

ФЕДЕРАЛЬНОЕ АГЕНТСТВО НАУЧНЫХ ОРГАНИЗАЦИЙ  
ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ БЮДЖЕТНОЕ УЧРЕЖДЕНИЕ НАУКИ  
БОТАНИЧЕСКИЙ САД-ИНСТИТУТ  
УФИМСКОГО НАУЧНОГО ЦЕНТРА РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК

Реферативная работа  
по дисциплине «Популяционная биология растений»  
на тему:  
**«Интегральные методы изучения ценопопуляций.  
Методы оценки возрастных спектров»**

Выполнила: аспирантка 2 курса

очного обучения Баймурзиной З.М.

4(хорошо)  
ООЧУ

Проверил: к.б.н., с.н.с. лаборатории  
дикорастущей флоры и интродукции  
травянистых растений Жигунов О.Ю.

## **Содержание**

Введение .....	3
1. Методы изучения ценопопуляций растений .....	4
1.2. Выбор счетной единицы .....	9
1.3. Количественные признаки особей .....	10
1.4. Критерии выделения возрастных состояний особей .....	11
1.5. Возрастной состав ценопопуляции .....	16
1.6. Оценка жизненности особей. Виталитетная структура .....	18
1.7. Пространственная структура ценопопуляции .....	20
Заключение .....	21
Литература .....	22

## **Введение**

Любой вид растений в природе обычно представлен не одним единственным растением, а большим числом особей, которые отличаются друг от друга по ряду показателей и составляют популяции.

Основные показатели структуры популяций – численность, распределение организмов в пространстве и соотношение разнокачественных особей.

Рождаемость и смертность, динамика численности напрямую связаны с возрастной структурой популяции. Популяция состоит из разных по возрасту и полу особей.

Возрастная структура популяции – соотношение в популяции особей разных возрастных групп. Календарный возраст – абсолютный возраст, время от момента рождения. Биологический возраст – постадийный возраст, определяющий роль организма в популяционных процессах.

Возрастная структура ценопопуляции во многом определяется биологическими особенностями вида: периодичностью плодоношения, числом продуцируемых семян и вегетативных засевов, способностью вегетативных засевов к омоложению, скоростью перехода особей из одного возрастного состояния в другое, способностью образовывать клони и др. Проявление всех этих биологических особенностей, в свою очередь, зависит от условий внешней среды. Меняется и ход онтогенеза, который может протекать у одного вида во многих вариантах.

## **1. Методы изучения ценопопуляций растений**

В последние годы при проведении экологического мониторинга стали широко использовать популяционный подход, который заключается в изучении ценопопуляций отдельных видов растений, слагающих растительное сообщество. Ценопопуляционный анализ позволяет наиболее полно выявить специфичность реагирования растений на различные экологические факторы как на уровне отдельных особей, так и на уровне популяций.

Термин «ценопопуляция» предложен В. В. Петровским в 1961 г. и используется в тех случаях, когда изучают конкретную совокупность организмов в ценозе, их структуру и общие закономерности.

Ценопопуляция, или локальная (фитоценотическая) популяция – это совокупность особей одного вида в составе (в границах) одного растительного сообщества (фитоценоза) [16]. Иногда к этому добавляют указание на разнородность возрастного и жизненного состояния особей этой совокупности. Ю. А. Злобин определяет ценопопуляцию как закономерно повторяющуюся, занимающую определенную территорию совокупность особей одного вида, которая находится в пределах того или иного синтаксона, формируется под воздействием однородных фитоценотических условий и одинаково на них реагирует [8].

Специфика популяций растений заключается в том, что они состоят из прикреплённых форм. Это обуславливает относительно чёткое пространственное разграничение элементов популяций, которые легко обнаруживаются, но, возникают затруднения в выделении внутрипопуляционных единиц. В разных научных школах за структурные единицы ценопопуляции могут приниматься партикулы (отдельные особи семенного или вегетативного происхождения), а также клоны (совокупность особей вегетативного происхождения) и даже часть особи (фитомер, побег, лист, парциальный куст). Для выяснения биологических особенностей видов

растений используется детальный анализ популяций: пространственная, онтогенетическая, возрастная структуры, эффективность семенного воспроизведения и т.д. [4, 5, 9, 12, 14, 20, 23, 24]

Ценопопуляционные исследования вносят вклад в теоретическую и практическую экологию, ботанику, демэкологию и физиологию растений. Являются биологической основой для разработки способов рационального использования естественных растительных ресурсов и их охраны, выявления возможностей восстановления растительного покрова на нарушенных землях, изучения возможностей интродукции видов, определения адаптационных характеристик редких растений к факторам среды в природных условиях и при их интродукции, определения диагностических признаков дикорастущих видов на начальных этапах онтогенеза для упрощенного их определения при проведении флористических и фитоценологических исследований и т.д.

Одним из ключевых моментов, направленных на решение этих задач современной экологии, является оценка стратегии выживания растений. Наиболее распространенной и адекватной можно назвать систему Раменского-Грайма, эффективно используемую при определении стратегий фитоценопопуляций. В настоящее время оценивается потенциальная экологическая валентность вида [7] – это своеобразная экспертная интегральная оценка конкретных видов (популяций) к комплексному воздействию экологических факторов, определяющих специфику экотопа, и биотических факторов, создающих при воздействии на экотоп своеобразный биотоп [3]. В основном для определения экологической валентности видов используются шкалы Н.Д. Цыганова.

Основателями популяционной биологии растений справедливо считают отечественных ученых Т.А. Работнова (1904-2000) и А.А. Уранова (1901-1974). Тихон Александрович Работнов (1904-2000) – выдающийся исследователь в области экологии растений, фитоценологии и луговедения XX века. Первые ценопопуляционные исследования были предприняты им в

середине 40-х годов [13, 15]. Заслуги и неоспоримый приоритет ученого в данном направлении биологических исследований признаны не только в России, но и за рубежом. В 1968 году он возглавил кафедру геоботаники МГУ. Ему принадлежит разработка концепции периодизации онтогенеза многолетних растений, основанная на дискретном описании отдельных стадий жизненного цикла. Им были выявлены существующие различия между календарным и онтогенетическим возрастом растений и предложен подход к определению трех основных типов популяций растений по данным анализа их онтогенетического спектра (инвазионные, нормальные и регressive). Т.А. Работновым была установлена асинхронность прохождения особями фаз онтогенеза и детально изучены особенности латентного состояния жизненного цикла, в том числе банка семян в почвах фитоценозов различных зон. Большой вклад он внес в познание аутэкологии луговых растений, исследовал основные характеристики воздействия на растения абиотических факторов. Без сомнения, необходимо отметить значительный вклад этого выдающегося российского ученого в геоботанику, о чем подробно рассказано в основных современных учебниках и монографиях по фитоценологии.

Алексей Александрович Уранов (1901-1974) разрабатывал вопросы ботаники, фитоценологии, экологии растений. Он много лет заведовал кафедрой ботаники Московского государственного педагогического университета (в те годы – института). Под его влиянием популяционно-онтогенетическое направление начало развиваться в различных регионах. Его работы [19, 20, 21, 22] служат отправной точкой для исследований в этой области. Он дополнил и детализировал периодизацию онтогенетических состояний растений, подробно разрабатывал вопрос жизненности особей в ценопопуляциях и теорию сопряженности ценопопуляций в фитоценозах, концепцию фитогенного поля и волнового развития ценопопуляций. Как научный сотрудник НИИ Ботаники МГУ он посетил с экспедициями многие

регионы нашей страны, в том числе проводил исследования на территории Жигулевского государственного заповедника [11].

А.А Урановым активно развивалась теория о фитогенном поле. Это понятие подразумевает под собой некоторое пространство, в пределах которого среда приобретает новые свойства, определяемые присутствием в ней данной особи. В реальном фитоценозе фитогенные поля близко расположенных особей одного или разных видов зачастую перекрываются и некоторым образом воздействуют друг на друга.

Под влиянием его работ новое направление успешно развивается не только в нашей стране. Из зарубежных исследователей следует назвать англо-японскую школу, основу которой заложил Д. Харпер. Большое внимание иностранными учеными уделялось изучению межвидовой и внутривидовой (внутрипопуляционной) конкуренции растений, которая была названа интерференцией [26].

Российские ученики и последователи Т.А. Работнова и А.А. Уранова проводят исследования, посвященные изучению индивидуального развития видов и онтогенетической структуры их ценопопуляций. Основными центрами современного популяционно-онтогенетического направления являются МГПУ (доктор биологических наук, профессор Нина Ивановна Шорина и доктор биологических наук, профессор Людмила Борисовна Заугольнова) и Марийский государственный университет (г. Йошкар-Ола, руководитель – доктор биологических наук, профессор Людмила Алексеевна Жукова).

Несколько отличается от них Казанское направление (Казанский государственный университет, кафедра ботаники, руководитель – доктор биологических наук, профессор Евгений Леонидович Любарский), где основное внимание уделяется изучению функциональных особенностей и состава популяций. Объектами исследований ученых казанской школы служат вегетативно-подвижные растения. Последние обладают хорошо выраженной способностью к вегетативному возобновлению и размножению,

способностью «перемещаться» в пространстве на территории с более благоприятными экологическими условиями, способностью осваивать новые площади с помощью более жизнеспособных заселков (по сравнению с семенами), повышенной пластичностью. Для ценотических популяций вегетативно подвижных растений характерны специфические возрастные и онтогенетические спектры, повышенный морфологический полиморфизм особей, оптимальные размещение и состав.

Анализируя наиболее существенную проблематику популяционно онтогенетических исследований, можно выделить главные направления:

- 1) изучение онтогенеза ещё не исследованных видов: из сосудистых растений России к настоящему времени описано немногим более 1000 видов или 0,4% флоры; единичны случаи описания онтогенеза водорослей, лишайников и мохообразных;
- 2) детальное изучение жизненных форм растений, биоморфного состава видов, комплексов и систем побегов корней, включая поливариантность развития особей (популяционная морфология растений);
- 3) исследование структуры и динамики популяций;
- 4) изучение физиологической и биохимической поливариантности особей видов на разных этапах онтогенеза;
- 5) использование популяционных методов в фитоценологии и биогеоценологии;
- 6) развитие биоиндикационной популяционной биологии;
- 7) популяционное моделирование;
- 8) исследование жизненных стратегий видов и конкуренции растений;
- 9) выявление закономерностей репродуктивной активности особей в популяциях.

## **1.2. Выбор счетной единицы.**

Изучение ценопопуляции растений требует анализа образующих их особей, и для растений ряда биоморф очень важен вопрос выбора счетной единицы. Этот вопрос относительно легко решается, если особи растений генеративного происхождения, т. е. формируются из семян, и четко отграничены друг от друга. У растений, возникающих в процессе вегетативного размножения, за особь принимается система парциальных кустов, связанных между собой подземными органами. В таких случаях за счетную единицу принимают отдельный парциальный куст [9, 18]. Существует немалое число видов, у которых первичная особь со временем распадается на вторичные особи. Учет численности этих видов проводят двумя способами:

- 1) учитывают только первичные особи,
- 2) считают каждую особь, в том числе вторичную.

### **1.3. Количественные признаки особей.**

Любая особь растений характеризуется определенным набором качественных и количественных признаков, которые выступают в качестве параметров ее морфологического статуса. Количественные признаки используют при исследовании онтогенетических адаптаций, при оценке жизненного состояния и построении виталитетных спектров.

Количественные признаки, называемые морфометрическими параметрами (показателями), разделяются на 2 группы: статические и динамические (табл. 1). Первые характеризуют особи растений в определенный момент времени, тогда как вторые оценивают темпы роста и формирования особей и их отдельных частей за определенный промежуток времени. Статические показатели несут информацию о состоянии растений в данный момент времени, они характеризуют прошлые уровни активности растений, а следовательно, и условия их существования. Ценность динамических показателей состоит в том, что они в большей степени, чем статические параметры, отражают жизненность растений.

Таблица 1

Некоторые наиболее распространенные морфометрические параметры  
особей

Статические параметры	Условные обозначения	Динамические параметры	Условные обозначения
Общая фитомасса растения	W	Абсолютная скорость роста	AGR
Фитомасса листьев, репродуктивных органов, корней, стеблей и т. д.	WL (WG, WRd, Ws)	Абсолютная скорость формирования поверхности листьев	AGRA
Фитомасса отдельного листа (плода, семени)	WL (WFr, WSm)	Относительная скорость роста	RGR
Площадь листьев (одного листа)	A(aL)	Относительная скорость формирования поверхности листа	RGRA
Число листьев (цветков, плодов, соцветий, боковых ветвей)	N(NFl, NFr, NIB)	Продолжительность формирования листьев	LAD
Высота растения	h	Продолжительность существования фитомассы	BMD
Диаметр стебля	d	—	—

#### **1.4. Критерии выделения возрастных состояний особей.**

Особи в ценопопуляциях подразделяются на генеты и раметы.

*Генет* (от греч. *genesis* – происхождение) – особь семенного происхождения. *Рамет* (от англ. *ramet*, от лат. *ramus* – ветвь, ответвление) – особь вегетативного происхождения или ее часть. Рамет представляет собой окорененную, физиологически (полностью или частично) самостоятельную часть генета. У особей некоторых жизненных форм рамет соответствует парциальному кусту или окорененному побегу [17].

При широкой распространенности вегетативного размножения именно раметы у многих видов растений являются счетными единицами при исследовании ценопопуляций.

Трудами Т. А. Работнова и его последователей обоснован и развит новый подход к возрастной дифференциации особей, основанный на изучении индивидуального развития организма от рождения до смерти или его онтогенеза. Онтогенетические или возрастные изменения включают все аспекты развития организмов:

- 1) энергетические или обменные процессы,
- 2) гистогенез и органогенез,
- 3) разрастание и отмирание,
- 4) старение и омоложение,
- 5) воспроизведение и размножение.

Т. А. Работновым были выявлены различия между календарным и онтогенетическим возрастом растений. Каждая особь в определенный момент своего существования может быть охарактеризована двояко: 1) календарным возрастом, представляющим отрезок времени с момента возникновения особи до момента исследования; 2) биологическим возрастом или возрастным состоянием. Последнее всегда связано с календарным возрастом, поскольку последовательность онтогенетических процессов протекает во времени. В популяциях границы календарного возраста двух последовательных возрастных состояний обычно перекрываются, т. е.

возможно существование особей разного возраста и одинакового возрастного состояния и, наоборот, разного возрастного состояния и одинакового календарного возраста.

В каждый момент времени любой организм характеризуется специфическим набором морфологических, анатомических, физиологических и других признаков, совокупность которых определяет его возрастное состояние. Процесс индивидуального развития осуществляется непрерывно, однако, используя ряд индикаторных признаков, его можно разделить на довольно крупные периоды, которые, в свою очередь, подразделяются на возрастные этапы. Каждый этап представляет собой конкретное возрастное состояние. Последнее оценивает биологический возраст растения, т. е. степень его индивидуального развития.

Для популяционных исследований определение возрастного состояния имеет несравненно большее значение, чем определение календарного возраста. Это обусловлено следующими обстоятельствами:

1) разные особи одного и того же вида достигают определенного возрастного состояния в разные календарные сроки, но, поскольку они находятся на одном и том же этапе индивидуального развития, роль их в популяции и ценозе одинакова;

2) особи растений разных видов и разных жизненных форм проходят одни и те же возрастные состояния в течение разного времени, поэтому сравнительная оценка их роли в сообществе может быть проведена только на основе определения биологического возраста [25]. Кроме того, определение абсолютного возраста у большинства растений практически невозможно из-за постоянного обновления многолетних частей, а классификация их по возрастным состояниям вполне реальна.

Особи растений, находящиеся в одном абсолютном возрасте или в одном возрастном состоянии, составляют возрастную группу. Соотношение возрастных состояний особей, свойственное конкретной ценопопуляции, называют ее возрастным спектром или спектром возрастных состояний.

Возрастной спектр может быть выражен в абсолютных числах или в процентах от общего числа особей. Спектр может быть представлен в виде таблицы, гистограммы или графика [25].

При наличии информации о точном календарном возрасте особей (например, в агрофитоценозах) говорят о возрастном составе ценопопуляции.

Биологическая оценка каждого из возрастных состояний имеет высокую информативную ценность. Критерии выделения возрастных состояний носят преимущественно качественный характер.

В ценопопуляционных исследованиях выделение возрастных групп особей обычно производится в соответствии с классификацией возрастных состояний, предложенной Т. А. Работновым, с некоторыми дополнениями и изменениями внесенными А. А. Урановым и его учениками:

I. Эмбриональный период онтогенеза (период первичного покоя)

а) Собственно эмбриональный (пренатальный) – формирующееся семя и зародыш, находятся на материнском растении.

б) Латентный (se) – сформировавшиеся и отделившиеся семена или нераскрывающиеся односемянные плоды. Покоящиеся семена. Ценопопуляция представлена банком семян, находящемся в почве.

II. Прегенеративный (виргинильный) период онтогенеза

*Молодые растения.* Прегенеративный (виргинильный) период онтогенеза – период от прорастания семян до начала генеративного размножения особи. В пределах виргинильного периода выделяются растения следующих возрастных состояний:

Проросток ( $pl_1$ ) характеризуется смешанным питанием за счет питательных веществ семени и собственной ассимиляции, а также наличием структур семени (семядолей, первичного корня);

Всход ( $pl_2$ ) – наличие морфологической связи с семенем, наличие зародышевых структур, смешанное питание за счет веществ семени, наличие семядолей;

Ювенильное возрастное состояние (j) – несформированные признаки взрослых особей, имеются листья иной формы и расположения, чем у взрослых растений, иной тип нарастания и ветвления побегов, потеря связи с семенем, отсутствие семядолей;

Имматурное возрастное состояние (прематурное) (im) – характеризуется развитием листьев и корневой системы переходного типа; у растений появляются некоторые взрослые черты в структуре побегов, но, в то же время, еще сохраняются отдельные элементы первичного побега;

Виргинильное возрастное состояние (v) – растения, у которых появляются основные черты типичного взрослого растения (характерные листья, побеги и корни), но генеративные органы еще отсутствуют. Могут быть подразделены на две группы: молодое вегетативное (vm) и взрослое вегетативное (vv).

### Ш. Генеративный период онтогенеза

*Взрослые растения.* Скрыто генеративное возрастное состояние.

Генеративный период ( $g_0$ ) – растение размножается семенами. В его пределах выделяются растения следующих возрастных состояний:

Раннее, молодое генеративное возрастное состояние ( $g_1$ ) – характеризуются появлением генеративных органов; процессы новообразования у таких растений преобладают над отмиранием, у них также окончательно формируются взрослые структуры;

Зрелое, средневозрастное генеративное возрастное состояние ( $g_2$ ) – процессы новообразования и отмирания уравновешенные, у них наблюдается максимальный прирост биомассы и семенной продуктивности;

Позднее, старое генеративное возрастное состояние ( $g_3$ ) – преобладают процессы отмирания над процессами новообразования, у подобных растений резко снижаются генеративные функции, а также происходит ослабление процессов корне- и побегообразования.

### IV. Постгенеративный (старческий, сенильный) период онтогенеза

*Старырре растения.* Сенильный (старческий) – период, когда растение уже не способно к семенному размножению и обречено на отмирание. Растения, находящиеся в сенильном периоде, разделяются на:

Субсенильное возрастное состояние, старое вегетативное (ss) – растения не плодоносят, процессы отмирания преобладают над новообразованием, упрощается жизненная форма, зачастую характерно вторичное появление листьев переходного (имматурного) типа;

Сенильное возрастное состояние (s) характеризуется накоплением отмерших частей растений, полным отсутствием почек возобновления и других новообразований;

Отмирающее возрастное состояние (sc) – растения, имеют немного живых корней и подземных побегов, иногда сохраняют спящие почки, но не имеют живых надземных побегов.

Отнесение растений к тому или иному возрастному состоянию производится на основании комплекса качественных признаков. Наиболее существенными из них являются:

- 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 сформированности у особи основных признаков биоморф.

## **1.5. Возрастной состав ценопопуляции.**

По соотношению групп особей различного онтогенетического состояния можно говорить об *онтогенетическом составе*, или *возрастном спектре*, ценопопуляций. Спектр может быть выражен в абсолютных числах или процентах от общего числа особей и представлен в виде таблицы, гистограммы или графика.

При этом Т. А. Работнов выделяет три основных типа ценопопуляций которые характеризуют позицию и жизненность вида в среде исследуемого фитоценоза [15].

*Инвазионная ЦП* – это ценопопуляция, не способная к самоподдержанию и зависимая от заноса засадок извне. Такая ценопопуляция состоит преимущественно из молодых (виргинильных) особей:

- 1) только из семян, занесенных извне;
- 2) из семян и проростков;
- 3) из семян, проростков, имматурных и виргинильных растений.

Гистограмма возрастного спектра таких популяций обычно имеет левостороннюю асимметрию.

*Нормальная ЦП* способна к самоподдержанию семенным или вегетативным путем либо тем и другим одновременно. В возрастном спектре таких ЦП содержатся особи всех возрастных состояний (ЦП нормальная, полночленная) или особи какого-либо возрастного состояния отсутствуют (ЦП нормальная, неполночленная). Неполночленность ЦП может быть следствием влияния экзогенных (внешних по отношению к ЦП) и эндогенных (биологических свойств вида) факторов.

*Регрессивная ЦП* имеет повышенную долю субсенильных и сенильных растений при почти полном отсутствии виргинильных особей и не способна к самоподдержанию. Такие ЦП недолговечны и со временем полностью выпадают из сообщества. В гистограммах возрастных спектров таких популяций отмечается правосторонняя асимметрия.

Различные стрессовые воздействия (например, атмосферное промышленное загрязнение) на ценопопуляции вполне четко проявляются в характере возрастных спектров. Они становятся неполночленными и/или правосторонними.

Анализ численности особей различного возрастного состояния позволяет определить *индекс возрастности* (*коэффициент возрастности*) ценопопуляции, который рассчитывается по формуле:

$$\Delta I = \frac{k_i m_i}{M}$$

где  $M$  – численность всей популяции,

$m_i$  – численность конкретной возрастной группы,

$k_i$  – коэффициент возрастности конкретной возрастной группы:

$k_p = 0,0067$ ,  $k_j = 0,018$ ,  $k_{im} = 0,0474$ ,  $k_v = 0,1192$ ,

$k_{g1} = 0,27$ ,  $k_{g1-2} = 0,38$ ,  $k_{g2} = 0,5$ ,  $k_{j2-3} = 0,62$ ,

$k_{g3} = 0,731$ ,  $k_{ss} = 0,8808$ ,  $k_s = 0,9819$ .

Показатель индекса возрастности изменяется от 0 до 1, при этом, чем выше его значение, тем старее ценопопуляция [6]. Распределение особей ценопопуляции по календарному возрасту называется возрастной структурой и так же, как возрастной спектр, может быть выражено в абсолютных числах или процентах от общего числа особей и представлено в виде таблицы, гистограммы или графика.

## **1.6. Оценка жизненности особей. Виталитетная структура ценопопуляции.**

В результате изучения онтогенеза различных видов установлено, что особи одного и того же возрастного состояния могут находиться на разных уровнях жизненности. Существуют различные способы оценки жизненного состояния особей, основанные на количественных признаках, реже используются качественные признаки. Для наиболее информативных признаков состояния особей характерно наличие высоких значений коэффициентов корреляции между функционально значимыми параметрами. Для выявления таких признаков выборка должна быть репрезентативной и включать в себя особи, находящиеся в одном и том же возрастном состоянии.

Чаще всего для ценопопуляции нормального типа проводят отбор особей средневозрастного генеративного состояния ( $g_2$ ). При первичном изучении вида следует использовать не менее 10 статических и динамических параметров. Значения морфометрических, ростовых и продукционных параметров каждой отдельной особи заносят в матрицы исходных данных. С использованием пакета статистических программ вычисляют матрицу коэффициентов корреляции, в которой отмечаются значимые коэффициенты корреляции. Согласно величине коэффициентов корреляции ранжируют признаки по их информативности и выделяют наиболее значимые (ключевые), которые используют для оценки виталитета ценопопуляции в целом. На основе полученных данных строят корреляционные плеяды. Набор ключевых признаков, используемых для оценки виталитета особи, различен для разных видов и разных экологических ситуаций, но наиболее часто используются фитомасса и площадь листовой поверхности.

Оценку виталитета ценопопуляции можно проводить одномерным и многомерным способами, когда ранжирование особей осуществляют по одному или нескольким признакам.

Для определения виталитета ценопопуляции используют выборки из 25–50 результатов измерений растений, ранжированных от минимального к максимальному значению. Простое расчленение ранжированного ряда на три равных интервала недопустимо, так как ряды распределения часто бывают асимметричными. Особи группируют по трем классам виталитета: А – высший, В – промежуточный и С – низший. При отнесении особей к тому или иному классу виталитета используют формулу

$$x \pm S_x \times t,$$

где  $x$  – среднее арифметическое;

$S_x$  – стандартная ошибка;

$t$  – стандартное значение критерия Стьюдента при  $p = 0,05$ .

Находят  $a$  – число особей, которые попадают в интервал более  $x + S_x \times t$  (высший класс виталитета),  $b$  – в интервал  $x \pm S_x \times t$  (промежуточный),  $c$  – в интервал  $x - S_x \times t$  (низший). Следует отметить, что более корректно вычисление среднего арифметического по общей совокупности всех выборок всех изучаемых ценопопуляций. Исходя из значений классов виталитета рассчитывают индекс жизненности:

$$Q = (a+b) / 2.$$

По соотношению встречаемости в ценопопуляции особей разных классов виталитета оценивают уровень ее жизнеспособности в конкретных условиях обитания. Обычно результаты представляют в виде гистограммы: по оси абсцисс откладывают классы виталитета, а по оси ординат – относительные частоты встречаемости каждого класса. Затем оценивают симметричность виталитетных (размерных) спектров: спектр с правосторонней (положительной) асимметрией ( $(a+b)/2 < c$ ) является признаком деградирующей ценопопуляции, симметричный спектр ( $(a+b)/2 = c$ ) соответствует равновесной, а спектр с левосторонней (отрицательной) асимметрией ( $(a+b)/2 > c$ ) – процветающей ценопопуляции соответственно.

## 1.7. Пространственная структура ценопопуляции.

Типы размещения особей по площади обычно подразделяют на три группы: случайное, регулярное и контагиозное (пятнистое, групповое) размещение (рис. 1). Существует два методических подхода к анализу распределения особей в пределах ценопопуляции:

- 1) без учета положения площадки в пространстве;
- 2) с учетом положения площадки в пространстве [2].

Первый подход является наиболее распространенным вариантом анализа пространственной структуры ценопопуляции. В этом случае полученное эмпирическое распределение какого-либо показателя сравнивают с определенным теоретическим распределением (Пуассона, биноминальным (биномиальным), нормальным и др.).

Для анализа размещения особей по площади в ценопопуляциях с высокой плотностью особей наиболее часто проводят сравнение с нормальным или биномиальным распределением. Определение меры диссонанса является более общим тестом при анализе пространственной структуры ценопопуляций. Мера диссонанса изменяется от 0 до 1. Чем меньше его величина, тем ближе размещение вида к регулярному [13].

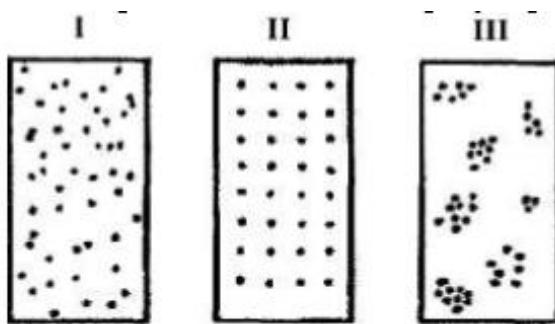


Рис. 1. Типы размещения особей по площади [1]: I – случайное; II – регулярное; III – контагиозное

## **Заключение**

Популяционный метод исследований учитывает большое количество разнообразных показателей, характеризующих развитие вида в условиях конкретного сообщества. В основе направления лежит концепция дискретного описания онтогенеза модельных видов растений.

У растений выделяют 4 возрастных периода: латентный, прегенеративный, генеративный, и постгенеративный (и 11 возрастных состояний). По соотношению этих возрастных групп можно охарактеризовать ценопопуляцию.

При изучении возрастного состава популяции растений возникает проблема соотношения календарного и биологического возраста. Так же проблема определения возраста растений заключается в том, что тело растения состоит из молодых (развивающихся), активно функционирующих и стареющих частей.

## **Литература**

1. Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К. Особи, популяции и сообщества. М., 1989. 447 с.
2. Васильевич В.И. Количественные методы изучения структуры растительности // Итоги науки и техники. Ботаника. М.: ВИНТИ, 1972. Т. 1. С. 7–83.
3. Восточноевропейские леса: история в голоцене и современность. В 2 кн. Кн. 1. / Центр по проблеме экологии и продуктивности лесов. М.: Наука, 2004. 479 с.
4. Животовский Л.А. Популяционная биометрия. М.: Наука, 1991. 271 с.
5. Жукова Л.А. Популяционная жизнь луговых растений. Йошкар-Ола, 1995. 224 с.
6. Жукова Л.А., Веденникова О.П., Смирнова О.В., Торопова Н.А., Евстигнеев О.И. Популяционная экология растений. Йошкар-Ола, 1994. 88 с
7. Жукова Л.А., Турмухаметова Н.В., Акшенцев Е.В. Экологическая характеристика некоторых видов растений // Онтогенетический атлас растений: научное издание. Том V. Йошкар-Ола: МарГУ, 2007. С. 318-331.
8. Злобин Ю. А. Теория и практика оценки виталитетного состава ценопопуляций растений // Ботан. журнал. 1989. Т. 74, № 6. С. 769-781.
9. Злобин Ю.А. К познанию строения клонов *Vaccinium myrtillus* L. // Бот. журн. 1961. Т. 46. Вып. 3. С. 414–419. Любарский Е.Л. К исследованию организации ценопопуляций и фитоценозов // Самарская Лука: Бюл. 1993. № 4. С. 72-75.
10. Злобин Ю.А. Ценопопуляционный анализ в фитоценологии. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1984. 60 с.
11. Любарский Е.Л. К исследованию организации ценопопуляций и фитоценозов // Самарская Лука: Бюл. 1993. №4. С. 72 – 75.
12. Любарский Е.Л. Ценопопуляция и фитоценоз. Казань: Изд-во КГУ, 1976. 156 с.
13. Работнов Т.А. Биологические наблюдения на субальпийских лугах Северного Кавказа // Бот. журн. 1945. Т. 30, № 4. С. 167-176.
14. Работнов Т.А. Опыт определения возраста у травянистых растений // Бот. журн. 1946. Т. 31, № 5. С. 24-28.

15. Работное Т. А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Тр. БИН АН СССР. Сер. 3 : Геоботаника. М .; Л., 1950. Вып. 6. С. 7-204.
16. Словарь понятий и терминов современной фитоценологии / Б. М. Миркин, Г. С. Розенберг, Л. Г. Наумова. М .: Наука, 1989. 223 с.
17. Словарь понятий и терминов современной фитоценологии / Б. М. Миркин, Г. С. Розенберг, Л. Г. Наумова. М .: Наука, 1989. 223 с.
18. Смирнова О.В., Заугольнова Л.Б., Торопова Н.А., Фаликов Л.Д. Критерии выделения возрастных состояний и особенности хода онтогенеза у растений различных биоморф // Ценопопуляции растений. Ч. 1. М.: Наука, 1976. С. 14-43.
19. Уранов А. А. Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов // Биол. науки. 1975. №2. С. 7-34.
20. Уранов А.А. Большой жизненный цикл и возрастной спектр ценопопуляций цветковых растений / V съезд ВБО: Тез. докл. Киев, 1973. С. 217–219.
21. Уранов А.А. Жизненное состояние вида в растительном сообществе // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1960. Т. 65, вып. 3. С. 77-92.
22. Уранов А.А. Из итогов популяционно-онтогенетических исследований (вместо предисловия) // Возрастной состав популяций цветковых растений в связи с их онтогенезом. Сб. тр. М., 1974. С. 3-9.
23. Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии). М.: Наука, 1988. 183 с.
24. Ценопопуляции растений: Основные понятия и структура. М.: Наука, 1976. 216 с.
25. Ценопопуляций растений (основные понятия и структура). М .: Наука, 1976.216 с.
26. Harper J. L Population biology of plants / J. L. Harper. — L. ; N. Y .: Academic Press, 1977. — 892 p.