинные злаки (ковыль перистый, щучка дернистая, типчак и др.), большинство деревьев, кустарники, клубневые, луковичные и клубнелуковичные травы (хохлатка плотная, пролеска сибирская)
Дезинтеграция отсутствует	Особь в течение всего онтогенеза существует как единые компактные образования	Стержнекорневые травы и моноподиально нарастающие деревья
Частичная поздняя неспециализированная дезинтеграция	К концу онтогенеза появляется отмерший центр, зона возобновления смещается на периферию особи	Стержнекорневые частично партикулирующие травы, полукустарники, кустарники, подушки с придаточным укоренением
Полная поздняя (ранняя) неспециализированная дезинтеграция	В конце генеративного или постгенеративного периода осуществляется полная партикуляция особи и возникают вторичные моноцентрические особи	Партикулирующие стержнекорневые, кистекарневые травы, плотнодерновинные травы, стержнекорневые полукустарники, кустарники, подушки с придаточным укоренением
<b>Явнополицентрический:</b>	Характерно наличие нескольких явно выраженных центров разрастания особи, соединенных между собой специализированными побегами разрастания (корневища, столоны, наземноползучие побеги). Каждый из таких центров – место сосредоточения корней, по-	Длинно-корневищные (сныть обыкновенная, осока волосистая, пролесник многолетний), столонообразующие (подмаренник душистый, звездчатка жестколистная), наземноползучие травы (живучка ползучая), также длиннокорневищные кустарнички и кустарники (черника, лещина обыкновенная)

	бегов и почек возобновления и представляет собой относительно автономную часть особи (парциальные кусты, парциальные побеги), способную к самостоятельному существованию при естественном или искусственном обособлении	
Частичная поздняя специализированная дезинтеграция	К концу онтогенеза образуется куртина, в пределах которой обособляются автономные центры (парциальные кусты или побеги), связанные первичным кустом специализированными побегами разрастания	Непартикулирующие корневищно-стержнекорневые травы и кустарники
Полная ранняя (поздняя) специализированная дезинтеграция	Происходит разделение куртины на отдельные парциальные кусты, корневая система придаточная	Партикулирующие длиннокорневищные, корневищно-стержнекорневые, столонообразующие травы
<b><i>Неявнополицентрический:</i></b>	Также характерно наличие нескольких центров разрастания, однако эти центры расположены настолько близко, что практически их очень трудно разграничить	Короткокорневищные (ветреница лютиковая, копытень европейский), короткокорневищнокистекарневые (медуница неясная), короткокорневищно-стержнекорневые (лапчатка бедренцеволистная)
Полная ранняя (поздняя) неспециализированная дезинтеграция	Разделение рыхлого куста или куртины осуществляется в прегенеративном, генеративном периоде	Короткокорневищные партикулирующие травы

### Рекомендуемая литература

Ценопопуляции растений (основные понятия и структура). – М.: Наука, 1976. – 216 с.

### Вопросы и задания

1. Какие признаки характерны для моноцентрического, явнополицентрического и неявнополицентрического типов биоморф?

2. На гербарном материале (набор возрастных состояний отдельных видов растений) определите, к какому варианту в соответствии с рис. 2 относится онтогенез этих видов.

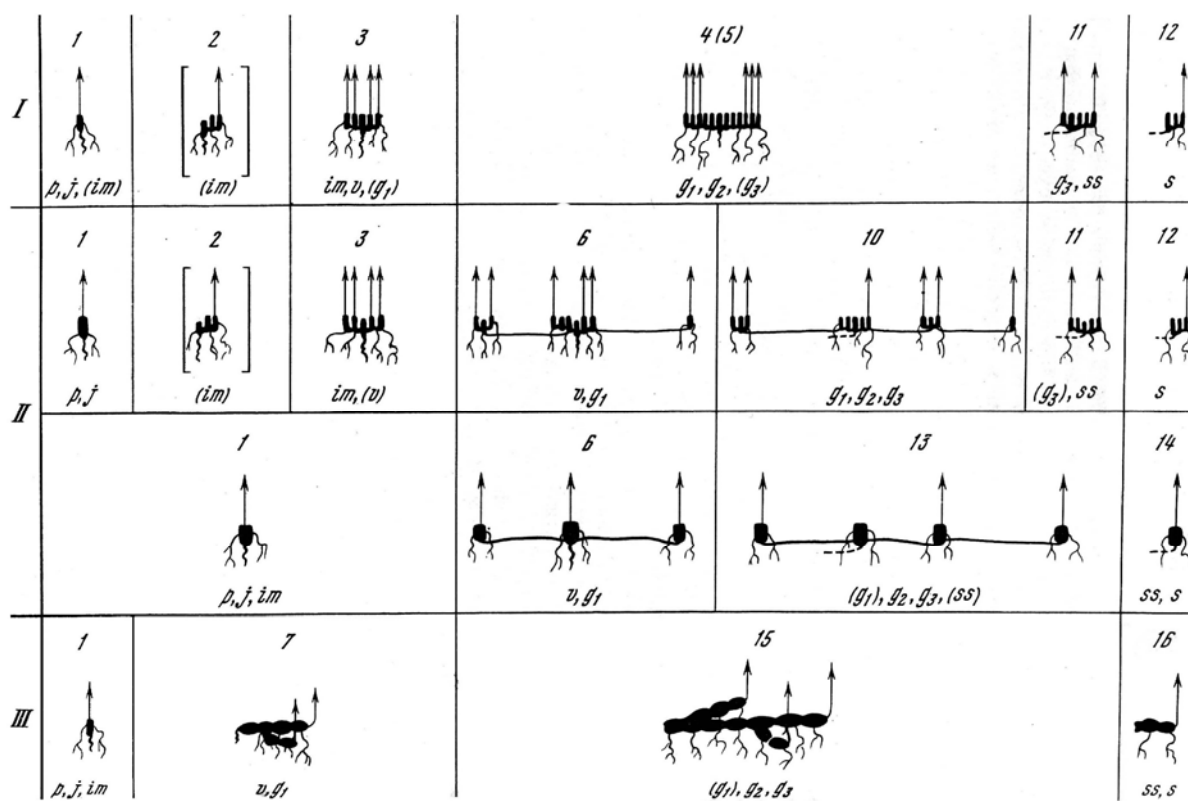


Рис. 2. Варианты онтогенеза у разных типов биоморф.

- Каковы соотношения процессов новообразования и отмирания у растений разных жизненных форм на разных этапах онтогенеза.
- Можно ли по надземной сфере точно определить возрастное состояние растений? Любой биоморфы? Ответ аргументируйте.
- Приведите конкретные примеры индивидуальных отличий особей (одного вида) одного возрастного состояния; видов одной жизненной формы в одном возрастном состоянии; видов разных жизненных форм в одном возрастном состоянии.
- Дайте определение понятий: куртина, клон, партикула.
- Определите жизненные формы растений, изображенных на рис. 3. Какие особенности онтоморфогенеза характерны для данных жизненных форм?



	Виргинильный период					Генеративный период				Сенильный период		
	Проростки	Ювенильные	Имматурные	Взрослые вегетативные	Молодые генеративные	Зрелые генеративные	Старые генеративные	Субсенильные	Сенильные			
Оска волосистая												
Шучка дернистая												
Василек шероховатый												

Рис. 3. Возрастные состояния многолетних травянистых растений разных жизненных форм и фазы их морфогенеза

8. Используя рис. 4, назовите, какие специализированные и неспециализированные вегетативные органы учитываются при выделении возрастных состояний разных биоморф?

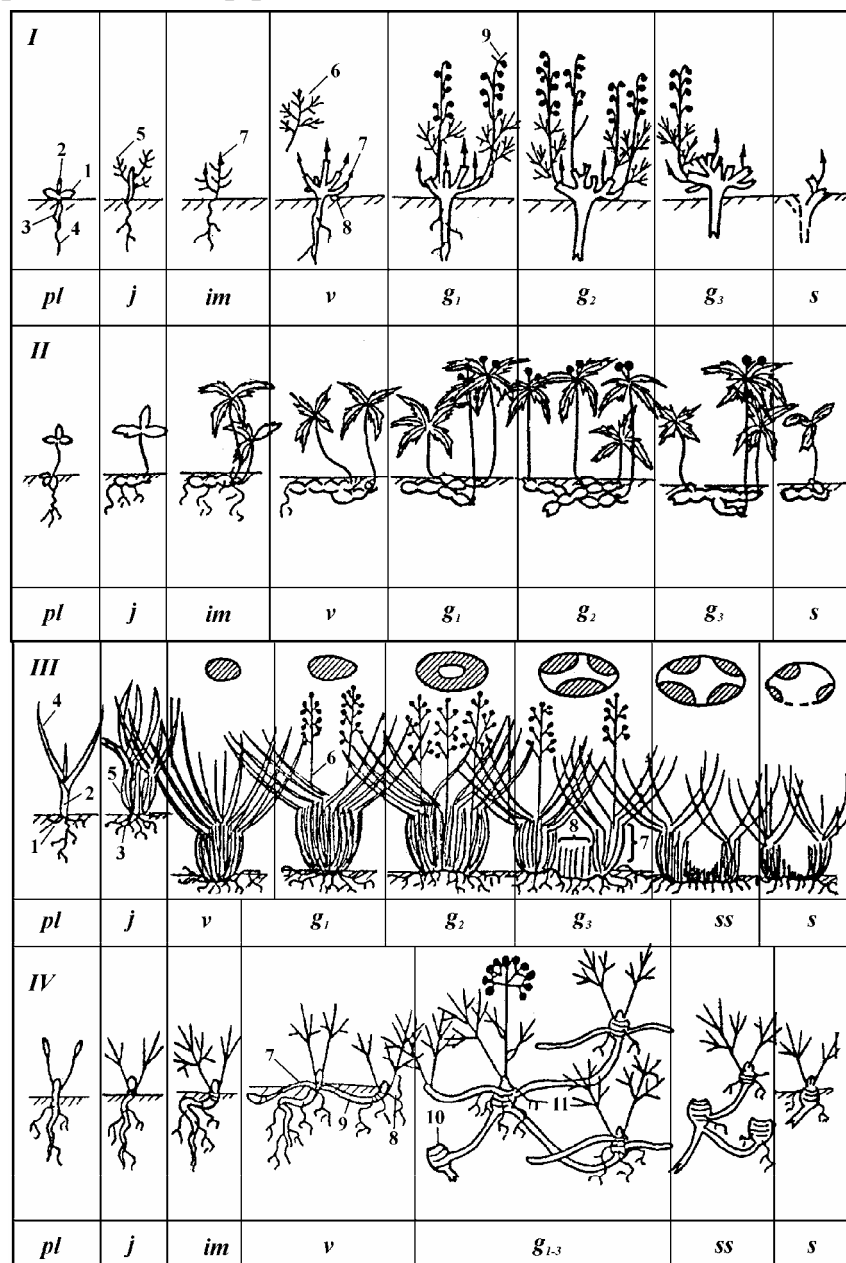


Рис. 4. Схема возрастных состояний растений различных жизненных форм. I. Полынь равнинная: 1-семядоли, 2 – верхушечная почка, 3- гипокотиль, 4 – главный корень, 5 – ювенильный лист, 6 – взрослый лист, 7 – вегетативный годичный побег, 8 – многолетняя часть побега, 9 – генеративный побег, 10 – отмершая часть побега.

II. Ветреница лютиковая.

III. Луговик дернистый: 1 – зерновка, 2 – колеоптиль, 3 – придаточные корни, 4 – ассимилирующий лист, 5 – розеточный лист, 6 – генеративный полурозеточный побег, 7 – живая часть дерновины, 8 – отмершая часть дерновины.

IV. Сныть обыкновенная: 7 – отбег; 8 – парциальный побег; 9 – коммуникационное корневище, 10 – отмерший побег, 11 – придаточные корни.

9. Отметьте особенности морфогенеза у растений, изображенных на рис. 5, 6, 7.

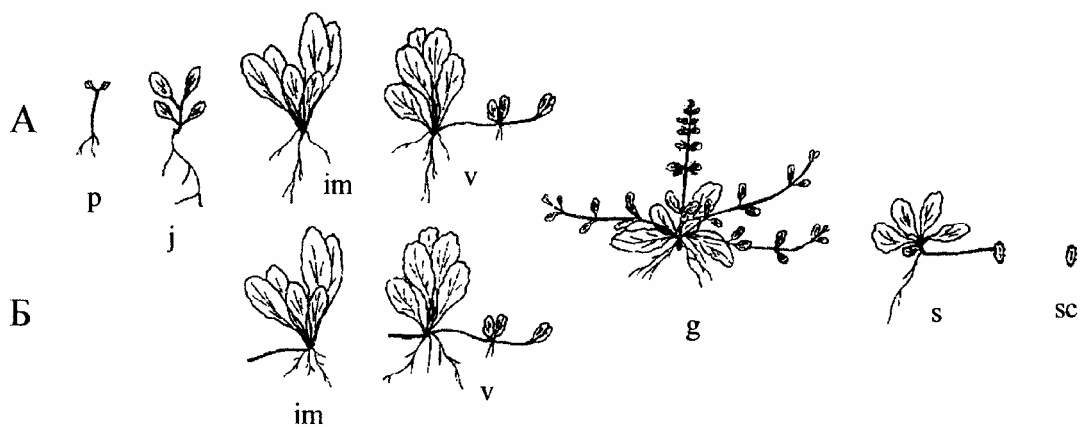


Рис. 5. Схема онтогенеза живучки ползучей (*Ajuga reptans* L.).

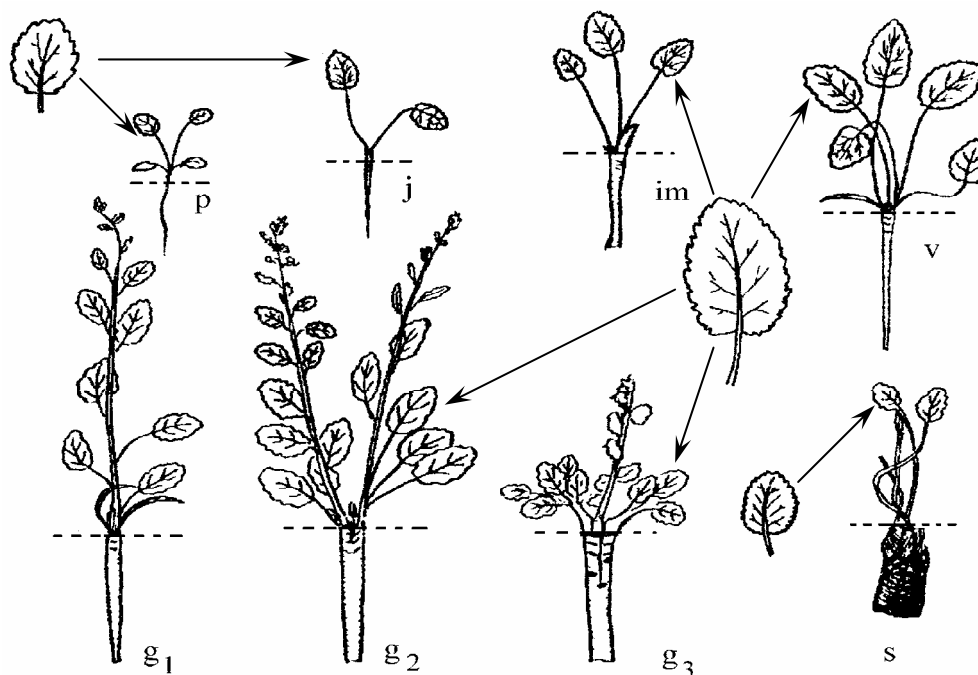


Рис. 6. Схема онтогенеза синеголовника плосколистного (*Eryngium planum* L.).

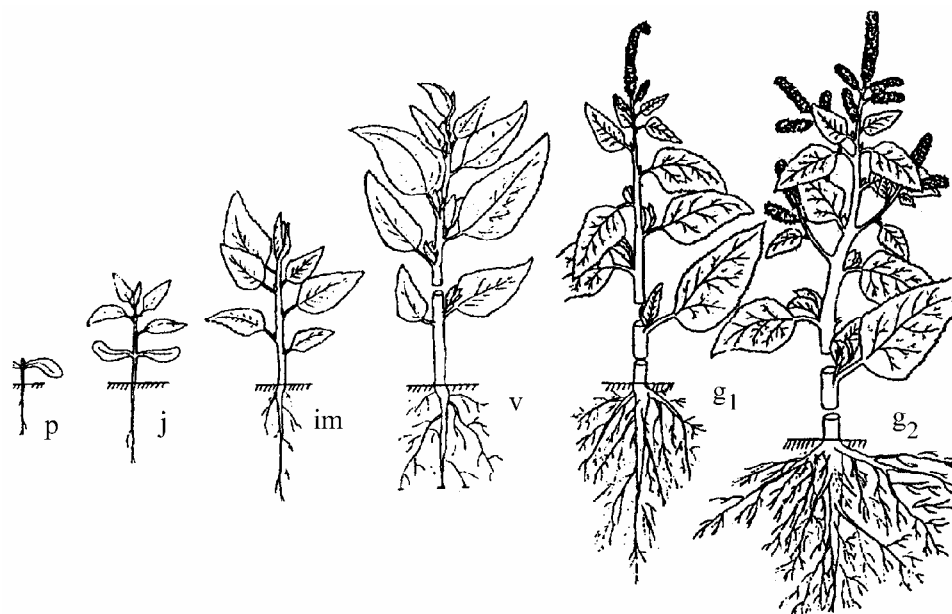


Рис. 7. Схема онтогенеза амаранта багряного (*Amaranthus cruentus* L.).

10. Каким типам биоморф соответствуют данные варианты морфогенеза: 1) первичный побег → первичные куст → дерновина → кустящаяся партикула → некустящаяся партикула; 2) первичный побег → первичный куст → куртина → система парциальных кустов → парциальный куст → парциальный побег; 3) первичный побег → первичный куст → рыхлый куст → неветвящаяся партикула. Приведите примеры и сделайте схематические рисунки изменений структуры особей в ходе данных вариантов морфогенеза.

11. Какие жизненные формы по И.Г.Серебрякову относятся к моноцентрическому и явнополицентрическому типам биоморф? Приведите примеры.

12. В результате деятельности горнодобывающей промышленности возникают «отвалы» - места сброса отходов, образующихся в процессе добычи руды. Первоначально на этих участках отсутствует растительность. Растения каких типов биоморф будут иметь преимущество при заселении, а затем при закреплении на подобных территориях в условиях лесостепи?

13. Можно ли по спектру жизненных форм вида определить его положение в ценозе? Ответ обоснуйте.

## ГЛАВА VI. ПОЛИВАРИАНТНОСТЬ РАЗВИТИЯ

**Поливариантность развития** проявляется на разных уровнях организации: организменном, популяционном и видовом.

На **организменном уровне** выделены следующие формы поливариантности:

1. Демографическая поливариантность - подразделяется на возрастную и половую.

Возрастная поливариантность проявляется в различных модификациях особей по календарному возрасту и возрастным состояниям. Половая – отмечается у споровых растений и проявляется в существовании двух поколений: диплоидного спорофита и гаплоидного гаметофита. У семенных растений половая дифференциация характерна только для двудомных растений и проявляется в наличие мужских и женских особей.

2. Размерная поливариантность – дифференциация элементов ценопопуляций по жизненному состоянию. Проявляется как в ходе индивидуального развития особей, так и у особей, находящихся на одном этапе онтогенеза.

3. Морфологическая поливариантность – многообразие морфологических структур и жизненных форм особей. Проявляется на разных этапах онтогенеза у деревьев, кустарников, кустарничков и травянистых растений. Морфологическая поливариантность особей наблюдается при изменении условий произрастания. У дерновинных злаков: *Phleum pratense*, *Festuca pratensis*, *Anthoxanthum odoratum*, *Dactylis glomerata* обнаружено падение интенсивности кущения вплоть до формирования однопобеговых

растений (Ценопопуляции растений, 1988). У некоторых луговых растений (*Cerastium caespitosum*, *Trifolium repens*) наблюдается смена монокарпичности на поликарпичность. У некоторых плотнoderновинных злаков при засыпании дерновин образуются столонообразующие побеги (Серебрякова, 1971). У люцерны серповидной (Снаговская, 1965; Григорьева, 1975) и у одуванчика лекарственного на разрыхленных почвах наблюдается факультативное появление корневых отпрысков, формирующихся из придаточных почек на боковых корнях. У розеточного вида шиверекии подольской в неблагоприятных условиях формируются побеги с удлиненными междуузлиями (Скользнева, 2000).

4. Поливариантность размножения – проявляется в сочетании у особей различных способов размножения: семенного и вегетативного, нескольких вариантов вегетативного размножения. Так, например, у лютика ползучего на аллювиальных наносах вегетативное размножение осуществляется не только с помощью надземных, но и подземных столонов (Мельникова и др., 1977), у луговика дернистого наблюдается заложение особых луковичек в соцветиях у растений, которым не свойственно живорождение. В ряде случаев семенное размножение дополняется вегетативным: у подорожника большого, люцерны серповидной, тимофеевки луговой, овсяницы луговой, душистого колоска, луговика дернистого и др. (Жукова, 1979).

5. Ритмологическая поливариантность – поливариантность прохождения фенологических фаз у особей одного вида, что определяет разновременность цветения и плодоношения особей в пределах одной ценопопуляции.

6. Поливариантность по темпам развития, или временная поливариантность выражается в различной скорости индивидуального развития (Воронцова, Заугольнова, 1978; Жукова, 1986). Существование внутривидовых групп, отличающихся по темпам развития, впервые было описано в лесоведческой литературе, когда в одновозрастных насаждениях древесных пород были обнаружены растения с пониженной жизненностью и замедленной скоростью роста (Завадский, 1968). В настоящее время выделено 5 классов временной поливариантности: ускоренное развитие, нормальное развитие, замедленное развитие, вторичный или временный покой, реверсии в более раннее состояние или омоложение.

Поливариантность развития является важнейшим адаптационным механизмом популяционного уровня, определяющим гетерогенность ценопопуляций и способствующим их устойчивости (Ценопопуляции..., 1988).

Поливариантность *на популяционном уровне* проявляется в разнообразии признаков ценопопуляции. Выделены следующие типы вариации признаков:

1. Топографическая поливариантность – проявляется в существовании различных контуров популяции.

2. Размерная поливариантность – различие популяций по занимаемой площади, численности, плотности, запасу фитомассы, урожайности.

3. Возрастная поливариантность – наличие непрерывных рядов популяций по спектру возрастных состояний.

4. Половая поливариантность (для двудомных растений) – наличие популяций с различным соотношением мужских и женских особей.

5. Виталитетная поливариантность – наличие популяций различной жизненности.

6. Пространственная поливариантность проявляется в наличии различных типов распределения особей в пространстве.

7. Генетическая поливариантность – выделяются различные типы популяций по генетическому составу.

8. Динамическая поливариантность – наличие различных типов популяций по характеру флуктуационной изменчивости и сукцессионным стадиям.

На *видовом уровне* выделяют следующие формы поливариантности:

1. Морфологическая поливариантность - проявляется в морфологической изменчивости видов.

2. Ареалогическая поливариантность – проявляется в наличие различных географических элементов и типов ареалов.

3. Экологическая поливариантность – проявляется в индивидуальной экологии видов.

4. Поливариантность типов опыления – наличие видов со смешанным типом опыления.

5. Поливариантность распространения плодов – наличие видов со смешанным типом распространения плодов.

6. Поливариантность типов стратегий – проявляется в наличие различных и смешанных типов стратегий у одних и тех же видов.

Таким образом, поливариантность развития представляет собой широко распространенный адаптационный механизм, проявляющийся на различных уровнях организации. Поливариантность на организменном и популяционном уровнях способствует удержанию занятой видом экологической ниши и обеспечивает стабильность численности в постоянно меняющихся условиях среды.

### Рекомендуемая литература

Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии). – М.: Наука, 1988. – 182 с.

Миркин Б.М. Современная наука о растительности: Учеб. Пособие / Б.М. Миркин, Л.Г. Наумов, А.И. Соломещ. – М.: Логос, 2001. -264 с.

### Вопросы и задания

1. В чем проявляется поливариантность онтогенеза у растений?
2. Является ли поливариантность свойством особи, популяции, вида?
3. Что такое жизненность особи?
4. Какими параметрами определяется жизненность популяции?
5. Назовите факторы, которые определяют морфологическую поливариантность особей?
6. Каково значение ритмологической поливариантности в популяциях растений?
7. Как проявляется размерная поливариантность на популяционном уровне?
8. Каково адаптивное значение смены и сочетания полового и бесполого размножения в пределах одной популяции?
9. Какое значение имеет наличие смешанного типа опыления у одних и тех же видов?
10. Какова судьба популяции, если все ее особи будут развиваться одинаковыми темпами?
11. Назовите основные формы проявления поливариантности на популяционном уровне, на видовом уровне.
12. Опишите или изобразите в виде рисунков известные вам варианты морфологической изменчивости у растений разных биоморф:
  - а) при засыпании песком; б) при длительном половодье; в) при промерзании почвы; г) при сильном и длительном затенении; д) при повреждении животными и человеком; е) при постоянно дующих ветрах разного направления.
13. Экземпляры гербарной коллекции подорожника среднего, типчака, тимфеевки степной, василька шероховатого разложите в порядке снижения жизненности особей в каждой возрастной группе. Измерьте и определите показатели, характеризующие жизненное состояние особи.
14. Проанализируйте процентное соотношение вегетирующих, бутонизирующих, цветущих и плодоносящих особей в двух популяциях синюхи голубой (табл. 8) рассчитайте абсолютное число растений, находящихся в разных фенофазах, составьте феноспектры. В какой популяции больше вероятность резульативного опыления и оплодотворения после внезапных заморозков?

Таблица 8.

Соотношение особей, находящихся в разных фенологических состояниях в популяциях синюхи голубой (Илюшечкина, Микляева, 1992)

№	Дата	Фенофаза				Численность
		Вегетирующие до цветения	Зацветающие	Цветущие	Отцветающие	
1	27.07.92	96,4	3,6	0	0	55
	16.08.92	90,7	5,6	3,7	0	54
	21.06.93	0	0	100,0	0	37
	07.07.93	43,2	5,4	51,4	0	37
	29.07.93	0	0	0	100,0	30

2	03.06.92	7,7	61,5	30,8	0	26
	19.06.92	11,5	30,8	38,5	19,2	26
	10.07.92	0	0	95,8	4,2	24
	27.07.92	4,3	0	0	95,7	23
	21.06.93	23,5	0	76,5	0	17
	07.07.93	21,5	0	66,7	11,8	17

1 – ценопопуляция синюхи голубой при плотности посадки 10 x 10 см

2 – ценопопуляция синюхи голубой при плотности посадки 30 x 30 см

15. Проанализируйте внутривидовое варьирование массы семян для двух видов рода *Videns* (табл. 9). Для какого вида характерна более высокая пластичность репродуктивной сферы?

Таблица 9

Внутривидовое варьирование массы семян (мг) для каждого класса длины (мм) у двух видов рода *Videns* (Ключникова, 1994)

Классы длины	Значения массы семанки			Коэффициент вариации	Коэффициент асимметрии распределения по классам массы
	минимальное	среднее с ошибкой	максимальное		
<i>V. cernua</i>					
2	0,22	0,35 ± 0,04	0,75	42,8	1,40
3	0,19	0,45 ± 0,04	1,00	40,0	0,90
4 l	0,35	0,80 ± 0,03	1,25	23,8	0,08
4 d	0,42	0,96 ± 0,07	1,84	33,3	0,70
5	0,60	1,07 ± 0,04	1,40	20,0	-0,32
6	0,65	1,25 ± 0,08	2,19	28,0	0,70
7	2,00	2,08 ± 0,04	2,14	1,9	-0,18
<i>V. tripartite</i>					
6 (3)*	0,83	2,28 ± 0,22	3,13	30,8	-0,49
6 (2)	2,00	2,55 ± 0,09	3,80	16,8	0,9
7 (3)	3,00	3,30 ± 0,09	3,95	10,0	0,68
7 (2)	2,31	3,17 ± 0,10	4,00	15,7	0,12
8 (3)	2,50	3,65 ± 0,25	4,75	19,5	-0,11
8 (2)	2,47	3,73 ± 0,14	4,59	16,1	-0,42

\* - в скобках указано число остей у семян.

16. Чем можно объяснить переход в состояние временного покоя некоторых олиготрофных видов (душистый колосок, полевица тонкая) при внесении удобрений на территорию разнотравно-злаковых лугов?



## ГЛАВА VII. САМОПОДДЕРЖАНИЕ ПОПУЛЯЦИЙ РАСТЕНИЙ

**Самоподдержание** популяций – совокупность процессов, обеспечивающих непрерывность существования популяций на определенной территории. Самоподдержание осуществляется благодаря размножению. У растений типы размножения весьма разнообразны: половое, включая апомиксис (при семенном самоподдержании), и бесполое (при вегетативном способе самоподдержания).

При характеристике **семенного самоподдержания** ценопопуляций используются следующие показатели:

1. **Потенциальная семенная продуктивность** (ПСП) – число семязачатков, образующихся в расчете на побег или особь (Вайнагий, 1974; Левина, 1983). ПСП особи зависит от следующих составляющих: числа генеративных побегов на растение; числа цветков на побеге; числа завязей в цветке; числа семязачатков в завязи.

2. **Фактическая семенная продуктивность**, или реальная семенная продуктивность (РСП) – число полноценных спелых семян на побег или особь (Вайнагий, 1974). РСП зависит от ряда факторов: дефицита ресурсов, повреждения семян фитофагами и болезнями и др. Неблагоприятные условия (биотические, абиотические) способны резко снижать РСП.

3. **Процент семенификации** – отношение числа семян к числу семяпочек, выраженное в процентах. Помимо характеристики репродуктивных свойств вида, процент семенификации является одним из показателей степени соответствия состояния популяции условиям обитания (Голубев, Молчанов, 1978).

4. **Урожай семян** – число семян, образующихся в популяции за единицу времени на единицу площади. Урожай семян зависит как от РСП особей, так и общей численности генеративных особей. Изменение числа плодоносящих особей в популяциях многолетних растений в первую очередь связано с перерывами цветения. Для многих поликарпических многолетников характерно чередование лет с массовым цветением особей и перерывами цветения. Это определяется как климатическими, так и биогенными факторами.

5. **Запас семян в почве**. Для семенного самоподдержания ценопопуляций большое значение может приобретать запас семян, который создается в почве в связи с тем, что семена многих растений способны находиться в состоянии покоя. В ряде случаев запас семян в почве отражает роль вида в фитоценозе и является его важной биологической характеристикой. Число семян, содержащихся в почве, зависит не только от положения вида в сообществе, но и от величины семенной продуктивности, времени и длительности созревания семян, особенностей прорастания, длительности сохранения в почве. Запас семян – очень динамическая часть популяции: он постоянно пополняется за счет плодоношения и в то же время расходуется на прорастание, часть семян погибает. У некоторых видов растений много-

летний запас семян в почве может служить существенным источником появления всходов.

**6. Всхожесть семян** – показатель способности семян прорасти и давать нормальные проростки. Выражается в процентах от общего числа проращиваемых семян. Появление всходов из семян определяется внешними условиями – температурой, влажностью, аэрацией почвы, физическими и химическими свойствами подстилки и опада, моховым покровом, непосредственным влиянием взрослых растений (Работнов, 1969).

**Реализация семенной продуктивности** – значение отношения числа проростков к числу жизнеспособных семян. Выражается в долях или процентах.

**Энергия прорастания** – число семян, проросших в первые 7 дней.

**Приживаемость проростков** – отношение числа ювенильных растений к числу проростков.

**Рождаемость** – способность популяции к увеличению численности. Количественно рождаемость выражается числом вновь образовавшихся особей –  $\Delta N_n$  за некоторый промежуток времени  $\Delta t$ . Для того чтобы удобнее было сравнивать между собой популяции разной численности, величину  $\Delta N_n / \Delta t$  обычно относят к общему числу особей  $N$  в начале промежутка времени  $\Delta t$ . Полученную величину  $\Delta N_n / N \Delta t$  называют **удельной рождаемостью** (Гиляров, 1990), или **специфической рождаемостью** (Одум, 1975).  $N$  может представлять не всю популяцию, а лишь ее репродуктивную часть. Рождаемость изменяется в зависимости от размера, состава популяций и условий среды.

**Смертность** – величина, противоположная рождаемости, может быть определена, как число особей  $\Delta N_n$  погибших за время  $\Delta t$ . Так же как и при оценке рождаемости, смертность обычно относят к общему числу особей в популяции  $N$ , т.е. рассчитывают число погибших в популяции особей, в расчете на 1 особь (**удельная смертность**).

Смертность особей в ценопопуляциях определяется комплексом эндогенных и экзогенных факторов. Она может изменяться в процессе онтогенеза: смертность повышена у всходов и ювенильных растений, резко снижается у взрослых растений и вновь увеличивается у старых. У некоторых видов отмечается дополнительный подъем отмирания в молодом генеративном состоянии, что связано с понижением устойчивости особей, только перешедших к цветению и плодоношению (Ценопопуляции..., 1988).

Процесс отмирания одного поколения особей можно представить в **виде таблиц** или **кривых выживания**. (Одум, 1975; Гиляров, 1990). Выделяют три основных типа кривых выживания: 1) с низкой смертностью в течение первых этапов развития и резким увеличением вероятности отмирания в конце онтогенеза (ковыль перистый, бурачок Ленского); 2) с одинаковой вероятностью отмирания особей в течение онтогенеза (по-

льнь равнинная); 3) с высокой вероятностью отмирания на ранних этапах развития (дуб черешчатый).

**Репродуктивное усилие** – доля веса генеративных органов от общей биомассы растений.

Виды растений значительно отличаются друг от друга по относительному вкладу биомассы в формирование генеративных органов и образование семян. При оценке типов стратегий растений показатель репродуктивного усилия видов является одним из самых информативных.

Второй, вегетативный способ самоподдержания популяций осуществляется на основе вегетативного размножения.

Вегетативно размножающиеся растения играют важную роль в сукцессиях растительности, так как вегетативное размножение позволяет им дольше удерживаться в составе сукцессионных фаз при общем изменении флористического состава. Виды, сочетающие семенное и вегетативное размножение имеют более обширные ареалы. Способность к вегетативному размножению и разнообразие способов его реализации один из важнейших факторов существования видов в сообществах.

Вегетативное размножение широко распространено среди кустарников, поскольку повышает их устойчивость к пожарам и в сообществах с подвижными субстратами, таких как песчаные отмели, каменистые осыпи, дюны. Элементом стратегии вегетативно размножающихся растений является банк вегетативных зачатков.

**Вегетативное размножение** – это увеличение числа особей посредством отделения жизнеспособных частей вегетативного тела растений. Особи вегетативного происхождения или часть особи – парциальный побег, куст называют **раметой**.

Выделяют четыре типа вегетативного размножения (Ценопопуляции..., 1988). Первый тип – сенильный распад или сенильная партикуляция (Работнов, 1969). Наблюдается в постгенеративном периоде, не сопровождается омоложением потомства, не играет существенной роли в самоподдержании ценопопуляций. Отмечен у стержнекорневых, короткокорневищно-стержнекорневых, и некоторых видов клубневых и луковичных растений (Былова, 1968; Смирнова, 1974; Скользнева, 1995).

Второй тип – нормальная партикуляция (Работнов, 1969) начинается в генеративном периоде, омоложение потомства не происходит или оказывается неглубоким. Характерно слабое разрастание, в результате чего формируются компактные клоны. Отмечен у плотно- и рыхлодерновинных, кистекокорневых, короткокорневищных, клубневых, луковичных растений (Смирнова и др., 1985).

Третий тип вегетативного размножения также начинается в генеративном периоде, сопровождается неглубоким омоложением дочерних растений, но в отличие от второго типа сопровождается энергичным вегетативным разрастанием, в результате возникают диффузные клоны. Отмечен у длиннокорневищных трав, кустарников и полукустарников (Смирнова, Торопова, 1974).

Четвертый тип – (юношеская, прегенеративная) партикуляция, начинается в прегенеративном периоде или начале генеративного. Дочерние растения испытывают омоложение и относятся к ювенильному или имматурному возрастному состоянию. Может сопровождаться разрастанием или разрастание оказывается ограниченным. Отмечен у корнеотпрысковых и столонообразующих видов, формирующих клональные колонии, а также луковичных и клубневых геофитов. (Чистякова, 1979; Смирнова, 1987).

### Рекомендуемая литература

Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии). – М.: Наука. 1988. – 181 с.

### Вопросы и задания

1. На чем основывается самоподдержание популяций?
2. Как определяются показатели рождаемости и смертности в популяциях растений?
3. Дать определение потенциальной семенной продуктивности.
4. Какие составляющие определяют потенциальную семенную продуктивность?
5. Дать определение реальной семенной продуктивности. Какие факторы ее определяют?
6. Что такое репродуктивное усилие? Что такое процент семенификации?
7. Как формируется запас семян в почве? Каким образом практически можно определить запас семян?
8. Перечислите факторы, влияющие на всхожесть семян.
9. Как изменяется смертность особей в процессе онтогенеза?
10. Какие типы вегетативного размножения существуют в популяциях растений? На каких этапах онтогенеза возможно отделение партикул? Какова их судьба?
11. На рис. 8 приведены возрастные спектры трех разных популяций. Определите роль семенного и вегетативного размножения в каждой из них.
12. Используя данные многолетних наблюдений за популяцией лапчатки бедренцеволистной в заповеднике «Галичья гора» (табл. 10), рассчитайте удельную рождаемость и удельную смертность популяции при различных режимах охраны.

Таблица 10

Численность особей *Potentilla pimpinelloides* в разнотравно-моховой ассоциации при различных режимах использования (Скользневa, 1995)

Показатели численности	Сенокос					Сенокосооборот					Заповедный режим				
	1991	1992	1993	1994	1995	1991	1992	1993	1994	1995	1991	1992	1993	1994	1995
Численность особей на 1 м <sup>2</sup>	18	17	15	13	15	15	16	14	13	15	18	18	16	17	17
Вновь появившихся	0	0	1	0	2	0	3	10	6	2	0	0	0	1	0
погибших	0	1	3	3	0	0	2	12	7	0	0	0	2	0	0
Общая числ. популяции	132	124	111	109	112	107	110	99	98	106	96	92	84	89	86

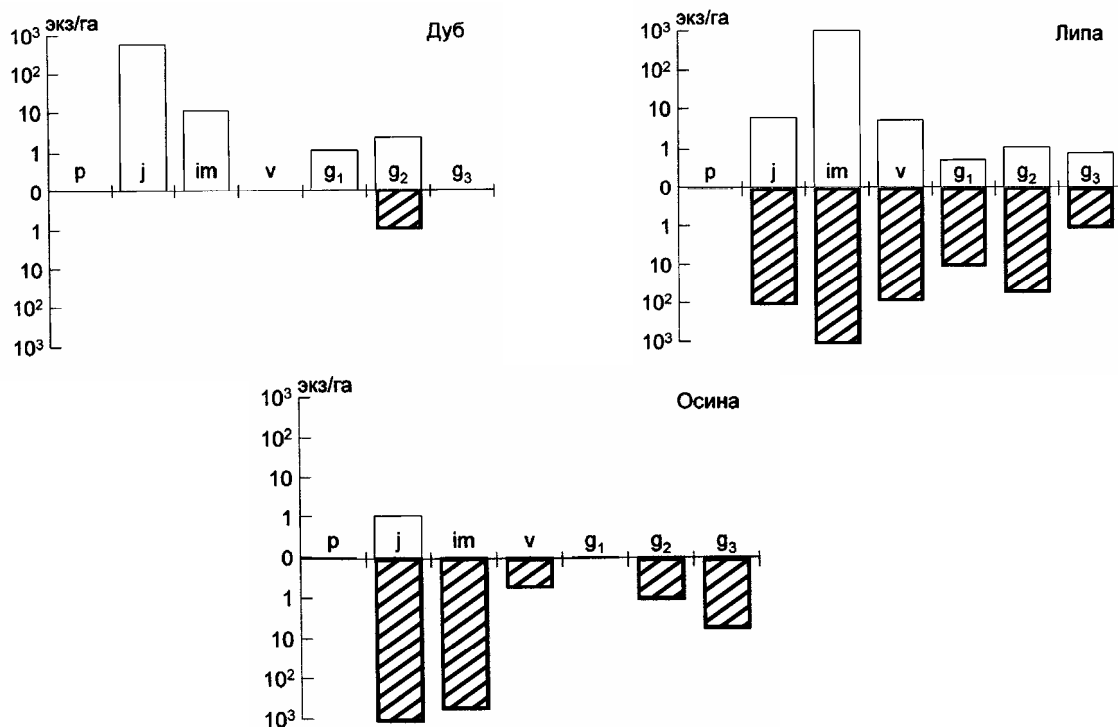


Рис. 8. Возрастные спектры лиственных деревьев. По оси абсцисс: выше - особи семенного происхождения, ниже - вегетативного.

13. В луговых фитоценозах в популяциях однолетних растений приживаемость проростков составляет не более 0,01-1 %. Какими способами реализуется самоподдержание ценопопуляций этих растений?

14. В чем биологический смысл семенного и вегетативного размножения у растений?

15. Охарактеризуйте кривые выживания, представленные на рис. 9. Приведите примеры растений, для развития которых характерен тот или иной тип кривой выживания.

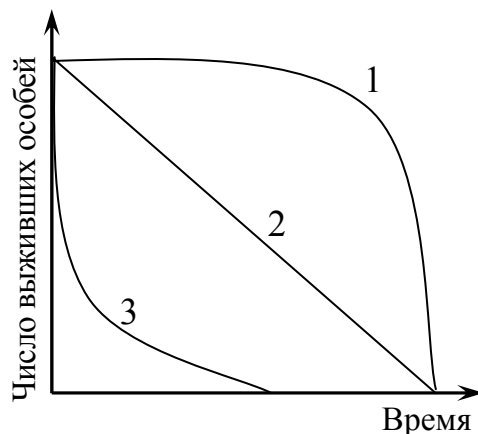


Рис. 9. Различные типы кривых выживания.

## ГЛАВА VIII. ДЕМОГРАФИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИЙ

### 1. Возрастная структура популяций.

Возрастную структуру популяций растений можно представить в двух формах: 1) как соотношение элементов с разным календарным возрастом, 2) как соотношение элементов разных возрастных состояний (разного биологического возраста).

Распределение особей в популяциях по календарному возрасту называется **возрастным составом**, по биологическому возрасту – **возрастным спектром** или спектром возрастных состояний. Он может быть выражен в абсолютных числах или в процентах от общего числа особей и представлен в виде таблиц, гистограмм или графиков.

Так как определение календарного возраста довольно трудоемко, и часто невозможно, в большинстве случаев анализ возрастной структуры проводится в первую очередь по биологическому возрасту.

Онтогенетический спектр, представляет собой характеристику, которая, с одной стороны, отражает биологические свойства вида, а с другой, динамическое состояние самой ЦП. Поэтому для практической диагностики важно разделять эти составляющие демографической структуры.

Основные черты онтогенетического спектра (положение и соотношение подъемов и спадов), связаны с биологическими свойствами видов. Эта популяционная характеристика названа **характерным онтогенетическим спектром** (Заугольнова, 1994).

Структура характерного онтогенетического спектра определяется следующими биологическими свойствами: общей продолжительностью онтогенеза и продолжительностью отдельных возрастных состояний; способом самоподдержания; уровнем продуктивности зачатков, обеспечивающих возобновление; способностью создавать почвенный запас семян или иных вегетативных зачатков.

Характерный онтогенетический спектр может быть установлен экспериментальным путем на основе сопоставления значительного числа наблюдений и выявления связей между биологическими признаками, а также на основе расчетных моделей по данным о рождаемости, смертности и продолжительности разных онтогенетических состояний (Заугольнова, 1994).

Выделяют следующие типы характерных спектров:

**Левосторонний спектр.** Преобладают особи одной из групп прегенеративной фракции или молодые генеративные особи. Этот тип спектра весьма динамичен, характерен для некоторых видов деревьев, стержнекорневых моно – и олигокарпиков, для видов с глубоким омоложением вегетативных зачатков.

**Центрированный спектр.** Преобладают зрелые генеративные растения с достаточно большой продолжительностью этого состояния. Характерен для моноцентрических стержнекорневых трав и полукустарников с

невыраженным или очень коротким периодом старения, а так же низкой эффективностью семенного возобновления; для видов с неглубоким омоложением вегетативных зачатков.

**Правосторонний спектр.** Преобладают старые генеративные, субсенильные или сенильные особи. Характерен для видов с большой продолжительностью соответствующих возрастных состояний (некоторые короткокорневищные и плотнодерновинные виды), а также для видов образующих большое число неомоложенных партикул.

**Бимодальный спектр.** Для этого типа свойственно два подъема: на молодых и старых растениях. Характерен для видов с выраженным периодом старения и регулярным возобновлением (плотнoderновинные, стерженекорневые, короткокорневищные виды).

В природной обстановке для совокупности ЦП каждого вида возможно определение наиболее часто повторяющегося варианта спектра, который называется **базовым** (Заугольнова, 1994).

**Базовый онтогенетический спектр** определяется в результате изучения природных ценопопуляций и устанавливается на основе признаков подобия (сравнения графиков или определением сходства по критерию Животовского (1979). Затем он вычисляется с помощью усреднения численных показателей по всем возрастным состояниям. Если вид находится в условиях, близких к оптимальным, базовый спектр будет сходен с характерным (Восточноевропейские ..., 1994).

В случае, когда частоты встречаемости различных вариантов онтогенетических спектров незначительно отличаются друг от друга, целесообразно выделять несколько вариантов базовых спектров (Заугольнова, 1976; Заугольнова, Смирнова, 1978).

Для характеристики демографической структуры можно использовать **обобщенный онтогенетический спектр**. Он определяется путем усреднения соответствующих возрастных состояний по всем ценопопуляциям региона исследования (Скользнев, 2001). Вычисление обобщенного онтогенетического спектра целесообразно при изучении ценопопуляций редких видов, когда исследователь сталкивается с ограниченным числом мест обитаний. При явном преобладании какого либо варианта возрастного спектра очевидно, что базовый спектр будет сходен с обобщенным.

## 2. Половая структура популяций.

В растительном мире половая дифференциация особей в популяциях играет значительно меньшую роль, чем в популяциях животных. Среди семенных растений половая дифференциация особей, именуемая двудомностью, отмечается лишь у 5 % современных видов. Существование в жизненном цикле споровых растений двух поколений – диплоидного и гаплоидного – также вносит специфику в понятие половой структуры популяций.

Изучение половой структуры популяций у семенных растений в силу разных причин (небольшого числа двудомных видов, преобладания вегетативного размножения, сложных механизмов детерминации пола) сопряже-

но с определенными трудностями. Однако при изучении видов, размножающихся преимущественно семенным путем, необходимо учитывать закономерности, связанные с двудомностью.

### Рекомендуемая литература

Ценопопуляции растений (основные понятия и структура). – М.: Наука, 1976. – 216 с.

Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии). – М.: Наука, 1988 г. – 182 с.

### Вопросы и задания

1. В чем отличие возрастного спектра ценопопуляции и возрастного состава ценопопуляции?
2. Что такое характерный онтогенетический спектр? Как он определяется?
3. Назовите основные типы характерных возрастных спектров ценопопуляций?
4. Какими биологическими свойствами видов определяется структура онтогенетического спектра?
5. У каких растений положение абсолютного максимума в левой части спектра будет стабильнее? У растений с семенным самоподдержанием или вегетативным?
6. Какие свойства видов определяют положение абсолютного максимума в левой части спектра?
7. С какими свойствами видов связано положение абсолютного максимума на средневозрастных генеративных особях?
8. С чем связано накопление в ценопопуляциях старых особей, виргинильных особей?
9. Какой тип характерного онтогенетического спектра называется бимодальным? С какими свойствами видов связаны подъемы в данном типе спектра?
10. Дайте определение базового онтогенетического спектра.
11. Возможно ли существование для вида нескольких базовых спектров? Нескольких характерных спектров?
12. Используя данные таблицы 11, рассчитайте для ковыля перистого базовый онтогенетический спектр.

Таблица 11

Онтогенетические спектры для *Stipa pennata* (Скользнев, 2001)

№ ценопопуляции	p	j	im	v	g <sub>1</sub>	g <sub>2</sub>	g <sub>3</sub>	ss	s
21	0.00	0.00	0.00	17.60	35.30	29.40	17.60	0.00	0.00
22	2.60	2.60	9.20	10.50	34.20	26.30	14.50	0.00	0.00
25	0.00	6.10	25.80	21.20	25.80	15.20	4.50	1.50	0.00
20	6.30	0.00	3.10	7.80	37.50	35.90	9.40	0.00	0.00
31	0.00	0.00	5.60	33.30	16.70	27.80	11.10	5.60	0.00
55	0.00	0.00	11.40	28.60	25.70	17.10	5.70	8.60	2.90



№ ценопопуляции	p	j	im	v	g <sub>1</sub>	g <sub>2</sub>	g <sub>3</sub>	ss	s
18	0.00	23.90	26.10	12.00	12.00	17.40	7.60	1.10	0.00
41	0.00	6.10	18.20	12.10	24.20	27.30	9.10	3.00	0.00
33	0.00	5.30	10.50	15.80	21.1-	31.60	10.50	5.30	0.00
34	0.00	0.00	25.00	15.00	15.00	30.00	10.00	5.00	0.00
23	0.00	0.00	2.70	13.50	21.60	32.40	29.70	0.00	0.00
47	0.00	0.00	0.00	0.00	14.30	71.40	14.30	0.00	0.00
30	0.00	0.00	0.00	20.00	26.70	13.30	40.00	0.00	0.00
54	0.00	0.00	15.00	35.00	20.00	0.00	25.00	.00	0.00
42	0.00	0.00	0.00	12.50	6.30	6.30	31.30	43.80	0.00
24	0.00	6.40	18.40	23.40	27.00	7.10	15.60	1.40	0.70
28	0.00	1.10	4.30	21.70	28.30	10.90	28.30	5.40	0.00
29	0.00	0.00	2.70	14.70	32.00	14.70	32.00	4.00	0.00
35	0.00	0.00	0.00	83.30	0.00	0.00	0.00	16.70	0.00
51	0.00	0.00	0.00	16.70	37.50	16.70	0.00	29.20	0.00
38	6.40	7.70	9.60	12.80	19.20	17.90	16.00	7.00	3.20
50	0.00	0.00	3.00	18.20	36.40	12.10	18.20	12.10	0.00
49	0.00	0.00	0.00	0.00	16.70	0.00	83.30	0.00	0.00
36	0.00	0.00	0.00	63.60	9.10	0.00	9.10	18.20	0.00
37	0.00	0.00	15.80	10.50	0.00	0.00	10.50	63.20	0.00
40	0.00	4.00	0.00	28.00	40.00	0.00	16.00	12.00	0.00
26	0.00	0.00	0.00	12.00	28.00	12.00	36.00	12.00	0.00
27	0.00	0.00	0.00	27.80	38.90	11.10	5.60	16.70	0.00
52	0.00	0.00	2.90	2.90	50.00	20.60	23.50	0.00	0.00

13. Используя соотношение признаков «молодость – старость» проанализируйте демографическую структуру популяции лапчатки бедренцеволистной в равнинной части ареала (табл. 12).

Таблица 12

Соотношение различных вариантов возрастных спектров лапчатки бедренцеволистной в равнинной части ареала (Скользнева, 1995)

Преобладающие группы генеративных особей	M = подрост/ состарившиеся			
	M > 2	1 ≤ M ≤ 2	M < 0	M = 0
Молодые	3,8 %	-	1,7 %	1,7 %
Средневозрастные	1,7 %	-	-	-
Старые	30,5 %	17,0 %	37,2 %	6,4 %

14. Каким образом определяется половая структура популяций семенных растений? Споровых растений?

15. Какие факторы влияют на дифференциацию генеративных структур особей в популяциях двудомных растений?

16. Проанализируйте данные по возрастной структуре ковылей, представленные в табл. 11, 13, 14.

Таблица 13  
Онтогенетические спектры для *Stipa tirsia* на севере Среднерусской  
лесостепи (Скользнев, 2001)

№ ценопопуляции	p	j	im	v	g <sub>1</sub>	g <sub>2</sub>	g <sub>3</sub>	ss	s
56	0.00	0.00	5.90	41.20	23.50	23.50	0.00	5.90	0.00
57	0.00	0.00	10.50	84.20	5.30	0.00	0.00	0.00	0.00
58	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	100.00	0.00	0.00	0.00
61	0.00	0.00	39.00	3.00	0.00	0.00	58.00	0.00	0.00
59	0.00	0.00	0.00	18.00	44.00	12.00	26.00	0.00	0.00
60	0.00	0.00	18.00	28.00	21.00	8.00	25.00	0.00	0.00
62	0.00	0.00	0.00	22.20	11.10	0.00	33.30	33.30	0.00

Таблица 14  
Онтогенетические спектры для *Stipa pulcherrima* на севере Средне-  
русской лесостепи (Скользнев, 2001)

№ ценопопуляции	p	j	im	v	g <sub>1</sub>	g <sub>2</sub>	g <sub>3</sub>	ss	s
1	0.00	28.60	28.60	14.30	0.00	14.30	14.30	0.00	0.00
3	0.00	7.70	7.70	23.10	23.10	23.10	0.00	15.40	0.00
4	16.70	2.80	22.20	22.20	25.00	2.80	5.60	2.80	0.00
9	0.00	0.00	0.00	31.30	43.80	12.50	12.50	0.00	0.00
17	0.00	5.30	7.00	28.10	22.80	0.30	7.00	8.80	1.80
5	0.00	2.80	22.20	36.10	5.60	22.20	11.10	0.00	0.00
11	0.00	0.00	0.00	20.00	20.00	40.00	0.00	20.00	0.00
13	0.00	0.00	0.00	5.70	42.90	51.40	0.00	0.00	0.00
14	0.00	0.00	0.00	0.00	16.70	66.70	0.00	16.00	0.00
16	0.00	0.00	0.00	25.00	16.70	41.70	8.30	8.30	0.00
15	0.00	0.10	3.40	27.60	34.50	3.40	20.70	10.30	0.00
8	0.00	2.20	10.00	23.90	13.00	17.40	10.90	19.60	2.20
2	0.00	0.00	20.00	0.00	6.70	20.00	466.70	6.70	0.00
10	4.00	4.00	0.00	36.00	8.00	0.00	16.00	32.00	0.00
7	0.00	0.00	9.50	23.80	9.50	9.50	23.80	23.80	0.00
12	0.00	0.00	0.00	40.00	20.00	0.00	0.00	40.00	0.00
6	0.00	0.00	41.70	0.00	8.30	25.00	25.00	0.00	0.00

17. Используя результаты исследований по возрастной структуре популяций луговика дернистого (табл. 15), рассчитайте долю участия каждой возрастной группы. Представьте разные формы графического изображения возрастной структуры ценопопуляций.

Таблица 15  
Возрастная структура популяций луговика дернистого на 40-летнем  
пастбище в пойме р. Оки (Жукова, 1987)

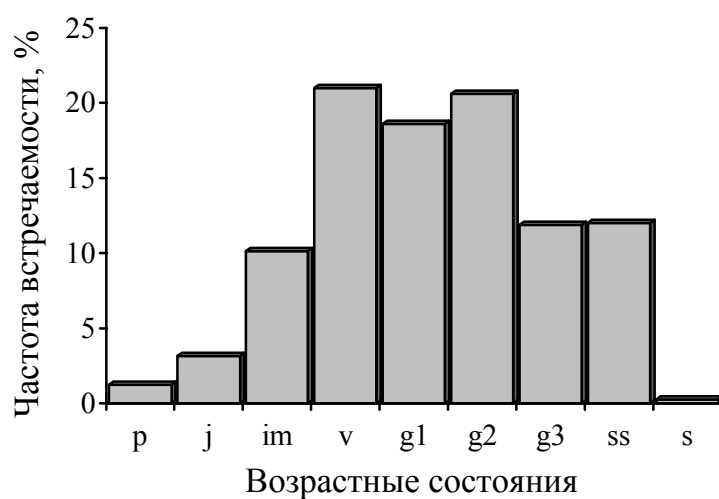
Возрастное состояние	Годы наблюдений									
	1957	1959	1960	1962	1963	1964	1966	1969	1975	1980
j	0.80	0.50	0.17	1.12	0.42	0.34	0.18	1.20	1.70	0.80
v	0.13	0.25	0.14	0.16	0.17	0	0	0.50	0.75	0.05
g <sub>1</sub>	0.13	0.25	0	0.11	0.02	0	0	0	0.50	0.40

$g_2$	0.67	0.60	0.31	0.14	0.15	0.10	0.10	0	0.20	0.90
$g_2(v)$	0.07	0.15	0.34	0.10	0.27	0.10	0.08	0	0	0
$g_3$	0.30	0.25	0.14	0.22	0.07	0.21	0.34	0	0	0.60
ss	0	0.25	0.79	0.66	0.52	0.75	0.98	0.30	0	0.05
s	0	0.05	0	0.17	0	0.10	0.66	0.20	0	0
Всего	2.13	2.30	1.89	2.70	1.63	1.60	2.36	2.20	3.15	2.00

18. Предложите собственную классификацию популяций, используя для этого следующие признаки: возрастной состав и жизненность; возрастной состав и численность; жизненность и плотность.

19. Проанализируйте обобщенные онтогенетические спектры ковылей представленные на рис. 10.

*Stipa pulcherrima*



*Stipa pennata*

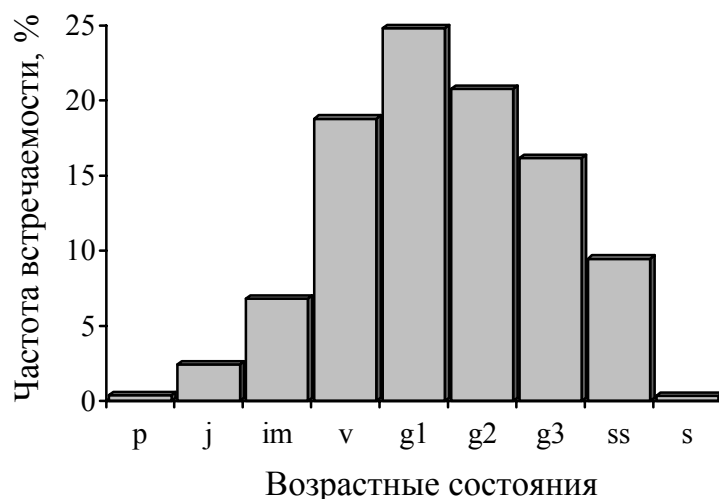


Рис. 10. Обобщенные возрастные спектры ковылей.

20. На рис. 11 приведены возрастные спектры плотнодерновинного злака *Stipa pennata*, вегетативноподвижного монокарпического многолетника *Sempervivum ruthenicum* и стержнекорневого двулетника *Barbarea vulgaris*.

Охарактеризуйте данные возрастные спектры и соотнесите их тип с жизненной формой этих растений.

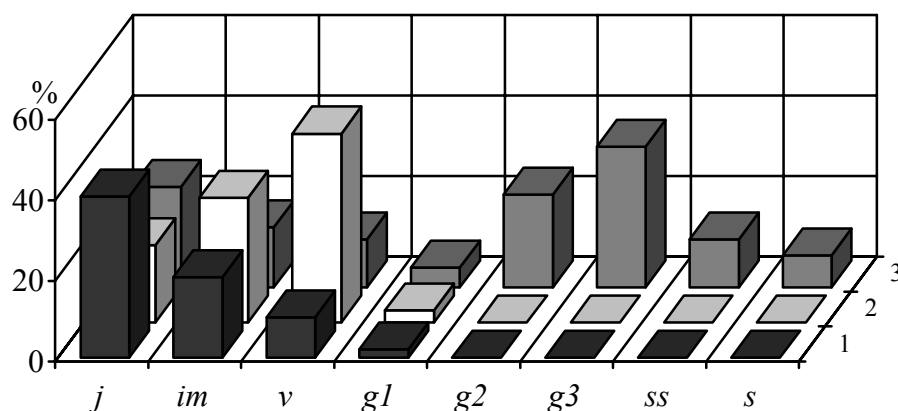


Рис. 11. Возрастные спектры ценопопуляций *Stipa pennata* (3), *Sempervivum ruthenicum* (2) и *Barbarea vulgaris* (1).

## ГЛАВА IX. ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ ПО РАЗМЕРУ ЭЛЕМЕНТОВ

### 1. Жизненность особей.

В русскую ботаническую литературу термин «*жизненность*» был введен В.В.Алехиным. В 1938 году В.В.Алехин дает определение этого понятия: «Жизненность – это та или иная приспособленность данного вида к окружающей обстановке – является ли последняя для него вполне благоприятной или, наоборот, при данных условиях растение едва существует».

Одним из критериев жизненного состояния вида является мощность развития особей. Данный показатель зависит от множества факторов: обеспеченности почвы элементами минерального питания и влагой, структуры почвы, густоты травостоя, освещенности и др. Размеры особей варьируют как в пределах одного и того же растительного сообщества вследствие неоднородности среды обитания и генетической дифференциации особей, так и в разных ценозах в зависимости от экологической и фитоценотической обстановки (Злобин, 1980).

Жизненность особей снижается по мере прохождения большого жизненного цикла. Одновозрастные особи в популяциях, как правило, дифференцируются по уровням жизненности.

Особи первого уровня имеют мощно развитую вегетативную и генеративную сферу, полностью проходят свой жизненный цикл и сохраняют высокий жизненный уровень на протяжении всего онтогенеза. По своим биоморфологическим параметрам значительно превосходят другие особи. Ко второму уровню жизненности относятся среднеразвитые особи. Обычно они составляют основную часть ценопопуляций, как правило, полно-

стью проходят свой жизненный цикл, но при сильном угнетении развитие может идти по сокращенному пути. К третьему уровню жизненности относятся слаборазвитые, мелкие особи с подавленной жизненностью, по своим биоморфологическим показателям значительно отстающие от других особей, часто отмечается сокращенный цикл развития. Таким образом, **жизненность** – это биоэкологическая стойкость особей, их приспособленность к условиям данного экотопа, проявляющаяся в мощности развития.

Мощность развития особей (жизненность) оценивается по следующим биометрическим (морфометрическим) показателям: высота вегетативных и генеративных побегов, их число, число и размер листьев, биомасса особи, число цветков и их размеры.

Для оценки размерной дифференциации особей, диапазон каждого признака разбивается на 3 класса: первый уровень жизненности –  $R > \bar{x} + \sigma$ ; второй уровень жизненности –  $R = \bar{x} \pm \sigma$ ; третий уровень жизненности –  $R < \bar{x} - \sigma$ ; где  $R$  – количественное значение признака,  $\bar{x}$  – среднее арифметическое значение признака,  $\sigma$  – среднее квадратичное отклонение (Любарский, 1985).

Дальнейшее развитие методы размерной дифференциации особей в ценопопуляциях получили в работах Ю.А. Злобина (1985, 1989). Согласно его методике на основе корреляционного анализа значений различных морфометрических признаков выделяется *детерминирующий комплекс признаков*, т.е. признаков, между которыми преобладают высокие положительные корреляции. Дальнейшее ранжирование особей на классы виталитета осуществляется по этим признакам. Для этого сначала вычисляется среднее арифметическое ( $\bar{x}$ ) каждого признака из *общей совокупности выборок всех исследованных ценопопуляций*. Затем производится группировка особей в каждой ценопопуляции, значения признаков которых попадают в один из трех интервалов. К высшему классу виталитета (*a*) относят особи, значения признаков которых попадают в интервал более  $\bar{x} + tS_x$ , где  $\bar{x}$  – выборочное среднее общей совокупности,  $tS_x$  – значение доверительного интервала общей совокупности ( $t$  – критерий Стьюдента при уровне значимости 0,05;  $S_x$  – ошибка выборочного среднего). К промежуточному классу виталитета (*b*) относят особи, значения признаков которых находятся в пределах доверительного интервала, т.е.  $\bar{x} \pm tS_x$ . Значения признаков, попадающие в интервал менее  $\bar{x} - tS_x$ , характерны для особей низшего класса виталитета (*c*). В результате ранжировки, особи, по каждому признаку, будут соответствовать определенному классу виталитета. В случае высоких значений коэффициента корреляции между признаками ( $K_r > 0,7$ ) классы виталитета по разным признакам у одной особи будут совпадать. Если выделить детерминирующий комплекс признаков не удастся, то ранжировку рекомендуется проводить по всем измеренным морфометрическим показателям. Отнесение особи к классу виталитета производят или по

среднему (например, класс  $c$  – по одному признаку и  $a$  – по другому, вместе дают  $b$ ), или путем выделения детерминирующих биометрических показателей (например, для прегенеративных особей – высота побегов, число побегов и т.д., для генеративных – число соцветий, репродуктивных побегов и др.). Анализ размерной дифференциации особей следует проводить отдельно по возрастным группам, т.к. преобладание мелкоразмерных особей в ценопопуляциях многолетних растений может свидетельствовать не только о мельчании растений, но и об успешном семенном размножении.

## 2. Жизненность ценопопуляций.

Жизненность ценопопуляций – это свойство ценопопуляций, проявляющееся в степени ее устойчивости и продуктивности. Жизненность ценопопуляций оценивается по следующим признакам: 1) возрастной спектр ценопопуляции; 2) темпы развития особей в ценопопуляциях; 3) численность; 4) жизненность особей; 5) продуктивность ценопопуляций.

Показатель жизненности ценопопуляций ( $P$ ) включает в себя показатели жизненности особей прегенеративного периода ( $P_{пр}$ ), генеративного ( $P_{г}$ ) и постгенеративного ( $P_{п}$ ). Жизненность особей каждого возрастного периода определяется как произведение средних баллов жизненности ( $F$ ) каждого возрастного состояния на среднее арифметическое число особей этого возрастного периода на единице площади. Максимальная жизненность ценопопуляции равна сумме произведений максимальных баллов жизненности особей каждого возрастного периода на среднее арифметическое число особей этого периода на единице площади. Для сопоставления жизненности разных ценопопуляций используют относительный показатель жизненности  $P_{отн} = \frac{P}{P_{\max}}$ .

Другой способ оценки виталитета ценопопуляций основывается на рассмотренной выше методике Ю.А. Злобина. Сравнение жизненности проводится путем построения виталитетных спектров. Виталитетный спектр представляет собой диаграмму, на оси абсцисс которой откладываются высший ( $a$ ), промежуточный ( $b$ ) и низший ( $c$ ) классы виталитета, на оси ординат – встречаемость особей соответствующего класса. Для оценки виталитета используется индекс качества ценопопуляции ( $Q$ ), вычисляемый по формуле:

$$Q = \frac{a + b}{2}$$

, где  $a$  – встречаемость особей высшего класса виталитета,  $b$  – встречаемость особей промежуточного класса виталитета. По соотношению значений индекса качества ( $Q$ ) и встречаемости особей низшего класса ( $c$ ) проводят градацию ценопопуляций на 3 уровня виталитета. Если  $Q > c$ , то ценопопуляция относится к процветающим, при  $Q = c$  – ценопопуляция равновесная, если  $Q < c$ , то популяция является депрессивной.

### Рекомендуемая литература

- Ценопопуляции растений (основные понятия и структура). – М.: Наука. 1976. – 216 с.
- Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии). – М.: Наука. 1988. – 182 с.
- Злобин Ю.А. О неравноценности особей в ценопопуляциях растений / Ю.А. Злобин // Бот. журн. – 1980. – Т. 65, вып 3. – С. 311-322
- Злобин Ю.А. Об уровнях жизнеспособности растений / Ю.А. Злобин // Журн. общ. биол. 1981. - Т. 42, вып 4. – 492-505 с.
- Злобин Ю.А. Теория и практика оценки виталитетного состава ценопопуляций растений / Ю.А. Злобин // Бот. журн. – 1989. – Т. 74, вып 6. – С. 769-780.

### Вопросы и задания

1. Что такое жизненность особи?
2. Какие факторы влияют на мощность развития организма?
3. По каким параметрам оценивается мощность развития древесных видов?
4. Предложите признаки, которые можно взять за основу при разделении особей по уровням жизненности.
5. Возможно ли, по жизненности особей судить об их потенциальной судьбе и перспективах дальнейшего развития?
6. Какие признаки характерны для растений, относящихся к низшему, среднему и высшему уровням жизненности?
7. Можно ли различные уровни жизненности особей рассматривать как проявление количественной поливариантности онтогенеза?
8. Какие факторы вызывают дифференциацию особей по уровням жизненности на ранних этапах онтогенеза?
9. Какое адаптивное значение для жизни популяции имеет дифференциация особей по уровням жизненности?
10. Может ли изменяться жизненность растений в разные годы?
11. Чем можно объяснить нахождение в ценопопуляциях одновременно особей с высокой и низкой жизненностью?
12. Может ли изменяться жизненность растений в разные годы?
13. Как меняется эдификаторная роль растений с изменением балла жизненности?
14. Какое практическое значение имеет изучение жизненности у растений?
15. Какими параметрами определяется жизненность ценопопуляции?
16. Предложите возможные классификации ценопопуляций по виталитетному составу.
17. Для ценопопуляций овсяницы луговой (табл. 16) при различных режимах использования рассчитайте следующие показатели: жизненность ценопопуляции ( $P$ ), относительную жизненность ( $P_{отн}$ ), максимальную жизненность ( $P_{max}$ ). Сравните полученные результаты.

Таблица 16

Жизненность овсяницы луговой при различных режимах использования (Ермакова, 1976)

Средний балл жизненности генеративных особей ( $F_r$ )	Средняя численность генеративных особей	Средний балл жизненности особей в постгенеративном периоде ( $F_n$ )	Средняя численность особей в постгенеративном периоде	Жизненность ценопопуляции ( $P$ )	Максимальная жизненность популяций ( $P_{max}$ )	Относительная жизненность	Режимы
5.92	3.88	3.27	4.05				однораз. сенокос
3.63	0.45	2.04	2.51				двураз. сенокос
5.72	5.93	2.93	3.99				выпас
6.09	8.80	3.39	2.96				Сенокос-выпас

18. В таблице 17 представлены биометрические показатели ценопопуляции райграса высокого. Исходя из значений средних и доверительных интервалов по каждому признаку, рассчитанных для совокупности 4-х популяций, выделите границы высшего ( $a$ ), среднего ( $b$ ) и низшего ( $c$ ) классов виталитета и определите класс виталитета каждой особи. Рассчитайте встречаемость растений каждого класса виталитета и по полученным данным постройте виталитетный спектр, определите индекс качества ценопопуляции ( $Q$ ).

Таблица 17

Биометрические показатели средневозрастных генеративных растений в ценопопуляции *Arrheneratum elatius*.

Количество генеративных побегов	Класс виталитета	Высота генеративных побегов	Класс виталитета	Высота вегетативных побегов	Класс виталитета	Диаметр дерновины (отм. часть)	Класс виталитета	Суммарный класс виталитета
10	$c$	73	$c$	47	$c$	10	$b$	$c$
13	$c$	89		45		8		
59	$a$	101		40		22		
22	$b$	95		43		11		
34	$a$	109		41		13		
14	$c$	95		34		9		
12	$c$	93		53		10		
14	$c$	97		43		12		
18	$c$	92		41		13		
13	$c$	85		35		11		
11	$c$	105		34		7		
14	$c$	85		34		8		
34	$a$	102		32		8		
27	$b$	85		45		9		



Количество генеративных побегов	Класс виталитета	Высота генеративных побегов	Класс виталитета	Высота вегетативных побегов	Класс виталитета	Диаметр дерновины (отм. часть)	Класс виталитета	Суммарный класс виталитета
10	c	90		46		10		
30	a	112		32		10		
23	b	92		32		13		
36	a	87		39		16		
19	b	90		50		10		
43	a	106		36		14		
12	c	105		42		10		
12	c	109		53		11		
51	a	98		42		9		
Ср. знач. ( $\bar{x}$ )	22.8	Ср. знач. ( $\bar{x}$ )	102.9	Ср. знач. ( $\bar{x}$ )	41.2	Ср. знач. ( $\bar{x}$ )		10.9
$tS_x$	3.88	$tS_x$	4.49	$tS_x$	2.66	$tS_x$		0.95
a	>27	a	>	a	>	a	>	
b	19-27	b		b		b		
c	<19	c	<	c	<	c	<	

## ГЛАВА X. ПРОСТРАНСТВЕННАЯ СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИЙ

*Пространственную структуру* ценопопуляций можно рассматривать в двух аспектах: функциональном и геометрическом. Функциональный подход базируется на детальном изучении характера и интенсивности воздействия элементов на среду и друг на друга путем формирования сети налегающих **фитогенных полей** (фитогенное поле – часть пространства, в пределах которого среда приобретает новые свойства, определяемые присутствием в ней данной особи растения (Уранов, 1965)). Геометрический аспект связан с анализом размещения отдельных элементов ценопопуляций в пространстве с учетом их размеров и онтогенетического состояния (Заугольнова, 1994).

Пространственная неоднородность представляет собой один из способов достижения оптимальной плотности ценопопуляций в условиях ценотической конкуренции и разнообразных абиотических воздействий и включает характеристику положения в пространстве отдельных элементов ценопопуляций. Пространственную неоднородность можно рассматривать как в вертикальном, так и в горизонтальном направлении.

При анализе горизонтальной структуры ценопопуляций первоначально устанавливается характер размещения особей по площади ценоза. Различают случайное, регулярное и групповое (контагиозное) размещение (Грейг-Смит, 1967).

Для определения типа размещения используют различные индексы, наиболее часто используемым является коэффициент дисперсии ( $K_D$ ): отношение дисперсии ( $S^2$ ) к среднему арифметическому числа особей на единице площади ( $m$ ). Для случайного распределения он равен 1, для равномерного – меньше 1, а для группового больше 1 (Грейг-Смит, 1967).

Как показал опыт, в большинстве случаев растения в пространстве распределены контагиозно. Скопления возникают вследствие разных причин: неоднородности среды обитания, особенностей размножения и др. С одной стороны, агрегация может усиливать конкуренцию между особями за ресурсы среды, с другой – образование скоплений способствует устойчивости вида в целом. Растения, объединенные в группу эффективно удерживают территорию, изменяют микроклимат в благоприятном для себя направлении, в пределах скоплений часто наблюдается более успешное размножение вида. Степень агрегированности (также как и общая плотность), при которой наблюдается оптимальное развитие и выживание популяции, варьирует в зависимости от вида и условий обитания. Поэтому как «недонаселенность» (или отсутствие агрегации), так и перенаселенность могут оказывать лимитирующее влияние на развитие популяций (принцип Олли). Выделяют скопления разного уровня агрегированности, т.е. крупные скопления могут включать несколько более мелких. Скопления разного уровня характеризуются различной плотностью ( $M$ ) и протяженностью ( $L$ ).

Скопления одного уровня могут располагаться довольно близко или отстоять на значительные расстояния, что определяется как степень удаленности скоплений друг от друга ( $Dl$ ). Плотность скоплений может постепенно убывать от центра к периферии или четко отличаться от плотности в промежутках, что выражается в таком параметре, как степень дискретности скоплений ( $Dm$ ).

Важной характеристикой скоплений является их онтогенетический спектр. Скопления разных уровней агрегированности, как правило, различаются по этому параметру; на этом основании можно выделить несколько этапов формирования скоплений:

1) образование мелких скоплений, в основном из ювенильных и иматурных растений, за счет слабого рассеивания семян материнского растения; 2) онтогенетическое развитие особей, появление нового поколения за счет плодоношения молодых генеративных особей, рост плотности и размера скоплений, усложнение демографической структуры; 3) возникновение новых мелких скоплений в пределах крупного за счет плодоношения особей следующих поколений, усложнение пространственной структуры скоплений.

Полночленные скопления, содержащие все характерные для вида онтогенетические группы, устойчиво существующие и обеспечивающие на занятой ими территории непрерывный кругооборот поколений соответствует *элементарной демографической единице (ЭДЕ)* (Заугольнова и др., 1993; Заугольнова, 1994).

Наиболее существенным признаком ЭДЕ является полночленный онтогенетический спектр. Определение размеров этой единицы осуществляется методом наращивания пробных площадей до такого размера, когда спектр этой выборки окажется полночленным.

В качестве контроля при определении размера ЭДЕ можно использовать представление о радиусе репродуктивной активности вида. Если полноценный спектр не выявляется на площади, которая очерчивается радиусом репродуктивной активности, исследователь вынужден заключить, что у данного вида в этих условиях ЭДЕ не может сформироваться (Заугольнова, 1994).

Изучение горизонтальной структуры ценопопуляций у видов с активным вегетативным размножением сопряжено с большими трудностями. Анализ размещения надземных частей растений позволяет лишь установить наличие группировок. Часто группы образованы побегами, относящимися к разным индивидам, в то же время побеги одного растения могут входить в состав разных групп. У многих вегетативно подвижных видов практически нереально провести анализ пространственного размещения на основе структуры особей в связи с огромной протяженностью и сложной структурой самих особей. У таких растений анализ горизонтальной структуры, можно осуществить на базе учета парциальных образований и их взаимного размещения. (Ценопопуляции ..., 1988).

Таким образом, групповое размещение особей в пределах ценопопуляций связано с целым комплексом факторов: характером размножения и способом распространения семян, особенностями роста и развития побегов, неоднородностью абиогенной среды, антропогенными воздействиями, средообразующим воздействием других видов растений.

### Рекомендуемая литература

Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии). – М.: Наука, 1988. – 182 с.

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

Грейг-Смит П. Количественная экология растений / П. Грейг-Смит. - М.: Мир, 1967. – 358 с.

### Вопросы и задания

1. Назовите основные типы пространственного распределения особей.
2. С помощью каких методов можно определить тип распределения элементов ценопопуляции в пространстве?
3. Приведите примеры равномерного распределения растений в природных сообществах и агрофитоценозах. Чем обусловлен данный тип распределения?
4. Вследствие каких факторов возникают скопления особей?
5. Какими свойствами характеризуются скопления разных уровней агрегации?
6. У каких растений тенденция к агрегации будет выражена сильнее: у имеющих приспособления для расселения семян или не имеющих?
7. Можно ли, зная жизненную форму растения, составить представление о пространственной организации популяции?

8. Что такое фитогенное поле?
9. Перечислите основные этапы формирования скоплений в ценопопуляциях растений.
10. Что такое элементарная демографическая единица (ЭДЕ)?
11. Назовите наиболее существенный признак элементарной демографической единицы.
12. Всегда ли возможно выделить ЭДЕ?
13. Охарактеризуйте особенности размещения в пространстве элементов популяции у семенных и вегетативно подвижных видов?
14. Предложите разные методы исследования пространственной структуры популяций.
15. Нарисуйте схемы фитогенных полей моноцентрического, неавтополицентрического и полицентрического видов.
16. Определите тип размещения особей в четырех условных популяциях А, В, С, D (табл. 18)

Таблица 18

Данные по пространственной структуре четырех условных ценопопуляций.

Популяция	Среднее число особей в пробе (m)	Дисперсия ( $S^2$ )	Кэф. дисперсии $k_o = \frac{S^2}{m}$	Тип размещения
А	0,27	0,26		
В	5,75	11,83		
С	4,43	7,72		
Д	1,41	1,66		

17. Зависит ли пространственная структура вида от его ценогической роли в сообществе?
18. На каком этапе развития может находиться популяция, если ее пространственная структура представлена: 1) скоплениями первого уровня с преобладанием имматурных особей; 2) мелкими скоплениями первого уровня с преобладанием старых генеративных и субсенильных особей; 3) крупными скоплениями третьего уровня с преобладанием старых генеративных и субсенильных особей?
19. Охарактеризуйте пространственную структуру ценопопуляций *Stipa pennata* и *Stipa capillata* в разных типах растительных сообществ (рис. 12).
20. Проанализируйте различие в пространственном размещении особей рябчика русского в лесных и лугово-степных ценозах при сходной величине средней плотности ценопопуляций (рис. 13).
21. Проиллюстрируйте справедливость принципа Олли на конкретных примерах.

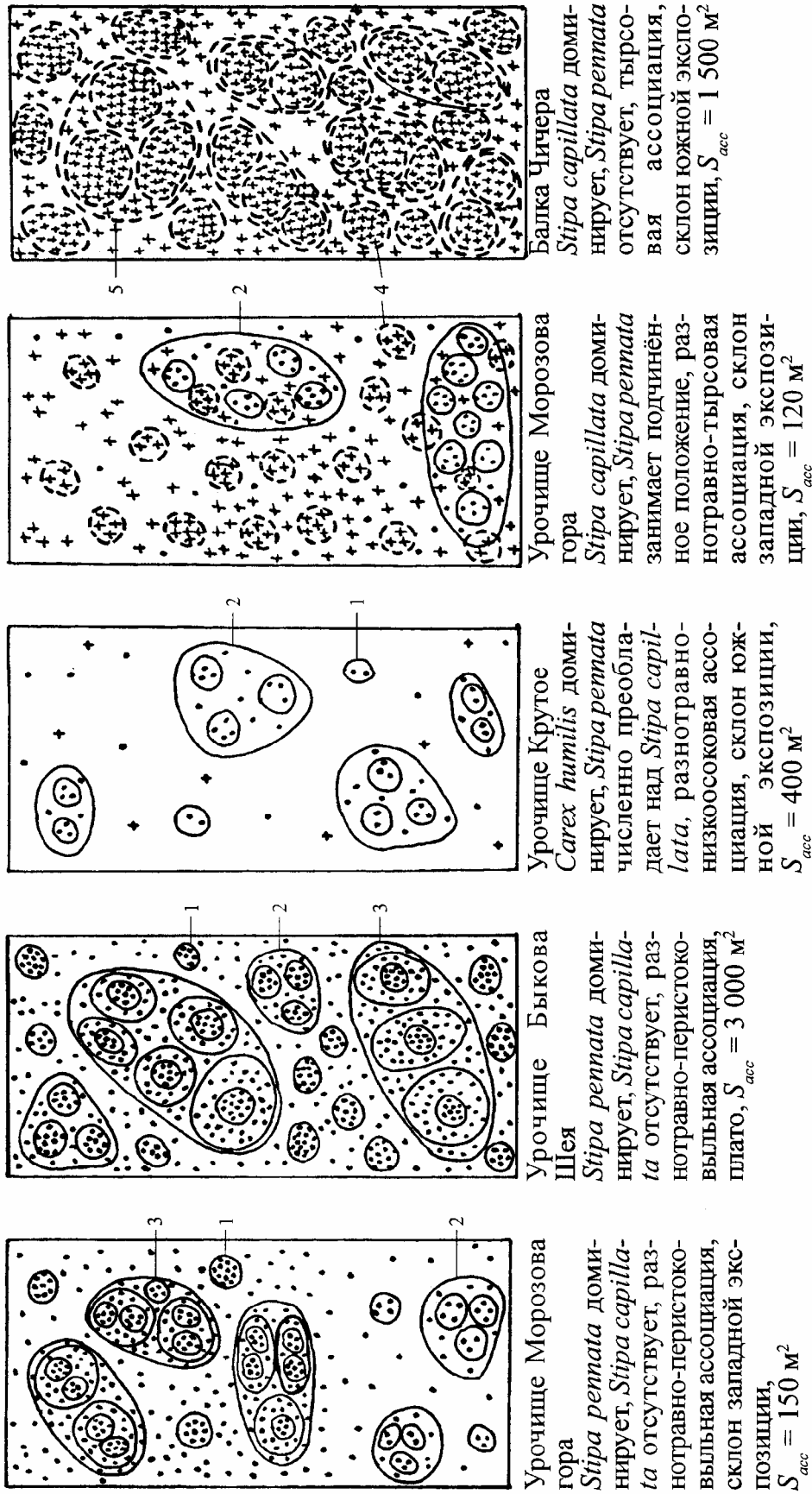


Рис.12 Типы размещения особей *Stipa pennata* и *Stipa capillata* в растительных сообществах:

- — *Stipa pennata*, + — *Stipa capillata*
- 1 — скопления I-го уровня *Stipa pennata*
- 2 — скопления II-го уровня *Stipa pennata*
- 3 — скопления III-го уровня *Stipa pennata*

- 4 — скопления I-го уровня *Stipa capillata*
- 5 — скопления II-го уровня *Stipa capillata*

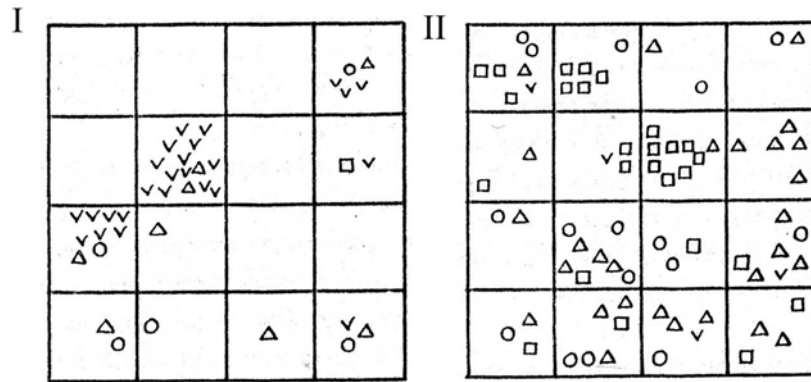


Рис. 13. Пространственное размещение особей рябчика русского в Приокско-Террасном заповеднике.

Условные обозначения:

I - ценопопуляция в липняке снытево-перловниковом; II – ценопопуляция на остепненном лугу

V - ювенильные

Δ- имматурные

○- генеративные

□- взрослые вегетативные

## ГЛАВА XI. ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИЙ

Элементы популяции способны к взаимодействиям разного типа, связанных с обменом генетического материала и вещественно-энергетическим обменом. Первый тип взаимодействия связан с половой структурой популяций и способами переноса пыльцы и относится лишь к растениям, находящимся в генеративном состоянии. Второй тип взаимодействия включает взаимоотношения организмов любого состояния, он весьма динамичен и носит четко адаптивный характер.

В процессе вещественно-энергетического обмена происходит распределение ограниченных ресурсов между элементами популяций, что приводит к взаимозависимым изменениям различных популяционных параметров. В результате таких внутривидовых связей осуществляется регуляция популяции как системы.

Можно выделить регуляцию двух типов: 1) основанную на совместном и разнонаправленном воздействии внешних факторов на параметры системы (например, разнонаправленное действие экологических и зоогенных факторов может приводить к стабилизации реальной семенной продуктивности); 2) внутреннюю регуляцию, основанную на отрицательной обратной связи между элементами популяции. Первый тип регуляции обычен для природных ценопопуляций, второй тип имеет значения в агропопуляциях и моновидовых сообществах.

Регуляция, основанная на *принципе отрицательной обратной связи* действует на всех уровнях организации жизни – от особи до биосферы. Этот принцип лежит и в основе регуляции внутриклеточных процессов. На нем основано самоподдержание всех сложных систем.

Отрицательная обратная связь заключается в том, что возникшие в системе отклонения от ее нормального состояния вызывают в ней самой такие изменения, которые начинают противодействовать этим отклонениям. Происходит регуляция, т.е. возврат системы в прежнее состояние.

Процессы саморегуляции популяции связаны, прежде всего, с тем, что плотность популяции способна влиять на другие параметры этой системы. Можно выделить несколько основных форм такого влияния:

### **1. Влияние плотности на интенсивность роста растений**

Например, в посевах однолетников загущение вначале развития благоприятно влияет на рост растений в результате изменения влажности и температурного режима. Но по мере возрастания плотности, благоприятное влияние сменяется неблагоприятным, и рост растений в высоту сокращается по сравнению с разреженным посевом. Однако не все виды однолетников одинаково реагируют на увеличение плотности: высота подсолнечника в густых посевах резко увеличивается за счет вытягивания особей, а высота пшеницы остается одинаковой в широком диапазоне плотности; у горчицы белой биомасса стебля и репродуктивных органов практически не меняется с увеличением плотности, а у крестовника резко снижается. Общим для однолетников оказывается увеличение затрат на построение корневой системы при увеличении плотности. Морфобиологические признаки одних и тех же видов по-разному реагируют на увеличение плотности. Одни характеризуются высокой пластичностью (общий вес, биомасса листьев, репродуктивное усилие), другие – более стабильные. Коррелятивная зависимость между репродукцией и ростом играет регуляторную функцию между численностью и плотностью популяций у однолетних растений. Под влиянием плотности сокращается число боковых ветвей, число листьев на побеге у целого ряда однолетников. Увеличение плотности популяции приводит к снижению интенсивности образования и отмирания листьев; в условиях высокой плотности листья живут дольше.

У многолетних растений под влиянием высокой плотности уменьшается вероятность образования генеративных побегов.

**2. Влияние плотности на продолжительность жизни.** Плотность популяции влияет на скорость развития растений и соответственно на длительность жизни. Известно, что у однолетников в загущенных посевах развитие ускоряется, а у многолетников замедляется. Это одно из правил В.Н. Сукачева (1941). Но существуют исключения, например, кукуруза, подсолнечник, соя, фасоль также как многолетники, при увеличении плотности посева замедляют свое развитие. Для некоторых многолетников, например, подорожника большого отмечено сокращение продолжительности онтогенеза, в основном за счет сокращения длительности генеративного

периода и в меньшей степени постгенеративного, длительность же прегенеративного периода под влиянием плотности увеличивается.

**3. Влияние плотности на смертность.** Зависимая от плотности смертность направлена против неограниченного роста популяции в условиях ограниченных ресурсов и стабилизирует численность популяции в некоторых пределах. С ростом плотности усиливается внутривидовая конкуренция, слабые растения погибают и происходит самоизреживание. Увеличение смертности под действием плотности оказывается более значительным при улучшении условий минерального питания, это закономерность так же известна, как правило В.Н. Сукачева (1928).

**4. Влияние плотности на продукцию биомассы.** Отмечено, что продукция биомассы в популяциях растений в результате регуляторных процессов сохраняется в большом диапазоне плотности. Эта закономерность известна как «константность конечного урожая». Верхний предел в соотношении плотности и веса растений при изреживании определяется законом минус  $3/2$  и выражается формулой:  $W = c \cdot p^{-3/2}$ , где  $c$  – константа, которая у разных видов будет различна,  $W$  – вес растений,  $p$  – плотность.

При низких плотностях величина урожая достигается за счет меньшего числа более крупных особей, а при высокой плотности за счет большего числа мелких особей. Отмеченная закономерность имеет прикладное значение, поскольку позволяет рассчитывать оптимальную исходную плотность (норма высева) для получения определенного урожая.

### Рекомендуемая литература

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

### Вопросы и задания

1. Как проявляется принцип отрицательной обратной связи в действии факторов, зависимых от плотности?
2. На каких уровнях организации жизни действует принцип отрицательной обратной связи?
3. Проиллюстрируйте взаимоотношения растений, проявляющихся: 1) как эффект группы; 2) как эффект плотности?
4. На каких механизмах взаимодействия растений основывается применение в сельскохозяйственной практики гнездового способа посева?
5. Какие критерии лежат в основе определения оптимальной плотности популяции?
6. Приведите примеры возможных реакций растений на увеличение плотности популяции?
7. Каким образом проявляется внутривидовая конкуренция в неблагоприятных абиотических условиях? В благоприятных условиях?
8. С чем связано замедление темпов развития у многолетних видов при увеличении плотности?



9. Какое адаптивное значение имеет замедление и ускорение темпов развития у однолетних и многолетних растений?
10. Каким образом происходит самоизреживание популяций?
11. Возможно ли в природе существование популяций с неограниченным ростом численности? Ответ обоснуйте.
12. Приведите примеры, иллюстрирующие зависимую и независимую от плотности смертность?
13. Зависит ли рост и конечный средний вес растений от сроков появления всходов?
14. Составьте 4 схемы регулирования плотности у растений по предлагаемым параметрам: 1) внешние, независимые от плотности факторы, смертность, плотность, величина репродукции, размер растений; 2) размер растений, плотность, смертность, величина репродукции; 3) температура, размер растений, плотность; 4) внешние факторы, плотность, смертность, величина репродукции.
25. Применим ли закон оптимума к плотности популяции? Чем неблагоприятна низкая плотность?

## **ГЛАВА XII. ОЦЕНКА СОСТОЯНИЯ ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ**

Оценка состояния любой полифункциональной системы возможна, во-первых, по одному, но достаточно информативному признаку, во-вторых, по совокупности признаков. При первом способе весьма важен выбор признака, который должен быть содержательным в биологическом смысле и характеризовать систему именно данного уровня. Необходимо учитывать диапазон корректного использования избранного признака. Например, использование биохимических, физиологических, анатомических и морфологических признаков организма должно сопровождаться изучением диапазона их представленности в ценопопуляции прежде, чем они будут использованы для оценки ее состояния. Информативность признака для оценочных целей также связана с диапазоном его варьирования, что выясняется в ходе предварительного анализа данных (Злобин, 1989).

В случае оценки состояния биосистемы по совокупности параметров при положительной их связи останавливают выбор на наиболее информативных, а при отрицательной - используют всю совокупность. Основные способы оценки признаков: 1) с помощью непосредственного измерения в соответствующих единицах; 2) преобразования этих измерений в соответствующую систему балловых оценок. При оценке состояния популяций необходимо учитывать структурную иерархию их организации. В связи с чем используются как организменные, так и популяционные параметры. В качестве организменных признаков используют показатели жизненности особей: высоту вегетативных, генеративных побегов, их число, число и размер листьев; число цветков, биомасса особей. Среди популяционных

параметров учитываются: плотность популяции, площадь, доля подроста и генеративных растений.

Весь диапазон наблюдаемых значений по каждому признаку подразделяется на три градации, соответствующие трем баллам; балл 1 присваивается значениям признака, попадающим в нижнюю градацию; балл 3 – в верхнюю, балл 2 присваивается параметрам, соответствующим зоне наиболее типичных значений признака (Зайцев, 1983; Ценопопуляции растений, 1988).

Общее состояние ценопопуляций оценивается по среднему баллу совокупности всех признаков. На этой основе выделяют оптимальное, удовлетворительное и пессимальное состояния. **Оптимальному состоянию** ценопопуляции соответствуют наивысшие значения признаков среди наблюдающихся параметров, как организма, так и популяции (однако, существует точка зрения (Зайцев, 1983), что оптимальному состоянию ценопопуляций соответствуют средние значения большинства параметров, т.е. оптимум понимается как равновесная реализация большинства функций биосистемы); **пессимальное состояние** характеризуется наименьшими значениями большинства параметров. **Удовлетворительное состояние** соответствует средним значениям большинства признаков, при этом отдельные параметры могут иметь как высокие, так и низкие значения.

Оценка состояния ценопопуляций приобретает особое значение, когда речь идет о редких видах. В настоящее время диагностика состояния редких видов является необходимым этапом в ходе их комплексного изучения. При этом важное значение имеет оценка основных популяционных характеристик вида с учетом его реакции на различную фитоценоотическую обстановку. Это особенно важно для установления степени толерантности видов, поиска оптимальных условий их существования и определения допустимых нагрузок на то или иное растительное сообщество.

### Рекомендуемая литература

Ценопопуляции растений (основные понятия и структура). – М.: Наука. 1976. – 216с.

Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии). – М.: Наука 1988. – 182 с.

### Вопросы и задания

1. Всегда ли максимальная мощность ценопопуляций соответствует ее максимальной плотности? Ответ обоснуйте.
2. Однозначно ли соотношение между оптимумом организма и ценопопуляции?
3. Предложите критерии для оценки оптимального состояния организма, популяции?
4. Какие подходы возможно использовать при оценке состояния ценопопуляции?

5. Связано ли состояние ценопопуляций с положением вида внутри ареала?
6. На каком уровне: организменном или популяционном можно ожидать более сильной реакции на изменение экологической и климатической ситуации?
7. Какое значение имеют интегральные показатели, характеризующие популяцию?
8. Могут ли быть популяции с низкой численностью и высокой плотностью, с высокой численностью и низкой плотностью?
9. Какие процессы способствуют самоподдержанию популяций? Какими показателями оцениваются эти процессы?
10. Что такое зона оптимума популяции?
11. Используя данные табл. 19 и табл. 20 определите состояние ценопопуляций ковыля перистого и лапчатки бедренцеволистной. Какие факторы могут вызывать пессимальное состояние ценопопуляций?

Таблица 19

Популяционные характеристики *Stipa pennata* на севере Среднерусской лесостепи (Скользнев, 2001)

№ ценопопуляции	Площадь, м <sup>2</sup>	Плотность, число особей на м <sup>2</sup>	Индекс восстановления, %	Возрастность	Доля прегенеративных особей, %	Доля генеративных особей, %
41	500.0	3.30	60.0	0.319	36.40	60.60
22	3700.0	5.80	33.3	0.340	24.90	75.00
28	300.0	92.00	40.3	0.410	27.10	67.50
35	150.0	0.00	0.0	0.240	83.30	0.00
33	350.0	8.10	50.0	0.360	31.60	63.20
51	70.0	0.60	30.8	0.461	16.70	54.20
55	3000.0	2.20	82.4	0.338	40.00	48.50
45	100.0	0.05	0.0	0.316	0.00	100.00
49	500.0	0.00	0.0	0.654	0.00	100.00
36	15.0	0.00	350.0	0.330	63.60	18.20
19	100.0	9.70	145.0	0.260	58.00	40.00

Таблица 20

Оценка состояния ценопопуляций *Potentilla pimpinelloides* в равнинной части ареала (Скользнева, 1995)

№ ц/п	Жизненность особей		Плотность ценопопуляции		Доля подраста		Доля генеративных особей		Площадь ценопопуляции		Средний балл
	I	II	I	II	I	II	I	II	I	II	
1	II	2 *	4,9	2	2,0	1	38,8	1	300	2	1,6
2	II	2	4,2	2	14,2	2	78,6	3	600	3	2,4
4	II	2	63,3	3	19,0	2	71,4	2	700	3	2,4
5	III	1	7,7	3	10,4	2	71,4	2	300	2	2,0

8	II	2	3,5	1	17,1	2	42,8	1	100	1	1,4
13	II	2	4,0	2	17,1	2	65,0	2	250	2	2,0
28	II	2	6,1	3	22,6	2	51,6	2	650	3	2,4
32	I	3	5,4	2	9,2	2	68,5	2	200	2	2,2
50	II	2	8,0	3	35,0	3	59,0	2	600	3	2,4
56	III	1	0,15	1	4,8	1	59,5	2	400	2	1,6

\* - балльная оценка значения признака.

12. Используя рис. 14, определите оптимальное состояние для разных уровней организации биосистем: организма, популяции. В каких случаях наблюдается положительная связь между организменными и популяционными параметрами?

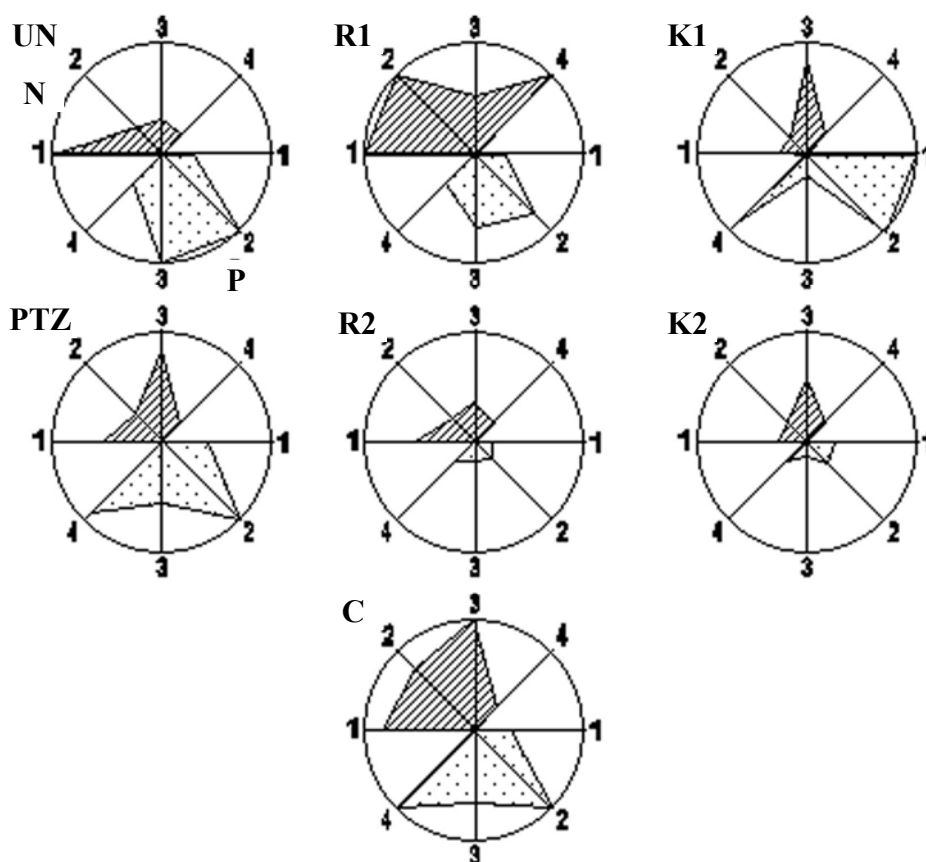


Рис. 14. Оценка состояния ценопопуляций *Stipa pennata* (в баллах).

UN – признаки организма (для  $g_3$  растений): 1 – общая побеговая фитомасса, 2 – биомасса прироста побегов, 3 – высота генеративных побегов, 4 – их число;

Р – признаки популяции: 1 – плотность, 2 – участие подроста, 3 – участие генеративных растений, 4 – участие средневозрастных растений.

Н – Наурзумский заповедник, песчаная степь;  $R_1$  – Воронежская обл., луговая степь;  $R_2$  – Воронежская обл., Репьевка, типчаково-ковыльная ассоциация;  $K_1$  – Воронежская обл., Каменная степь, злаково-ковыльная ассоциация;  $K_2$  – там же, поляна, разнотравно-ковыльно-злаковая ассоциация; PTZ – Приокско-Терассный заповедник. С – Цен-

трально-Черноземный заповедник, разнотравно-ковыльно-костровая ассоциация.

13. Какие изменения в структурной организации ценопопуляции наблюдаются при критическом состоянии вида?

## ГЛАВА XIII. ТИПЫ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ СТРАТЕГИЙ

**Стратегия жизни вида** – это совокупность приспособлений (свойств, черт), обеспечивающих ему возможность обитать совместно с другими организмами и занимать определенное положение в соответствующем ценозе (Работнов, 1976).

Выделяют разные типы основных приспособлений растений к жизни в сообществах. Одним из первых ученых, который в 1884 году подошел к вопросу существования у растений различных типов стратегий был Мак – Лиод. Он выделил две категории: «пролетарии» и «капиталисты». Для «капиталистов» характерны запасующие органы с большим «капиталом» (корни, луковицы, древесина), крупные насекомоопыляемые цветки, поликарпичность и длительный жизненный цикл, а для «пролетариев» - отсутствие специальных запасующих органов, невзрачные самоопыляемые цветки, короткий жизненный цикл, большое количество семян, приуроченность к нарушенным местообитаниям. Спустя более, чем 70 лет Р. Мак-Артур и Э. Уилсон (MacArthur, Wilson, 1967), а затем Э. Пианка (Пианка, 1970) практически переоткрыли типы стратегий Мак–Лиода, описав два типа отбора у видов: *r-отбор* и *k-отбор*.

*K-отбор* – это отбор на конкурентоспособность, повышении защищенности за счет мощности развития, повышение вероятности выживания потомков; *r – отбор* – это отбор на такие качества, как высокая плодовитость короткий жизненный цикл, способность быстро занимать новые местообитания, а также переживать неблагоприятный период, в состоянии покоящихся стадий.

В нашей стране одной из наиболее популярных систем жизненных стратегий является система Л.Г. Раменского (Раменский, 1938). Им было выделено три ценологических типа:

**Виоленты**, или силовики – виды с мощной конкурентной способностью. Занимают в биоценозе основные позиции, подавляют другие виды. Типичные виоленты – это многие деревья эдификаторы, а также травянистые растения, доминирующие в тех или иных сообществах.

**Пациенты**, или выносливцы – это виды способные выживать в неблагоприятной среде, там, где другие виды существовать просто не могут, например, в условиях недостаточной освещенности, недостаточной увлажненности, бедности почвы элементами минерального питания. Эти виды способны довольствоваться малым количеством ресурса, уживаются с доминантами, но при освобождении ресурсов могут использовать их целиком, резко увеличивая свою численность и жизненное состояние.

**Эксплеренты**, или «выполняющие» - это виды, быстро размножающиеся и быстро расселяющиеся, появляются там, где нарушены коренные сообщества. Процветают на них до тех пор, пока отсутствуют более сильные конкуренты.

Спустя 40 лет система жизненных стратегий Л.Г.Раменского, была "переоткрыта" Д.Ж. Граймом (Grime, 1979) и описана под названием первичных типов стратегий: **конкурентов** (C), **стресс-толерантов** (S) и **рудералов** (R). Особое внимание Д.Ж. Грайм уделил вторичным типам стратегий (т.е. переходным типам стратегий) и пластичности типов стратегий. Им предложена схематичная форма показа отношений между различными типами стратегий в форме треугольника, в углах которого помещены первичные типы (C,R,S), в поле – вторичные (C R, C S, R S, CRS).

Классификация жизненных стратегий Л.Г. Раменского в дальнейшем получила свое развитие в работах отечественных ботаников: Б.М. Миркина (1983), Т.А. Работнова (1980), О.В. Смирновой (1985).

Т.А. Работновым был показан сложный характер пациентности (стресс – толерантности) у растений и выделены экологические и фитоценоотические пациенты. Первые способны существовать в неблагоприятных экологических условиях (на засоленных, кислых, сухих или каменистых субстратах) и испытывать постоянный «экологический стресс», вторые способны выживать под прессом виолентов (тенелюбивы под пологом деревьев) и испытывать «фитоценоотический пресс». Одновременно Т.А. Работновым проведено разделение эксплерентов в зависимости от их роли и положения в сукцессионных и климаксовых сообществах.

Детальное изучение поведения видов в разных типах растительных сообществ позволило О.В. Смирновой (1983, 1987) обосновать представления о фитоценоотических потенциях и позициях вида.

Совокупность биологических свойств вида, дающих ему возможность господствовать или занимать подчиненное положение в ценозах определены автором как фитоценоотические потенции вида. Реальное же положение вида в каждом конкретном ценозе соответствует его фитоценоотическим позициям и определяется: 1) наиболее существенными в данных условиях биологическими свойствами вида; 2) соответствием экологических требований условиям экотопа; 3) внешними по отношению к ценопопуляции воздействиями биогенного или антропогенного характера.

Помимо частных свойств и признаков, характерных для того или иного типа стратегии О.В. Смирновой (1987) было выделено три общих свойства: конкурентноспособность – способность одних видов подавлять другие вследствие высокой энергии жизнедеятельности и большой интенсивности использования среды; толерантность (устойчивость, выносливость к крайне неблагоприятным фитоценоотическим условиям), способность видов длительно существовать на данной территории за счет максимального снижения энергии жизнедеятельности; реактивность (динамичность, пионерность, рудеральность) – способность видов максимально быстро захватывать освободившуюся территорию.

За рубежом представления о типах стратегий особенно интенсивно развивались в 70-е годы Р. Уиттекером, Дж. Харпером и др.

Типы стратегий, выделенные П. Уиттекером – это *k-стратегии* соответствуют виолентам (конкурентам), *l-стратегии* – пациентам (стресс толерантам) и *r-стратегии* – эксплерентам (рудералам).

### Рекомендуемая литература

- Миркин Б.М. Словарь понятий и терминов современной фитоценологии / Б.М. Миркин, Г.С. Розенберг, Л.Г. Наумова. – М.: Наука, 1989. – 223 с.
- Гиляров А.М. Популяционная экология: Учеб. Пособие / А.М. Гиляров. - М.: Изд-во МГУ, 1990. – 191 с.
- Раменский Л.Г. Введение в комплексное почвенно-геоботаническое исследование земель / Л.Г. Раменский. – М.: Сельхозгиз, 1938. – 619 с.
- Миркин Б.М. Теоретические основы современной фитоценологии. – М.: Наука, 1985. – 136 с.
- Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии). – М.: Наука. 1988. – 182 с.

### Вопросы и задания

1. Что такое стратегия жизни вида?
2. Перечислите известные типы стратегий. Назовите их авторов.
3. Каковы особенности биологии и популяционной жизни «к-», «r-», «s-стратегов». К каким условиям среды, в основном приурочены популяции этих видов?
4. Какие признаки характерны для конкурентных, толерантных и реактивных видов?
5. По каким признакам осуществлялась дивергенция видов при r – и k - отборах?
6. Какие группы растений Л.Г. Раменский назвал «львами», «верблюдами» и «шакалами»?
7. Возможны ли биоценозы, состоящие только из доминирующих видов?
8. Существуют ли виды с высокой семенной продуктивностью и формирующие крупные семена, снабженные большим количеством питательных веществ? Ответ аргументируйте.
9. При каких условиях редкие и малочисленные виды могут повышать свою численность?
10. Растения каких типов стратегий получают преимущества при удалении из состава сообщества видов–эдификаторов, например, при рубках леса?
11. На примере представителей местной флоры назовите растения с различными типами стратегий в природных биоценозах и агрофитоценозах?
12. Используя данные табл. 21, перечислите виды, которые в большей степени будут подвержены k-отбору, а какие - r-отбору?

Таблица 21

Параметры семенного размножения растений альпийских фитоценозов (Онипченко и др., 1991).

Вид	Масса 100 семян, мг	Урожай семян, сем/м <sup>2</sup>	Репродуктивное усилие, %	«Цена потомка», %
<i>Achillea caucasica</i>	41,0	39 ± 5	0,9	0,02
<i>Helictotrichon adzhaharicum</i>	687	29 ± 2	3,7	0,13
<i>Primula algida</i>	4,7	276 ± 54	-	-
<i>Gentiana djimilensis</i>	6,0	458 ± 95	1,3	0,003
<i>Taraxacum confusum</i>	220,0	6 ± 5	0,2	0,03
<i>Trifolium polyphyllum</i>	307,0	1,3 ± 0,3	0,02	0,02
<i>Matricaria caucasica</i>	28,0	540 ± 157	0,1	0,03
<i>Carum caasicum</i>	390,0	372 ± 22	23	0,06
<i>Capmanula biebersteiniana</i>	35,0	504 ± 91	16	0,2
<i>Geranium gymnocaulon</i>	894,0	600 ± 117	5,0	0,03
<i>Anemone speciosa</i>	630,0	164 ± 11	6,0	0,1

13. Какое прикладное значение имеют представления о типах стратегий растений и их изучение в конкретных фитоценозах?

14. Заполните табл. 22.

Таблица 22

Сравнительная характеристика типов стратегий

Признак	Типы стратегий		
	Виоленты	Патиенты	Эксплеренты
Наличие нарушений			
Уровень конкуренции			
Жизненные формы			
Абиотические условия			
Экологическая ниша			

## ГЛАВА XIV. ДИНАМИКА ПОПУЛЯЦИЙ

На популяционном уровне различают следующие основные типы динамики:

1. По направлению динамики: а) сукцессии, б) флуктуации.
2. По длительности: а) кратковременные сукцессии и флуктуации, б) длительные сукцессии и флуктуации.
3. По интенсивности и размаху: а) катастрофические сукцессии, б) постепенные сукцессии, в) крупномасштабные флуктуации, г) мелкомасштабные флуктуации.



4. По причинам: а) экзогенные сукцессии и флуктуации: экотопогенные, фитогенные, зоогенные, антропогенные; б) эндогенные сукцессии и флуктуации.

**Сукцессиивный** тип динамики, характеризуется однонаправленными необратимыми изменениями состава и строения ценопопуляций, приводящими либо к завершению развития и прекращению существования ценопопуляции на данной территории, либо к ее восстановлению. Впервые развитие сукцессиивных популяций было описано Т.А. Работновым (1950). Он выделил три типа ценопопуляций: инвазионный, нормальный и регрессивный. **Инвазионные** ценопопуляции еще не способны к самоподдержанию, зависят от заноса зачатков из вне и состоят из растений прегенеративного периода. **Нормальные** ценопопуляции не зависят от заноса зачатков из вне, если ценопопуляция включает все возрастные группы, она называется нормальной полночленной, если в ней отсутствуют особи каких-либо состояний, то ее следует считать нормальной неполночленной. По господству той или иной группы ( $g_1$ ,  $g_2$ ,  $g_3$ ,  $ss$ ) выделяют молодые, зрелые, стареющие и старые ценопопуляции. Каждая из этих категорий отражает определенный этап развития нормальных ценопопуляций, участвующих в сложении фитоценозов на разных этапах сукцессий. **Регрессивные ценопопуляции** зависят от заноса зачатков из вне, не способны к самоподдержанию и состоят, как правило, из особей постгенеративного периода.

Однонаправленное развитие сукцессиивных ценопопуляций от инвазионного до регрессивного типа называют «большим жизненным циклом ценопопуляции» (Работнов, 1969).

**Флуктуационный** тип динамики представляет разнонаправленные, обратимые изменения состава и старения ценопопуляций, при которых периоды омоложения и строения могут сменять друг друга без строгой последовательности. Ценопопуляции, достигшие равновесия с экотопом и характеризующееся таким типом динамики, называются **дефинитивными** (Уранов, Смирнова, 1969).

Мелкомасштабные флуктуации представляют собой изменения, при которых сохраняется, тип возрастного спектра, но в то же время изменяется жизненное состояние элементов ценопопуляции, интенсивность процессов самоподдержания и плотность.

Крупномасштабные флуктуации представляют собой резкие колебания плотности, жизненного состояния, урожайности и ведут к изменению типа возрастного спектра, они приводят то к некоторому старению, то к омоложению ценопопуляции, однако эти колебания всегда разнонаправлены и обратимы. Длительность крупномасштабных флуктуаций может быть очень велика - до 100 и более лет. В этом случае некоторые авторы (Максимов, Ермаков, 1985) рассматривают их, как особый тип динамики: **циклические сукцессии**.

Наиболее существенными показателями ценопопуляций, изменяющимися во времени являются следующие: численность особей или других счетных единиц (побегов, парциальных образований и др.); фитомасса це-

нопопуляций; семенная продуктивность и урожай семян; возрастной спектр ценопопуляций.

Показателями варьирования плотности или численности ценопопуляций являются обычные статистические параметры: дисперсия, квадратичное отклонение, коэффициент вариации. О скрытой динамике при относительно постоянной плотности свидетельствует показатель *стабильности ценопопуляции* (Жукова, 1987).

$$S = \frac{A - C}{A} \times 100\%, \text{ где}$$

A – общее число особей за время t, C – число вновь появившихся особей. Чем выше показатель S, тем меньше новых растений в ценопопуляции и больше ее стабильность.

Изменчивость возрастного спектра ценопопуляции оценивается *коэффициентом варьирования индекса возрастности*  $C_1$  %. Индекс возрастности является интегральной количественной оценкой возрастного уровня ценопопуляции. Значения индекса возрастности изменяются от 0 до 1 (чем старше ценопопуляция, тем выше значение индекса).

**Индекс возвратности** ( $I_{воз.}$ ) рассчитывается следующим образом:

$$I_{воз.} = \frac{\sum Ki \times \Delta i}{M}, \text{ где}$$

M – численность всей популяции,  $K_i$  – численность конкретной возрастной группы,  $\Delta i$  – «вес» возрастности конкретной возрастной группы:  $\Delta p = 0,0067$ ;  $\Delta j = 0,018$ ;  $\Delta im = 0,0474$ ;  $\Delta v = 0,1192$ ;  $\Delta g_1 = 0,27$ ;  $\Delta g_2 = 0,5$ ;  $\Delta g_3 = 0,731$ ;  $\Delta ss = 0,8808$ ;  $\Delta s = 0,9819$ .

На основе этого коэффициента предложено рассчитывать *скорость развития ценопопуляций* (V):

$$V = \frac{I_2 - I_1}{t_2 - t_1}, \text{ где}$$

$I_1$  – исходная возрастность,  $I_2$  – конечная возрастность,  $t_2 - t_1$  – промежуток времени.

Для характеристики динамики самоподдержания было предложено два показателя (Жукова, 1987): индексы восстановления и замещения. **Индекс восстановления** ( $I_{восст.}$ ) – доля подростка, которая может заместить генеративную фракцию. Формула расчета:

$$I_{восст.} = \frac{\sum Mj \rightarrow Mv}{\sum Mg_1 \rightarrow Mg_3} \times 100\%, \text{ где}$$

$Mj \rightarrow Mv$  – количество ювенильных, иматурных и виргинильных особей;  $Mg_1 \rightarrow Mg_3$  – общее количество генеративных особей.

**Индекс замещения** ( $I_{зам.}$ ) показывает долю подростка, которая может возместить взрослую фракцию. Формула расчета:

$$I_{зам.} = \frac{\sum Mj \rightarrow Mv}{\sum Mg_1 \rightarrow Ms} \times 100\%, \text{ где}$$

$M_j \rightarrow M_v$  - общее число прегенеративных особей;  $M_{g_1} \rightarrow M_s$  - сумма генеративных и постгенеративных особей.

Существуют два основных подхода к сбору материала по динамике ценопопуляций: однократные посещения площадок в пространственных рядах, которые иногда можно интерпретировать как временные; многолетние наблюдения на постоянных площадках. Второй подход более надежен, хотя достаточно трудоемок в особенности при работе с длительно живущими растениями.

### Рекомендуемая литература

Динамика ценопопуляций растений. – М.: Наука, 1985. – 207 с.

Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии). – М.: Наука, 1988. – 182 с.

### Вопросы и задания

1. Чем отличаются основные типы динамики популяций?
2. Какие параметры ценопопуляции изменяются в процессе ее динамики?
3. Какими показателями оценивается временная изменчивость возрастного спектра ценопопуляции?
4. Какое влияние на состояние ценопопуляций оказывает асинхронность развития популяционных локусов?
5. Какая разница между сукцессивными и дефинитивными популяциями?
6. Что общего между инвазионными и регрессивными ценопопуляциями?
7. Дайте определение «большого жизненного цикла популяции».
8. Каковы основные причины циклического развития популяций?
9. Каковы особенности динамики конкурентных, толерантных и реактивных видов?
10. Перечислите основные динамические параметры ценопопуляции.
11. Есть ли связь между устойчивостью фитоценозов и динамикой слагающих его популяций?
12. Приведите примеры катастрофических сукцессий.
13. Графически изобразите различные типы динамики в популяциях растений.
14. Используя данные табл. 23 определите тип динамики ценопопуляции лапчатки бедренцеволистной и скорость развития ценопопуляции.

Таблица 23

Динамика возрастных спектров ценопопуляции лапчатки бедренцеволистной (Скользнева, 1995)

Годы	Возрастные состояния									Возрастность
	p	j	im	v	g <sub>1</sub>	g <sub>2</sub>	g <sub>3</sub>	ss	s	
1989	55,2	7,5	15,9	7,8	3,5	3,6	2,8	3,5	0,3	0,10
1990	31,3	24,8	14,5	9,8	5,5	5,1	3,8	4,6	0,7	0,14
1991	15,9	22,8	23,7	11,8	6,9	6,5	6,0	5,8	0,6	0,18

1992	35,7	4,4	27,3	9,0	6,8	5,6	5,2	5,4	0,6	0,16
1993	16,9	13,9	28,0	11,8	9,6	5,8	6,8	6,3	1,0	0,20
1994	55,1	8,8	13,7	6,6	4,7	3,0	4,0	3,9	0,3	0,21

15. Определите типы динамических процессов в ценопопуляциях растений (рис. 15).

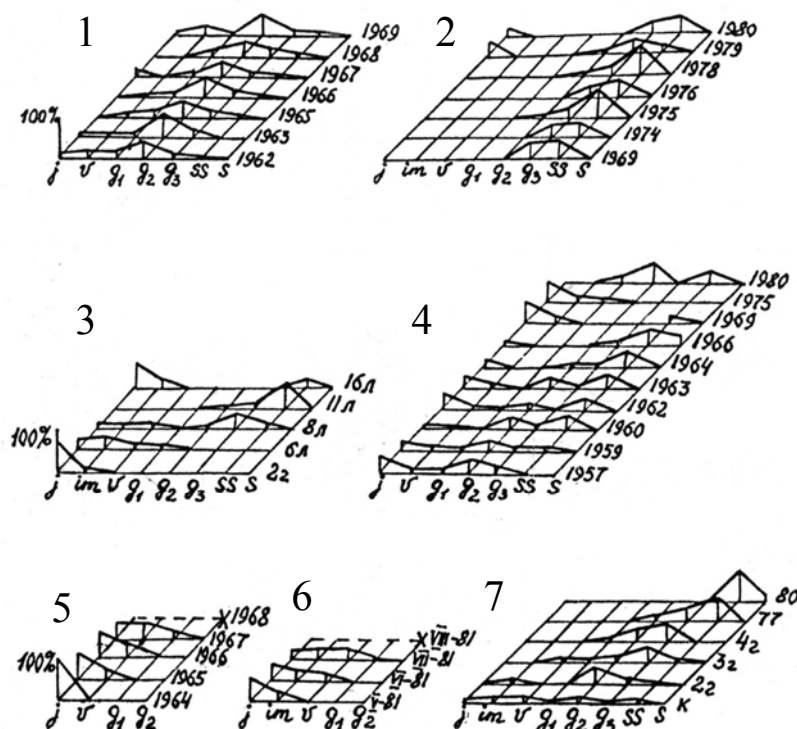


Рис. 15. Типы динамики у луговых растений: 1 – луговик дернистый; 2 – овсяница луговая; 3 – лерхенфельдия извилистая; 4 – луговик дернистый, сенокосный участок; 5 – луговик дернистый, пастбище; 6 – мятлик однолетний; 7 – ежа сборная, постоянный сенокос.

16. Растительное сообщество в течение длительного времени проходит несколько сукцессионных этапов: выпасаемая мятликово–типчачовая степь → заповедная разнотравно-ковыльно–мятликовая степь → заповедная пырейно–ковыльная степь. Какие этапы развития в данном сукцессионном ряду проходят ценопопуляции ковыля перистого, мятлика узколистного и пырея ползучего?

## ГЛАВА XV. ВЛИЯНИЕ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ФАКТОРОВ НА ПОПУЛЯЦИИ РАСТЕНИЙ

В природе организмы и популяции постоянно испытывают влияние самых разных экологических факторов: **абиотических, биотических, антропогенных**. И хотя разные виды по-разному реагируют на воздействие факторов среды, выделяют ряд общих закономерностей: 1) *закон минимума Либиха* заключается в том, что из множества действующих факторов лимитирующим будет тот, показатели которого находятся в минимуме; 2) однако лимитирующим может быть не только недостаток, но и избыток

факторов таких, например, как тепло, свет или вода; 3) диапазон условий между *экологическим минимумом* и *экологическим максимумом* принято называть *пределами толерантности* (Одум, 1975) или зоной оптимума (Чернова, 2000).

Существует ряд положений, дополняющих закон толерантности: организмы могут иметь широкий диапазон толерантности в отношении одного фактора и узкий диапазон в отношении другого; растения с широким диапазоном толерантности ко всем факторам обычно наиболее широко распространены; виды с узким диапазоном толерантности относятся к ряду специализированных. Обычно они встречаются в таких условиях, где факторы среды варьируют очень слабо, например, болотные растения – при постоянно высокой влажности; если условия по одному экологическому фактору не оптимальные, то может сузиться диапазон толерантности к другим экологическим факторам, например, при низком содержании азота в почве снижается засухоустойчивость злаков; пределы толерантности в популяциях растений различны для разных возрастных состояний. Так пределы толерантности семян, проростков, ювенильных особей обычно уже, чем взрослых особей.

Чтобы выразить относительную степень толерантности вида, используют приставки «стено» - узкий, и «эври» - широкий (Одум, 1975).

В природе нет двух одинаковых видов с полных совпадением диапазона толерантности к факторам среды. Если виды совпадают по устойчивости к одному фактору, то они обязательно разойдутся по устойчивости к другому. **Правило экологической индивидуальности видов** впервые сформулировал Л.Г. Раменский, при изучении распределения растений на почвах с разной степенью увлажнения и богатства почвы. Кривые оптимумов разных видов заполнили всю шкалу по градиенту факторов, не совпадая друг с другом. На основе экологической индивидуальности видов были разработаны специальные шкалы для лесных видов (Воробьев, 1953) и луговых видов (Раменский и др., 1956). Наиболее популярными в геоботанических исследованиях европейской части России являются отечественные экологические шкалы Л.Г. Раменского (1956) и Д.Н. Цыганова (1983). Использование индикационных экологических шкал, содержащих балловые оценки экологических свойств видов по различным факторам среды, позволяет охарактеризовать экологический режим местообитаний, занятых растительным сообществом того или иного типа. Однако, следует помнить, что оценка среды по растительности дает, как правило, относительные характеристики экологических факторов. Это объясняется многими причинами, основные из которых – многомерность и стохастический характер взаимодействия растительности и среды (Горышина, Антонова, Самойлов, 1992). Кроме того, следует осторожно пользоваться экологическими оценками видов вне региона, где они были получены.

Результат влияния любого экологического фактора на организмы во многом зависит от того, в какой комбинации и с какой силой действуют в

данный момент другие факторы, например, действие низких температур более значительно при сильном ветре, чем в безветренную погоду.

Растения не только приспособляются к факторам среды, но и используют естественную периодичность изменений среды для распределения своих функций и «программирования» жизненных циклов таким образом, чтобы использовать самые благоприятные условия. Один из самых надежных сигналов, по которым растения умеренной зоны регулируют циклы развития, является фотопериод. Погодные условия могут меняться в широком диапазоне, но растения реагируя на длину дня, не распускают листья в зимние оттепели и не переходят к листопаду при краткосрочных летних заморозках.

Таким образом, распространение растений, их развитие и состояние популяции во многом определяется факторами внешней среды: количеством необходимых ресурсов и силой действия лимитирующих факторов, а также диапазоном толерантности самих видов к условиям среды.

### **Рекомендуемая литература**

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

Горышина Т.К. Практикум по экологии растений / Т.К. Горышина, И.С. Антонова, Ю.И. Самойлов. – СПб: Просвещение. – 142 с.

Раменский Л.Г. Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову / Л.Г. Раменский, И.А. Цаценкин, О.Н. Чижиков, Н.А. Антипин. - М.: Изд-во Сельхозгиз,, 1956. – 472 с.

### **Вопросы и задания**

1. Проиллюстрируйте действие лимитирующих факторов в направлении с севера на юг: от северной границы широколиственных лесов до южной границы степной зоны.
2. Что такое ограничивающий фактор? Чем он отличается от других факторов среды?
3. Каково значение закона минимума Либиха и закона толерантности Шелфорда для экологических исследований?
4. Какие экологические факторы определяют популяционную жизнь видов в лесном сообществе, на пойменном лугу, в степях и в тундре?
5. Чем отличаются условия от ресурсов? Приведите примеры.
6. Почему при популяционных исследованиях необходимо учитывать климатические и микроклиматические условия?
7. Каким образом микрорельеф отражается на распределении растений в сообществе? Приведите примеры.
8. Оказывает ли влияние гетерогенность среды обитания на внутривидовую изменчивость?
9. Каким образом растительные сообщества могут трансформировать среду и влиять на отдельные ее факторы?

10. Что такое аллювиальность, поемность, поймовыносливость?
11. В каких экологических условиях поймы создаются наиболее оптимальные условия для популяции древесных растений?
12. Используя данные таблицы 24, охарактеризуйте и изобразите графически экологическое пространство ценопопуляций, находящихся в оптимальных, пессимальных и удовлетворительных условиях.

Таблица 24

Экологическая оценка сообществ с различным состоянием ценопопуляций лапчатки бедренцеволистной. (Скользнева, 1995)

Оптимальное состояние		Удовлетворительное состояние		Пессимальное состояние	
Увлажнение почвы	Богатство почвы	Увлажнение почвы	Богатство почвы	Увлажнение почвы	Богатство почвы
53,0	14,0	49,0	10,5	58,0	11,0
54,0	13,5	48,0	12,0	55,0	11,5
50,0	12,5	53,0	11,0	53,0	11,4
44,0	15,0	50,0	12,5	60,0	9,5
50,0	13,0	46,0	11,0	54,0	12,0
51,0	12,0	51,0	10,0	59,0	9,0
47,0	14,5	49,0	12,0	53,0	12,8
49,0	12,6	55,0	12,0	52,0	12,0
48,0	12,8	50,0	11,6	62,0	9,0
52,0	12,5	52,0	11,1	57,0	10,0

13. Используя данные табл. 25, покажите графические распределения численности популяций деревьев по градиенту поемности.

14. Используя популяционные характеристики, составьте шкалу поймостойкости древесных растений. В каких условиях поддерживается непрерывный оборот поколений в популяциях дуба, липы, ольхи, вяза, березы и осины? Как меняется возрастная структура популяций деревьев по градиенту поемности?

15. В табл. 25 представлены результаты экологической плотности деревьев для разных участков поймы. Рассчитайте среднюю плотность для всех популяций деревьев в пойме р. Большая Кокшага и среднюю плотность конкретных популяций для дуба, липы, осины, березы, ольхи и вяза? Какому из модельных видов необходима самая большая численность для самоподдержания популяции, какому – наименьшая?

Таблица 25

Возрастной спектр популяций древесных растений в пойменной дубраве на р. Большая Кокшага (Евстигнеев, Почитаева, Желонкин, 1993)

Название растений	Численность особей разных возрастных групп, особи/га						Общая численность популяций
	<i>j</i>	<i>im</i>	<i>v</i>	<i>g<sub>1</sub></i>	<i>g<sub>2</sub></i>	<i>g<sub>3</sub></i>	

	Среднепойменные участки						
Дуб черешчатый	5258	4664	715	88	70	26	10821
Липа сердцелистная	6	23	16	-	-	-	45
Вяз гладкий	11	147	119	35	20	5	337
Ольха черная	4	-	4	13	-	-	21
Береза пушистая	-	3	10	-	10	-	23
Осина	-	9	5	6	-	-	20
	Заболоченные участки						
Дуб черешчатый	22	53	11	-	-	-	86
Липа сердцелистная	11	-	-	-	-	-	11
Вяз гладкий	31	177	208	10	-	-	426
Ольха черная	314	533	858	168	52	42	1967
Береза пушистая	105	94	55	-	-	74	328
Осина	12	-	-	-	-	-	12

16. Назовите основные факторы, регулирующие положение видов в сообществе, если для них характерен: 1) узкий диапазон биологических потенций; 2) узкий диапазон экологических потенций; 3) широкий диапазон биологических и экологических потенций.

17. Используя данные табл. 20, постройте и проанализируйте кривые изменения обилия лисохвоста лугового и купыря лесного по градиентам факторов увлажнения (Fe) и богатства и засоленности почвы (Ns).

Таблица 26

Ограничительные ступени по шкалам увлажнения (Fe) и богатства–засоленности почвы (Ns) для разных градаций проективного покрытия (по Раменскому и др.; 1956)

Виды	Шкалы	Массово > 8 %	Обильно 2,5 – 8 %	Умеренно 0,3 – 2,5 %	Мало 0,1-0,2 %	Единично
<i>Alopecurus pratensis</i>	Fe <sup>1</sup>	66-77	61-84	54-87	53-89	-95
	Fe <sup>2</sup>	60-68	55-76	53-82	52-86	51-90
	Ns	12-17	10-18	9-20	8-21	7-23
<i>Anthriscus sylvestris</i>	F	-	63-67	62-68	53-82	51-87
	Ns	-	8-10	8-13	8-	7-

Примечание. Fe<sup>1</sup> – амплитуда по увлажнению в лесной зоне, Fe<sup>2</sup> - то же в степной зоне. По оси ординат точки целесообразно помещать в середине каждого класса покрытия, а для класса более 8 % проективное покрытие принять 15 %.

18. Как проявляется экологическая индивидуальность видов в отношении увлажнения и богатства почвы (рис. 16)? На основании ширины экологических амплитуд и зоны оптимума определите наиболее эвритопный и наиболее стенотопный вид.



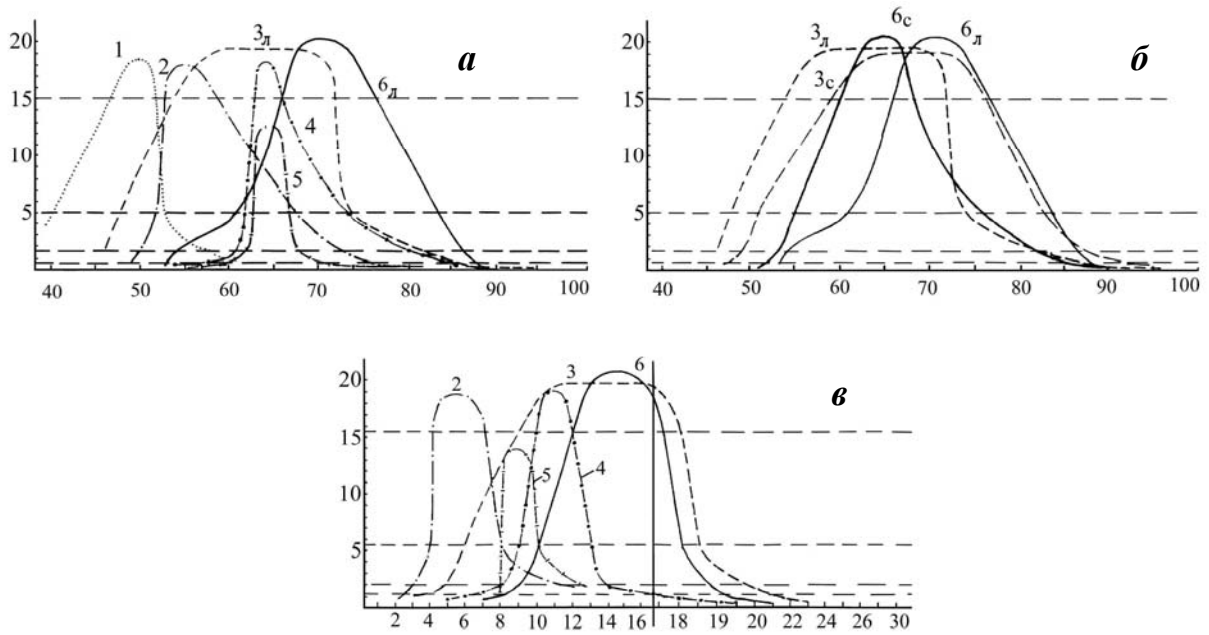


Рис. 16. Примеры распределения обилия видов по шкалам увлажнений и богатства-засоленности почвы (по Л.Г. Раменскому, 1956).

1 – *Festuca beckeri*, 2 – *Festuca ovina*, 3 – *Festuca rubra* (3л – в лесной, 3с – в степной зоне), 4 – *Carum carvi*, 5 – *Anthriscus sylvestris*, 6 – *Alopecurus pratensis* (6л – в лесной, 6с – в степной зоне). По осям абсцисс – классы шкал увлажнения (а, б) и богатства засоления (в), по осям ординат – проективное покрытие.

19. На примере растений с широким ареалом (овсяница красная, лисохвост луговой, тмин) проанализируйте изменение экологического оптимума в зависимости от природно-климатической зоны (рис. 16 б).

## ГЛАВА XVI. РАЗВИТИЕ СООБЩЕСТВ

Основным энергетическим и маркирующим компонентом биогеоценоза является фитоценоз. Последний можно рассматривать как совокупность популяций различных видов растений. Установлено, что различные типы популяций (инвазионный, нормальный, регрессивный) указывают на позицию видов в сообществе, а их количественное соотношение дает представление о настоящем, прошлом и будущем фитоценоза и экосистемы.

Основными признаками устойчивых (*климаксовых*) экосистем являются следующие:

1. Полночленность популяций, обеспечивающая нормальную смену поколений, в первую очередь, видов-эдификаторов, а так же подчиненных видов.

2. Высокое видовое разнообразие.

3. Четкая дифференциация видов по экологическим нишам.

4. Сбалансированный круговорот веществ.

Климаксовые экосистемы со сбалансированным круговоротом веществ могут существовать бесконечно долго. Теория климакса наиболее полно разработана американскими экологами. Ф. Клементс предложил концепцию *моноклимакса*, которая сводится к пониманию развития сукцессионных процессов в пределах одной климатической зоны в сторону *одного* климаксового фитоценоза. То есть, в идеале, в каждой климатической зоне независимо от экотопических условий в результате сукцессионных изменений растительный покров должен быть представлен одним типом фитоценоза (например, в степной зоне – ковыльная степь, в таежной – хвойный лес). Г. Найколс и А. Тенсли предложили концепцию *поликлимакса*, суть которой состоит в том, что в пределах одной климатической зоны, фитоценозы, формирующиеся в разных экологических условиях, направленно изменяются в сторону образования не одного, а разных климаксовых сообществ, соответствующих данным конкретным условиям. Позже Р. Уиттекер предложил концепцию *климакс-континуума*, считая, что между климаксовыми фитоценозами существуют переходы, и количество климаксов стремится к бесконечности.

Принимая во внимание все перечисленные концепции, *под климаксом следует понимать тенденцию формирования фитоценозов зонального типа.*

Однако устойчивость климаксовых экосистем не исключает сезонных, флуктуационных изменений, а так же изменений, связанных со сменой поколений и возрастным развитием видов-эдификаторов фитоценоза. Различают суточные, сезонные и разногодичные изменения растительных сообществ.

*Суточные* ритмы проявляются, например, в изменении положения листовых пластинок растений и других настических движениях, изменении интенсивности транспирации и накопления органического вещества.

Более ощутимы для растительных сообществ сезонные (*фенологические*) изменения, которые связаны с тем, что в состав фитоценоза входят популяции растений, имеющих разные ритмы сезонного развития. Разное время прохождения фенологических фаз растениями, входящими в состав фитоценоза, – важное свойство, позволяющее ослабить межвидовую конкуренцию при формировании многовидовых сообществ, "развести" ценопопуляции по разным осям гиперпространства экологических ниш.

*Разногодичные изменения*, или *флуктуации*, вызываются причинами экзогенного и эндогенного, по отношению к фитоценозу, происхождения. Продолжительность их цикла не превышает 10 лет. Т.А. Работнов предложил различать климатогенные, фитоциклические, зоогенные и антропогенные флуктуации.

Важной особенностью описанных выше изменений фитоценозов является их *обратимость* и *ненаправленность*. *Необратимые и направленные изменения фитоценозов называются сукцессиями.*

Характер изменения экосистемы в ходе сукцессии может соответствовать различным моделям, но общим будет являться *процесс разрушения*

или восстановления популяционных мозаик эдификаторных видов (Оценка биоразнообразия..., 2000). Сукцессии могут быть первичными и вторичными (восстановительными, демутиационными).

**Первичная сукцессия** отмечается на новых субстратах, где растительность ранее отсутствовала: на осыпях, отмелях, голых скалах, сыпучих песках, или отвалах, созданных человеком.

**Вторичная сукцессия** - сукцессия, которая протекает на субстратах, где ранее существовала растительность, но была уничтожена. Вторичные сукцессии происходят, например, после лесного пожара, рубки леса, вспашки целины. В этом случае уничтожаются не все элементы экосистемы, остается сформированная живыми организмами почва, остаются семена, споры, выживают некоторые виды животных. Скорость сукцессии зависит от наличия банка семян и банка вегетативных зачатков (Миркин, Розенберг, Наумов, 1989).

По преобладающим причинам различают сукцессии **автогенные** (причина сукцессии заключается в самом сообществе), и **аллогенные** (причина сукцессии заключается в действии внешнего по отношению к экосистеме фактора). По времени протекания – **быстрые** (десятилетия), **средние** (столетия), **медленные** (тысячелетия), **очень медленные** (десятки тысяч лет). По характеру изменения структуры и функции – **прогрессивные** (изменения растительности, сопровождающиеся повышением видового разнообразия и биологической продуктивности) и **регрессивные** (изменения растительности, сопровождающиеся уменьшением видового разнообразия и биологической продуктивности фитоценозов). По воздействующим факторам – **природные** и **антропогенные**.

Сукцессионные изменения растительных сообществ представляют собой различные варианты переходов из одного состояния в другое. Разные видовые популяции изменяются при этом с разными скоростями в различных направлениях и проходят популяционные циклы разной длительности, но в конечном итоге приводят к формированию стабильных (климаксовых) экосистем.

Для поддержания экологического равновесия необходимо так организовывать ландшафты, чтобы они включали как климаксовые, так и сукцессионные экосистемы.

### Рекомендуемая литература

Миркин Б.М. Теоретические основы современной фитоценологии. – М.: Наука, 1985. – 136 с.

Миркин Б.М. Словарь понятий и терминов современной фитоценологии / Б.М. Миркин, Г.С. Розенберг, Л.Г. Наумова – М.: Наука, 1989. – 223 с.

Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии). – М.: Наука, 1988. – 182 с.

### Вопросы и задания

1. Назовите причины, по которым нужно сохранять климаксовые сообщества.
2. Какие факторы могут ограничивать сукцессии, в местах строительной и горнодобывающей деятельности человека? Что можно предложить, для того чтобы восстановительные сукцессии шли более быстрыми темпами?
3. Составьте возможные схемы восстановления растительности на залежах.
4. Какие леса восстанавливаются быстрее? При сплошных или выборочных рубках?
5. Каков будет характер сукцессии на вырубке с последующим использованием данной территории под сенокос?
6. Перечислите стадии пастбищной дигрессии на умеренно влажном лугу.
7. Какие мероприятия можно предложить для сдерживания процессов пастбищной дигрессии и ускорения пастбищной демутации?
8. Какими биологическими свойствами обусловлена устойчивая возрастная структура популяций древесных растений?
9. Какова роль микросукцессий в природе?
10. Приведите примеры сукцессии, которые вы наблюдали сами.
11. Перечислите стадии демутационной смены растительности в дубраве после пожара.
12. Может ли экосистема быть одновременно высокоустойчивой и накапливать при этом избыток первичной продукции?

## **ГЛАВА XVII. ПРИКЛАДНЫЕ АСПЕКТЫ ПОПУЛЯЦИОННОЙ ЭКОЛОГИИ РАСТЕНИЙ**

Популяционные закономерности жизни растений составляют научную основу решения большой серии практических задач. Первая группа таких задач связана с *диагностикой состояния ценопопуляций*, что особенно актуально в отношении редких, лекарственных, кормовых и технических растений.

Популяционный анализ ряда редких видов показывает, что в неблагоприятных условиях уменьшаются размеры особей, снижается их численность, сокращается доля генеративных растений и подростов, увеличивается доля старых растений, из возрастных спектров выпадают отдельные возрастные состояния. Сопоставление популяционных параметров редких видов в различных частях ареала позволяет определить причины их исчезновения, выявить оптимальные условия существования и рекомендовать необходимые меры охраны.

Популяционный анализ важен для оценки продуктивности и устойчивости лекарственных растений, естественные заросли которых в последние годы истощены заготовками и нерациональным использованием растительного покрова. Популяционные методы позволяют рассчитать допустимые нагрузки и оптимальные способы заготовки лекарственного сырья.

Оценка состояния ценопопуляций широколиственных деревьев в европейской части России позволила определить причины нарушений естественного возобновления дубрав Русской равнины при современных методах хозяйствования и разработать систему мероприятий, направленных на их восстановление.

Популяционные исследования тесно связаны с проблемами *рационального использования кормовых угодий*. В частности, возрастные спектры доминирующих на пастбищах и сенокосах видов могут служить хорошим показателем их состояния. Популяционные взаимодействия растений учитываются при разработке методов улучшения кормовых угодий. Для решения этой проблемы создаются различные травосмеси, применяемые в сельскохозяйственных, лугозащитных, почвозащитных севооборотах. В состав травосмеси включают высокоурожайные злаковые и бобовые многолетние травы. Необходимым условием для создания травосмеси является присутствие в ней рыхлокустовых и корневищных злаков.

Другая группа вопросов, решаемых методами популяционной биологии, связана с *реконструкцией нарушенных и созданием искусственных популяций и сообществ*. Популяционно-онтогенетический подход позволил разработать принципы восстановления естественных ландшафтов. Например, на территории Воронежской области на протяжении 20 лет осуществлялся экологический проект "Эколого-ландшафтная система земледелия" (Лопырев, 1997). Эколого-ландшафтный подход в земледелии заключается в реализации определенных мероприятий, направленных на восстановление конкретных природно-территориальных комплексов, в частности баблочно-полевых ландшафтных экосистем.

Ботаническая составляющая данного проекта заключается в "биологизации земледелия" – комплексе мероприятий, направленных на создание большего разнообразия и мозаичности фитоценозов на полях, уменьшении монотонности среды. Например, на склоновых формах рельефа территория делится на некрупные экологически однородные участки – ландшафтные ленты, ограниченные растительными рубежами. При этом расширяется площадь под лесными насаждениями, создаются кустарниковые кулисы, защищающие почвы от смыва, до 15% пашни выделяется под консервацию, на границе леса и пашни роль буферной системы выполняют участки с луговой растительностью. В результате создаются средостабилизирующие комплексы, доля которых составляет до 50% площади. Для предотвращения оврагообразования из ложбин используется их залужение, такие участки не распахиваются.

Следующая группа практических вопросов связана с *управлением искусственно созданных популяций* растений. Закономерности регуляторных процессов в агропопуляциях (связь плотности с урожаем, смертностью и размерами растений) с успехом могут быть использованы для разработки путей повышения урожаев пищевых и кормовых растений. Особенно перспективно в этом плане определение оптимальных плотностей посевов на разных этапах их развития.

Практический аспект популяционной экологии связан также с *организацией мониторинга природных экосистем*. В этом случае популяционная экология позволяет сопоставить механизмы процессов, происходящих в ненарушенных биогеоценозах и антропогенно-трансформированных, а также выделить ряд ключевых критериев для проведения комплексных мониторинговых исследований.

Таким образом, использование методов популяционной биологии растений, с одной стороны, позволяет решать ряд практических задач, с другой - способствует выявлению общебиологических закономерностей популяционного уровня и развитию представлений о функциональной организации фитоценозов, как совокупности популяций.

### Рекомендуема литература

Лопырев М.И. Эколого-ландшафтное земледелие (земледелие будущего): Научно-практическое пособие / М.И. Лопырев. – Воронеж: Изд-во ВГУ, 1997. – 42 с.

Лопырев М.И. Проектирование и внедрение эколого-ландшафтных систем земледелия в сельскохозяйственных предприятиях Воронежской области: Методическое руководство / М.И. Лопырев. – Воронеж: Изд-во ВГУ, 1999. – 186 с.

### Вопросы и задания

1. В чем заключается новизна проекта эколого-ландшафтного земледелия?
2. В каких условиях и почему кустарниковые кулисы являются более эффективной защитой от эрозии почв, чем лесные посадки?
3. В чем преимущества травосмесей перед моновидовыми посевами?
4. Почему в состав травосмеси включаются бобовые?
5. Предложите мероприятия по защите лесных массивов, находящихся на 4-5 стадиях депрессий, для которых характерно: отсутствие возобновления видов эдификаторов; замедленный рост молодых деревьев; бедный видовой состав подлеска и травянистого покрова; появление рудеральных и луговых видов, уплотнение почвы и изменение ее физико-химических, механических свойств и др.
6. Дайте рекомендации по восстановлению лесного массива на залежи.
7. Какие мероприятия необходимо проводить для сохранения и восстановления степных и луговых сообществ в лесостепной зоне?
8. К каким последствиям ведет практика выжигания ветоши на участках луговых степей, а также их распашка на границе полей и лесов?
9. Какое значение для изучения биоразнообразия растительного покрова имеет популяционно-демографический анализ эдификаторных и редких видов?
10. Водяной орех или чилим является краснокнижным видом (Красная книга РСФСР, 1988, Красная книга СССР, 1984.) Предложите способы сохранения вида с позиции популяционной экологии.

11. В табл. 25 приведены данные о возрастной структуре и численности популяций шести совместно произрастающих видов древесных растений. Как можно использовать эту информацию для экологического прогнозирования?
12. Какое влияние оказывает городская среда на популяционные и организменные параметры древесных видов?
13. Преложите проект организации ландшафта по обочине дороги, чтобы он выглядел как «полуестественное» сообщество.
14. Проследите связь между повышением цен на энергоносители и охраной растительных комплексов.
15. На суходольном лугу, расположенном на опушке соснового бора, встречается лапчатка прямостоячая. Можно ли проводить заготовку сырья в этой популяции? Какие природоохранные методики вы будете использовать для решения этой задачи? Какая информация вам необходима?
16. В последние годы борщевик Сосновского, представитель высокотравья в горах Тянь-Шаня, активно распространяется в Европейской части России. С чем это связано? Как остановить экспансию этого вида?
17. Предложите программу исследований и организационных мероприятий для сохранения редких и исчезающих растений Воронежской области.
18. Какие формы относительно устойчивых экосистем можно создавать в условиях города? Существуют ли примеры таких экосистем в черте г. Воронежа?
19. Какие природные комплексы должны входить в региональную экологическую сеть (на примере Воронежской области)?

## ОСНОВНАЯ ЛИТЕРАТУРА

Гиляров А.М. Популяционная экология: Учеб. Пособие / А.М. Гиляров. – М.: Изд-во МГУ, 1990. – 191 с.

Горышина Т.К. Практикум по экологии растений: Учеб. пособие / Т.К. Горышина, И.С. Антонова, Ю.И. Самойлов – СПб: Изд-во 1992. – 142 с.

Динамика ценопопуляций травянистых растений. – М.: Наука, 1985. – 207 с.

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

Работнов Т.А. Фитоценология: Учеб. пособие / Т.А. Работнов. – М.: Изд-во МГУ, 1992. – 349 с.

Серебряков И.Г. Экологическая морфология растений / И.Г. Серебряков. – М.: Изд-во Высш. школа, 1962. – 378 с.

Ценопопуляции растений (основные понятия и структура). – М.: Наука, 1976. – 216 с.

Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии). – М.: Наука, 1988. – 182 с.

Чернова Н.М. Основы общей экологии / Н.М. Чернова. – М.: Изд-во МНЭПУ, 2000. – 48 с.

## ДОПОЛНИТЕЛЬНАЯ ЛИТЕРАТУРА

Бигон М. Экология: особи, популяции и сообщества / М. Бигон, Дж. Харпер, К. Таунсенд – М.: Мир, 1989. Т.1., Т.2. – 667 с., 477 с.

Былова А.М. Онтогенез и возрастные группы василька шероховатого (*Centaurea scabiosa* L.) / А.М. Былова // Вопросы морфогенеза цветковых растений и строения их популяций. – М., 1968. – С. 103-124.

Вайнагий И.В. О методике изучения семенной продуктивности растений / И.В. Вайнагий // Бот. журн. – 1974. – Т. 59, вып. 6. – С. 826-831.

Воробьев Д.П. Типы лесов европейской части СССР / Д.П. Воробьев. – Киев: Наука, 1953. – 450 с.

Воронцова Л.И. Мультивариантность развития особей в течение онтогенеза и ее значение в регуляции численности и состава ценопопуляций растений / Л.И. Воронцова, Л.Б. Заугольнова // Бот. журн. – 1979. – Т. 64, вып. 9. – С. 1296-1311.

Восточно-европейские широколиственные леса. – М.: Наука, 1994. – 364 с.

Голубев В.Н. Эколого-биологические особенности травянистых растений и растительных сообществ в лесостепи / В.Н. Голубев – М.: Наука, 1965. – 287 с.

Грейг-Смит П. Количественная экология растений / П. Грейг-Смит. – М.: Мир, 1967. – 358 с.



Григорьева Н.М. Возрастная и пространственная структура ценопопуляций желтой люцерны (*Medicago falcata* L.): Автореф. дис... канд. биол. наук. / Н.М. Григорьева. – М., 1975. – 24 с.

Жукова Л.А. Большой жизненный цикл луговика извилистого и структура его ценопопуляций / Л.А. Жукова // Бот. журн., 1979. Т. 64, вып. 4. – С. 525-540.

Жукова Л.А. Динамика ценопопуляций луговых растений / Л.А. Жукова // Динамика ценопопуляций травянистых растений: Сб. науч. тр. – Киев, 1987. – С. 9-19.

Жукова Л.А. Поливариантность онтогенеза луговых растений / Л.А. Жукова // Жизненные формы в экологии и систематике растений: Сб. науч. тр. – М., 1986. – С. 104-114.

Завадский К.М. Вид и видообразование / К.М. Завадский. – Л.: Наука, 1968. – 404 с.

Зайцев Г.Н. Оптимум и норма в интродукции растений. / Г.Н. Зайцев. – М.: Высшая школа, 1968. 404 с.

Заугольнова Л.Б. Типы возрастных спектров нормальных ценопопуляций / Л.Б. Заугольнова // Ценопопуляции растений: Сб. науч. тр. – М., 1976. – С. 81-91.

Заугольнова Л.Б. Возрастная структура ценопопуляций многолетних растений и ее динамика / Л.Б. Заугольнова, О.В. Смирнова // Журн. общ. Биологии. – 1978. – Т. 39, вып. 6. – С. 849-858.

Заугольнова Л.Б. Мониторинг фитоценопопуляций / Л.Б. Заугольнова, О.В. Смирнова, А.С. Комаров, Л.Г. Ханина // Успехи совр. биол. – 1993. – Т. 113, вып. 4. – С. 410-414.

Заугольнова Л.Б. Структура популяций семенных растений и проблемы их мониторинга: Автореф. дисс... д-ра бил. наук. / Л.Б. Заугольнова. – СПб., 1994. – 72 с.

Злобин Ю.А. О неравноценности особей в ценопопуляциях растений // Ю.А. Злобин // Бот. журн. - 1980. – Т. 65, вып. 3. – С. 311-322.

Злобин Ю.А. Теория и практика оценки виталитетного состава ценопопуляций растений / Ю.А. Злобин // Бот. журн. – 1989. – Т. 74, вып. 6. – С. 769-780.

Корчагин А.А. Внутривидовой состав растительных сообществ и методы его изучения // А.А. Корчагин // Полевая геоботаника. – Л., 1964. – Т. 3. – С. 39-131.

Левина Р.Е. Репродуктивная биология семенных растений: Обзор проблемы / Р.Е. Левина. – М.: Наука, 1983. – 96 с.

Лопырев М.И. Эколого-ландшафтное земледелие (земледелие будущего): Научно-практическое пособие / М.И. Лопырев. – Воронеж: Изд-во ВГУ, 1997. – 42 с.

Лопырев М.И. Проектирование и внедрение эколого-ландшафтных систем земледелия в сельскохозяйственных предприятиях Воронежской области: Методическое руководство / М.И. Лопырев. – Воронеж: Изд-во ВГУ, 1999. – 186 с.

Любарский Е.Л. Развитие популяционных исследований на кафедре ботаники Казанского университета / Е.Л. Любарский // Структура и организация популяций: Сб. науч. тр. – Казань. – 1985. – С. 4-16.

Мельникова М.Ф. Становление анатомо-морфологической структуры лютика ползучего в прегенеративный период / М.Ф. Мельникова, А.А. Донская, Л.А. Блок, Л.И. Сальникова // Онтогенез травянистых поликарпических растений: Сб. науч. тр. – 1977. – С. 41-52.

Миркин Б.М. О типах эколого-ценотических стратегий у растений / Б.М. Миркин // Журн. общ. биологии. – 1983. – Т. 44, вып. 5. – С. 603-611.

Миркин Б.М. Словарь понятий и терминов современной фитоценологии / Б.М. Миркин, Г.С. Розенберг, Л.Г. Наумова. – М.: Наука, 1989. – 223 с.

Миркин Б.М. Фитоценология: Принципы и методы / Б.М. Миркин, Г.С. Розенберг. – М.: Наука, 1978. – 211 с.

Оценка биоразнообразия лесного покрова в заповедниках Европейской России. – М.: Научный мир, 2000. – 196 с.

Работнов Т.А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах / Т. А. Работнов // Тр. БИН АН СССР. Сер. 3, Геоботаника. – 1950. – Вып. 6. – С. 7-204.

Работнов Т.А. Некоторые вопросы изучения ценотических популяций / Т.А. Работнов // Бюл. МОИП. Отд. биол. – 1969. – Т. 74, вып. 1. – С. 141-149.

Работнов Т.А. Изучение ценотических популяций в целях выяснения стратегии жизни видов растений / Т.А. Работнов // Бюл. МОИП. Отд. биол. – 1975. – Т. 80, вып.2. – С. 5-17.

Работнов Т.А. Некоторые вопросы изучения автотрофных растений как компонентов наземных биогеоценозов / Т.А. Работнов // Бюл. МОИП. Отд. биол. – 1980. – Т. 85, вып. 3. – С. 64-80.

Раменский Л.Г. Введение в комплексное почвенно-геоботаническое исследование земель / Л.Г. Раменский. – М.: Изд-во Сельхозгиз, 1938. – 619 с.

Раменский Л.Г. Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову / Л.Г. Раменский, И.А. Цаценкин, О.Н. Чижиков, Н.А. Антипин. - М.: Изд-во Сельхозгиз,, 1956. – 472 с.

Самойлов Ю.И. Некоторые результаты сравнения экологических шкал Раменского, Элленберга, Хундта и Клаппа / Ю.И. Самойлов // Бот. журн. – 1973. – Т. 58, вып. 5. – С. 646-655.

Серебрякова Т.И. Морфология побегов и эволюция жизненных форм злаков / Т.И. Серебрякова. – М.: Наука, 1971. – 359 с.

Синская Е.Н. Учение о виде и таксонах / Е.Н. Синская. – Л.: Изд-во ВАСХНИЛ, 1961. – 46 с.

Снаговская М.С. Возрастные состояния желтой люцерны М.С. Снаговская // Учен. зап. МГПИ им. В.И.Ленина, 1965, вып. 212. - С. 46-57.

Скользнев Н.Я. Биоэкологические особенности ковылей севера Среднерусской лесостепи: Автореф. дисс... канд. биол. наук / Н.Я. Скользнев. – Воронеж, 2001. – 22 с.

Скользнева Л.Н. Структура и динамика ценопопуляций *Potentilla pimpinelloides* L. в Среднерусской лесостепи: Автореф. дисс... канд. биол. наук / Л.Н. Скользнева. – Воронеж, 1995. – 24 с.

Смирнова О.В. Особенности вегетативного размножения травянистых растений дубрав в связи с вопросами самоподдержания популяций / О.В. Смирнова // Возрастной состав популяций цветковых растений в связи с их онтогенезом. – М., 1974. – С. 168-195.

Смирнова О.В. Структура травяного покрова широколиственных лесов / О.В. Смирнова. – М.: Наука, 1987. – 205 с.

Смирнова О.В. О сходстве жизненных циклов и возрастного состава популяций некоторых длиннокорневищных растений дубрав / О.В. Смирнова, Н.А. Торопова // Возрастной состав популяций цветковых растений в связи с их онтогенезом. – М., 1974. – С. 56-69.

Смирнова О.В. Поведение видов и структура синузии эфемероидов лесов «липового острова» / О.В. Смирнова, В.Н. Тимченко, В.А. Черемушкина // Бюл. МОИП. Отд. биол. – 1985. – Т. 90, вып.2. – С. 103-112.

Смирнова О.В. Структура травяного покрова широколиственных лесов. / О.В. Смирнова. - М.: Наука, 1987. – 205 с.

Сукачев В.Н. Растительные сообщества (введение в фитоценологию). / В.Н. Сукачев. – Л.-М.: Наука, 1928. – 232 с.

Сукачев В.П. О влиянии интенсивности борьбы за существование между растениями на их развитие / В.П. Сукачев // Докл. АН СССР. – 1941. – Т. 30, вып. 8. – С. 752-755.

Тимофеев-Ресовский Н.В. Очерк учения о популяциях / Н.В. Тимофеев-Ресовский, А.В. Яблоков, Н.В. Глотов. – М.: Наука, 1973. – 277 с.

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

Уранов А.А. Фитогенное поле / А.А. Уранова // Проблемы современной ботаники. – М.-Л.: Наука, 1965. – Т. 2. – С. 251-254.

Уранов А.А. Классификация и основные черты развития популяций многолетних растений / А.А. Уранов, О.В. Смирнова // Бюлл. МОИП. Отд. биол. – 1969. – Т. 74, вып. 2. – С. 119-134.

Ходачек Е.А. Семенная продуктивность и урожай семян растений в тундрах западного Таймыра / Е.А. Ходачек // Бот. журн. – 1970, вып. 7. – С. 995-1010.

Цыганов Д.Н. Фитоиндикация экологических режимов в подзоне хвойно-широколиственных лесов / Д.Н. Цыганов. – М.: Наука, 1983. – 198 с.

Чистякова А.А. Большой жизненный цикл *Tilia cordata* Mill. / А.А. Чистякова // Бюл. МОИП. Отд. биол. - 1979. – Т. 84, вып. 1. – С. 85-98.

Чистякова А.А. Жизненные формы деревьев. / А.А. Чистякова, Л.Б. Заугольнова, И.В. Полтинкина, И.С. Кутьина, Н.Н. Лещанский. – М.: Изд-во МГПИ, 1989. – 102 с.

Яблоков А.В. Популяционная биология. М., 1987. 303 с.

Таблица 1

Классификация жизненных форм растений для целей популяционно-го мониторинга.

Эколого-морфологическая классификация растений	Типы био-морф*			Примеры
	I	II	III	
<b>ДЕРЕВЬЯ</b>				
Одноствольные:				
Стержнекорневые	+			Дуб черешчатый Липа сердцелистная
Кистекоорневые	+			Береза повислая
Немногоствольные:				
Партикулирующие корневищные		+		Клен татарский Клен остролистный
Партикулирующие кистекоорневые		+		Клен равнинный
Непартикулирующие		+		Береза пушистая
Кустовидные («торчки»):				
Непартикулирующие	+			Дуб черешчатый
Партикулирующие корневищные		+	+	Липа сердцелистная
Партикулирующие корнеотпрысковые			+	Вяз гладкий
<b>КУСТАРНИКИ</b>				
Корнеотпрысковые			+	Тёрн обыкновенный Малина обыкновенная
Корневищные		+	+	Лещина обыкновенная Шиповники
<b>КУСТАРНИЧКИ</b>				
Непартикулирующие стержнекоорневые	+			Тимьян ползучий
Партикулирующие наземноползучие			+	Клюква болотная
Партикулирующие длиннокорневищные			+	Черника
Партикулирующие короткокорневищные		+		Подбел многолистный
Партикулирующие стелющиеся		+		Вереск обыкновенный
<b>ПОЛУКУСТАРНИКИ</b>				
Партикулирующие длиннокорневищные			+	Полынь горькая
<b>ПОЛУКУСТАРНИЧКИ</b>				
Стелющиеся			+	Костяника
Каудексовые стержнекоорневые	+			Полынь равнинная
Корневищные			+	Полынь австрийская

\* - (I – моноцентрическая, II – неявнополицентрическая, III – полицентрическая)

Эколого-морфологическая классификация растений	Типы био-морф*			Примеры
	I	II	III	
			+	Полынь шелковистая Солнцецвет монетолистный
<b>ТРАВЫ</b>				
<b>Монокарпики</b>				
Однолетние стержнекорневые	+			Крупка весенняя Желтушник левкойный Мелколепестник канадский Проломник северный Чертополох курчавый Щебрушка полевая
Малолетние стержнекорневые	+			Горлюха ястребинковая Козлобородник восточный Клевер луговой Коровяк метельчатый Мелколепестник острый Ослинник двулетний Пулавка красильная Тмин обыкновенный Чернокорень лекарственный Цмин песчаный
Многолетние стержнекорневые	+			Борщевик сибирский Горлюха ястребинковая Пулавка красильная
<b>Поликарпики</b>				
Стержнекорневые непартикулирующие	+			Бедренец камнеломка Василёк русский Жабрица порезниковая Качим метельчатый Лядвинец рогатый Молочай прутьевидный Подорожник средний Синеголовник обыкновенный Цикорий обыкновенный Одуванчик лекарственный Щавель курчавый Щавель пирамидальный
Стержнекорневые партикулирующие	+			Василек шероховатый
Кистекарневые непартикулирующие	+			Валериана лекарственная Ломонос цельнолистный Подорожник большой Синюха голубая

Эколого-морфологическая классификация растений	Типы био-морф*			Примеры
	I	II	III	
Кистекорневые партикулирующие		+		Лютик едкий Солонечник узколистый
Короткокорневищно-стержнекорневые		+		Василёк сумской
		+		Шлемник приземистый
		+		Лапчатка бедренцеволистная
	+			Нонея тёмно-бурая
Короткокорневищные		+		Девясил британский
		+		Зубянка пятилистная
		+		Репешок обыкновенный
		+		Кровохлёбка лекарственная
		+		Лапчатка прямостоящая
		+		Лапчатка серебристая
		+		Лютик многоцветковый
		+		Медуница неясная
		+		Подорожник ланцетолистный
		+		Копытень европейский
		+		Купена многоцветковая
		+		Касатик безлистный
		+		Ветреница лютичная
		+		Ветреница дубравная
		+		Фиалка каменистая
		+		Фиалка опушённая
Клубнекорневищные		+		Таволга шестилепестная
Дерновинные	+			Лисохвост коленчатый
	+			Щучка дернистая
	+			Ежа сборная
	+			Ковыли
	+			Типчак
Наземноползучие			+	Вербейник монетчатый
			+	Будра плющевидная
Длиннокорневищные			+	Вьюнок полевой
			+	Колокольчик рапунцеливидный
			+	Ландыш майский
			+	Люцерна серповидная
			+	Майник двулистный
			+	Пижма обыкновенная
			+	Подмаренник настоящий
			+	Подмаренник мягкий
			+	Пырей ползучий
			+	Мятлик луговой
			+	Мать-и-мачеха обыкновенная

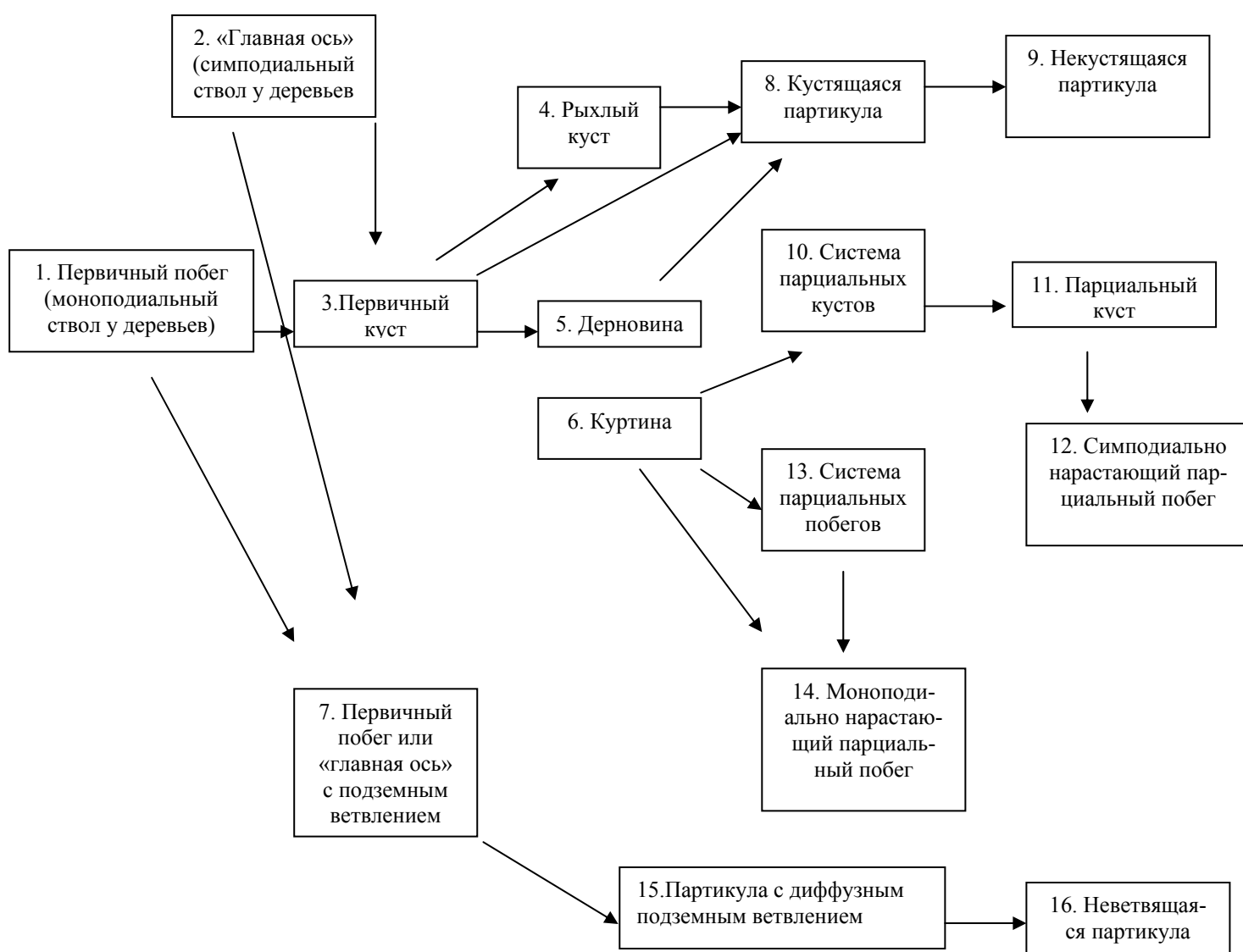
Эколого-морфологическая классификация растений	Типы био- морф*			Примеры
	I	II	III	
Столоннообразующие			+	Лютик ползучий + Молодило русское + Кошачья лапка двудомная + Лерхенфельдия извилистая + Земляника лесная + Лапчатка гусиная
Луковичные		+	+	Гиацинтик беловатый Рябчик русский + Лилия кудреватая + Пролеска сибирская + Лук медвежий (черемша) + Гусиный лук жёлтый
Клубневые	+			Чистяк весенний + Хохлатка промежуточная
Корнеотпрысковые			+	Щавель малый + Осот полевой
Подземно-столоно-клубнеобразующие			+	Седмичник европейский



## Краткие характеристики фаз морфогенеза

Этапы морфогенеза	
1. Этап развития особи семенного происхождения от образования проростка до начала вегетативного размножения (клонообразования)	2. Этап развития серии особей последовательно возникающих поколений в клоне от начала вегетативного размножения до гибели всего вегетативного потомства

## Фазы морфогенеза



1- Побег, развивающийся из зародышевой почки, имеющий первичную корневую систему; 2 - симподиально нарастающая серия побегов (с единственно функционирующей точкой роста у трав) и первичной корневой системой, начальным элементом этой серии является первичный побег; 3- образование, возникшее в результате одно-двух кратного экстра- или интравагинального ветвления первичного побега в его базальной части, и имеющее первичную или смешанную (первичную или придаточную) корневую систему; 4- образование, возникшее в результате многократного (более 3-го порядка) экстравагинального ветвления первичного побега в его базальной части и имеющую смешанную или только придаточную корневую систему; 5 – то же, что в п. 4, но ветвление – интравагинальное; 6 – образование, состоящее из первичного куста (или первичного побега) и парциальных кустов (или парциальных побегов), развившихся из терминальных почек специализированных побегов разрастания и связанных этими побегами друг с другом и с первичным кустом (или первичным побегом); корневая система – смешанная; 7 – образование, возникшее в результате полегания и укоренения по всей длине первичного побега (или «главной оси»), сопровождающееся многократным экстравагинальным диффузным ветвлением; 8 – образование, которое возникло в результате разделения (вегетативного размножения) рыхлого куста (или дерновины) и представляет собой обособленную группу (пучок) продолжающихся куститься побегов; корневая система – придаточная; 9 – то же, что в п. 8, но потерявшее способность к кущению; 10 – образование, которое возникло в результате разделения куртины (вегетативного размножения) и состоит только из парциальных кустов, соединенных побегами разрастания; корневая система – придаточная; 11 – образование, возникшее вследствие разрушения коммуникаций (побегов разрастания) в системе парциальных кустов или у куртины или обособления отдельных кустов, корневая система – придаточная; 12 – образование, возникшее вследствие потери парциальным кустом способности к кущению и представляющее собой симподиально нарастающую серию побегов с единственно функционирующей точкой роста; корневая система – придаточная; 13 – образование, которое возникло в результате деления куртины и состоит только из парциальных побегов, соединенных побегами разрастания, кущения нет, корневая система – придаточная; 14 – образование, возникшее вследствие разрушения коммуникаций (побегов разрастания) в системе парциальных побегов или в куртине, кущения нет, корневая система – придаточная; 15 – образование, возникшее в результате обособления группы побегов от первичного побега или «главной оси» с подземным ветвлением; 16 – образование, возникшее из предыдущего (15) путем обособления одного укоренившегося побега, корневая система – придаточная;

**СОДЕРЖАНИЕ**

ВВЕДЕНИЕ.....	3
ГЛАВА I. Популяция: понятие, свойства, основные характеристики.....	4
ГЛАВА II. Система популяционных единиц.....	6
ГЛАВА II. Онтогенез.....	8
ГЛАВА IV. Классификация жизненных форм растений.....	13
ГЛАВА V. Особенности онтоморфогенеза у растений разных жизненных форм.....	21
ГЛАВА VI. Поливариантность развития.....	28
ГЛАВА VII. Самоподдержание популяций растений .....	33
ГЛАВА VIII. Демографическая структура популяций .....	38
ГЛАВА IX. Дифференциация ценопопуляций по размеру элементов.....	44
ГЛАВА X. Пространственная структура ценопопуляций .....	49
ГЛАВА XI. Функциональная структура популяций .....	54
ГЛАВА XII. Оценка состояния ценопопуляций .....	57
ГЛАВА XIII. Типы экологических стратегий.....	61
ГЛАВА XIV. Динамика популяций.....	64
ГЛАВА XV. Влияние экологических факторов на популяции растений.....	68
ГЛАВА XVI. Развитие сообществ.....	73
ГЛАВА XVII. Экологические задачи и проекты .....	76
ЛИТЕРАТУРА.....	80
ПРИЛОЖЕНИЯ.....	84
СОДЕРЖАНИЕ.....	91